

Role třídění z hlediska stability v evoluci

Jan Toman, Jaroslav Flegr

Katedra filosofie a dějin přírodních věd, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova
Viničná 7, 128 00 Praha 2, Česká republika
tomanj@natur.cuni.cz
flegr@cesnet.cz

Abstrakt

Přirozený výběr bývá považován za hlavní proces pohánějící biologickou evoluci. Ve skutečnosti se však jedná o manifestaci obecnějšího „perzistenčního principu“, důsledky jehož činnosti v historických systémech jsme navrhli nazvat „třídění z hlediska stability“ (stability-based sorting, SBS). Na rozdíl od oportunistického výběru se mohou prostřednictvím SBS akumulovat i momentálně nevýhodné vlastnosti prospěšné pro dlouhodobé přežívání tříděných entit. Není sice tak rychlý a nedokáže vytvářet komplexní adaptace, v evoluci má však vždy poslední slovo. SBS implikuje například nárůst komplexity v evoluci, dokáže ale vysvětlit i řadu dalších záhadných fenoménů biologické, kulturní a umělé evoluce. Může se jednat o jediný zcela univerzální evoluční proces a jeho docenění může přinést nový vhled do evoluce komplexních systémů.

1 Úvod

Přirozený výběr, zřejmě nejvýznamnější objev Charlese Darwina (Darwin, 1859), nabídl přesvědčivé vysvětlení vzniku a hromadění adaptivních, nezfídka sofistikovaných a komplexních, znaků organismů. K jeho průběhu stačí, aby entity v systému vznikaly ve vzájemné závislosti, například kopírováním či množením, směrem k variabilnímu potomstvu vykazovaly určitou míru dědičnosti a měly nadprodukcí potomků. Vysvětlení a řešení založená na principu přirozeného výběru byla od poloviny 19. století aplikována snad ve všech oborech přírodních, technických i humanitních věd. Evoluční biologové v průběhu času ukázali, že selekce má řadu komponent a řadu forem, a že mimo ni pohání a výrazně ovlivňuje vývoj organismů i mnoho jiných procesů, jako jsou genetický drift, genetický draft, evoluční tahy, genový tok či druhový výběr (viz např. Mayr, 2003; Flegr, 2005). Rovněž se ukázalo, že řada adaptivních vlastností primárně nevznikla jakožto biologické adaptace, ale jako exaptace, tj. přizpůsobení, která původně sloužila k úplně jiné funkci, nebo spandrelly, tj. strukturní či funkční prvky organismů bez konkrétní funkce vynucené čistě vnitřní organizací živých bytostí,

a svou pozdější funkci získala až dodatečně (viz např. Gould, 2002). V poslední době se navíc do hledáčku evolučních biologů vrátila provázaná problematika komplexní podstaty genetické dědičnosti, různých forem negenetické dědičnosti a mnohoúrovňových meta-adaptací ovlivňujících evoluvabilitu evolučních linií, tj. schopnost generovat adaptivní varianty, a kanalizujících jejich evoluční změny – zejména individuálního vývoje mnohobuněčných živočichů (viz např. Laland a kol., 2015).

Relativně pozdní objev přirozeného výběru bývá považován za jednu z největších záhad historie vědy. Tento z dnešního pohledu naprosto evidentní proces byl popsán až v druhé polovině 19. století, tedy daleko později než většina srovnatelně složitých nebo i daleko složitějších jevů v jiných vědeckých oborech (Komárek, 2004). Jedním z navržených vysvětlení této záhady je koncept tzv. sociomorfního modelování (Komárek, 2008). Podle něj mohl být Darwinův model selekce vysvětlující evoluci organismů jako důsledek soupeření jedinců o co nejvyšší zdatnost vytvořen a všeobecně nahlédnut teprve v Anglii 19. století, ve které obdobné soupeření mezi jednotlivými ekonomickými subjekty vedlo k nesmírně rychlému a nápadnému vývoji v průmyslové výrobě a společnosti. S ohledem na to není náhodou, že prakticky identické modely evoluce prezentovali Matthew (1831), Darwin (1859; Darwin a Wallace, 1858) a Wallace (Darwin a Wallace, 1858) v rozmezí pouhých několika let.

Koncepty uvažující o historických proměnách organismů, a tedy zahrnující určitou verzi biologické evoluce, se přitom objevovaly už od předsokratického období starověkého Řecka (jak shrnul Hladký, Kočandrla a Kratochvíl, 2012). Empedokles, například, postuloval ve své zoogonii vznik organismů prostřednictvím náhodného kombinování různých údů (orgánů). Někteří takto vzniklí tvorové byly neživotaschopné zrůdy. Ani většina ostatních nebyla příliš úspěšná, protože k sobě jejich části příliš nepasovaly. Takové organismy postupně vymřely. Některé z organismů – takové formy, se kterými se setkáváme dnes – se nicméně ukázaly jako dobře organizované, úspěšné a za přirozených podmínek perzistentní, takže v přírodě převážily. Podobné třídění vznikajících organismů na základě jejich

životaschopnosti v daných podmínkách uvažoval i Lucretius.

Bylo by jednoduché tyto zvláštní aspekty starověkých modelů evoluce odvrhnout jako pouhé nepochopení přirozeného výběru. Tím bychom ale patrně jen utvrdili nadvládu sociomorfního modelování nad naším uvažováním. Starověké autory, jejichž společnost se za jejich životů příliš neměnila a kteří vnímali čas spíše jako cyklický fenomén, totiž s největší pravděpodobností jejich zkušenost přivedla k objevu a docenění univerzálního a dnes trestuhodně opomíjeného evolučního procesu, který ovlivňuje všechny materiální, imateriální, živé i neživé entity v systémech podléhajících evoluci a jehož je přirozený výběr jen jedním specifickým případem: třídění z hlediska stability (stability-based sorting, dále SBS) (Flegr a Toman, 2017).

2 Druhy stability v evoluci

2.1 Přežití stabilnějšího

Ačkoli se tento fakt běžně nekomentuje, opakovaně bylo navrženo, že je přirozený výběr manifestací obecnější zákonitosti, která ovlivňuje všechny materiální i nemateriální entity ve vesmíru a která, na rozdíl od selekce, nevyžaduje replikaci v závislosti na ostatních entitách, dědičnost vlastností ani nadprodukcí variabilního potomstva. Nejběžněji bývá tato zákonitost nazývána „přežití stabilnějšího“ (survival of the stable) podle postřehu Richarda Dawkinse v knize *Sobecký gen* (Dawkins, 2003, str. 22-23): „Darwinovo „přežití zdatnějšího“ je v podstatě speciálním případem obecnějšího pravidla přežití stabilnějšího. (...) První formou přírodního výběru byl výběr stabilních struktur a zamítnutí nestabilních. Není v tom žádná záhada. Stalo se to zákonitě.“

Postřeh, že nestabilní entity přicházejí a odcházejí, zatímco stabilní nebo neustále vznikající se v systému hromadí a převažují, respektive že nejstabilnější (nejperzistentnější) entita vydrží nejdéle, je nepochybně axiomatický (Pross, 2012; Shcherbakov, 2012; Pascal a Pross, 2015). Nejedná se tudíž o žádnou hypotézu, ale samopotvrzující se výroky. To v situaci, kdy nás zajímá konkrétní průběh evoluce systému, není takový problém¹. Problematičtější jsou evoluční

¹ Situace je to ostatně analogická diskuzím, zda je biologická zdatnost (nebo ve fyzice hmotnost) definována kruhem. Ať už ano, nebo ne, není to vlastně podstatné. Stejně jako zdatnost, i stabilita (perzistence) potenciálně závisí na mnoha různých vlastnostech a kontextech, kterými entita prochází. Jedná se tak vlastně pouze o technický, zastřešující termín pro vlastnosti, které za daných podmínek zvýhodňují určité entity v průběhu třídění z hlediska stability na úkor jiných. Jednou z nich může být nízká hladina entalpie, další schopnost replikace, a ještě jinou třeba schopnost

důsledky tohoto procesu, které se mohou na první pohled zdát poměrně triviální. V reálném světě ovšem dochází ke komplexním interakcím mezi koexistujícími entitami, které oplývají mnoha vlastnostmi, jejichž vliv na perzistenci entit se liší a může být kontextově závislý. Vývoj takovýchto systémů, mezi které spadá i biologická evoluce – tedy to, co nás zajímá a co zkoumáme – tak rozhodně triviální být nemusí (Bardeen, 2009, Pross, 2012; Wagner a Pross, 2011; Pascal a Pross, 2015; de Vladar a kol., 2017).

Obecné postřehy analogické Dawkinsovu „přežití stabilnějšího“ učinili i další autoři (viz např. Lotka, 1922; Simon, 1962; Van Valen, 1989; Pross, 2012; Maynard Smith a Szathmáry, 2010; Wagner a Pross, 2011; Pascal a Pross, 2015). Stejně tak byl fenomén ve svých konkrétních podobách popsán pod různými jmény v řadě oborů, které se zabývají různými formami biologické i nebiologické evoluce (viz např. Slobodkin a Rapoport, 1974; Rappaport, 1999; Pross, 2012; Bouchard, 2008, 2011; Flegr, 2010, 2013; Wagner a Pross, 2011; Shcherbakov, 2012; Bourrat, 2014; Doolittle, 2014; Pascal a Pross, 2015; Bardeen a Cerpa, 2015). V oboru evoluční a teoretické biologie je mu však tradičně přikládána spíše malá důležitost. Například Okasha (2006, str. 214) či Godfrey-Smith (2009, str. 40 a 104) nepovažují fenomén za evolučně zajímavý, protože podle nich jeho působením, na rozdíl od působení paradigmatického přirozeného výběru, nemohou vznikat zajímavé adaptace. Opačný názor je více méně okrajový (viz např. Bouchard, 2011; Doolittle, 2014; Bourrat, 2014).

Autoři tohoto příspěvku jsou přesvědčení, že tento univerzální evoluční proces „přežití nejstabilnějšího“, který je v současnosti nedoceňován a často není vůbec brán v úvahu při snaze vysvětlovat vznik konkrétních znaků a vlastností živých organismů, může být ve skutečnosti odpovědný za celou řadu adaptací – zejména takových, jejichž vysvětlení působením přirozeného výběru je považováno za problematické až nemožné. Kvůli jeho slabému konceptuálnímu ukotvení jsme potom navrhli tento proces, tj. obecnou tendenci systémů k hromadění stabilnějších, perzistentnějších a ke změně rezistentnějších entit a jejich vlastností, nazvat třídění z hlediska stability (Flegr a Toman, 2017).

2.2 Statická a dynamická stabilita

V drtivé většině systémů probíhá SBS jakožto kompetice mezi entitami o co největší statickou stabilitu, tj. o co nejmenší pravděpodobnost vlastního zániku nebo vlastní transformace v něco jiného. V systémech, kde nové entity vznikají z entit původních a dědí přitom jejich vlastnosti, se soutěží nikoli o statickou stabilitu, ale o stabilitu dynamickou (Pross,

určitých memů přetrvat a šířit se v kulturní evoluci. Hlubší diskuse o tomto tématu jde nad rámec příspěvku, můžeme ale odkázat např. na Flegra (2005).

2012; Wagner a Pross, 2011; Pascal a Pross, 2015). V těchto případech se vlastně emancipuje informace od hmoty (Shcherbakov, 2012) a kompetice stabilně existujících entit o co nejdéle statickou výdrž se mění na kompetici o to, které za dobu své existence dokáží vyprodukovat co největší počet svých kopií (respektive kopií informace určující vytváření vlastních kopií), nebo přesněji, která má nejvyšší rozdíl rychlosti vznikání a rychlosti zanikání svých kopií. Tento rozdíl pochopitelně závisí nejen na době jejich existence (u organismů na délce jejich reprodukčně aktivního života), ale i na rychlosti jejich reprodukce.

Všechny formy selekce, včetně darwinovského přirozeného výběru (Darwin, 1859), hamiltonovsko-dawkinskovského mezialelického výběru (Dawkins, 2003) či druhového výběru (Gould, 2002), jsou tak vlastně speciálními případy třídění z hlediska stability ve striktním smyslu a obvyklém pojetí, tj. třídění z hlediska statické stability. Vzhledem k tomu, že oba procesy mají výrazně odlišné evoluční konsekvence, které v tomto příspěvku chceme demonstrovat, ovšem má smysl mezi oběma procesy striktně rozlišovat. Třídění z hlediska statické stability, tj. třídění z hlediska stability v úzkém slova smyslu a obvyklém pojetí, proto budeme nadále označovat jednoduše jako třídění z hlediska stability. Třídění z hlediska dynamické stability nadále budeme nazývat jeho obvyklým názvem selekce.

Podobné vymezení je v souladu s tím, které zvolili ve svých studiích např. Slobodkin a Rapoport (1974), Rappaport (1999), Bourrat (2014), Bouchard (2008, 2011) či Bardeen (2009). Do největší hloubky se problému stability v přírodě a jejímu rozdělení na různé typy patrně věnoval Addy Pross se svými kolegy (viz např. Pross, 2012; Wagner a Pross, 2011; Pascal a Pross, 2015). K problému ovšem přistoupili z jiného úhlu, konkrétně s cílem objasnit chemicko-fyzikální podstatu živých organismů a vznik života, takže se jejich pojetí různých druhů stability od našeho v důležitých detailech odlišuje. Zatímco náš „evolučně-biologický“ či „systémový“ přístup nebere v potaz fyzikální podstatu tříděných entit ani fyzikální bázi různých druhů třídění, ale pouze jejich perzistenci v čase, Pross se svými kolegy se právě na tento aspekt stability zaměřují. Rozlišují statickou termodynamickou stabilitu, která se uplatňuje u neživých materiálních entit, a dynamickou kinetickou stabilitu, která je založená na replikativní chemii a je charakteristická pro živé entity, subjekty biologické evoluce. Oba druhy stability, stejně jako potenciálně další druhy stability založené na jiných základech, je podle nich možné shrnout pod hlavičku čistě logického perzistenčního principu – obecné tendence systémů měnit se od méně stabilních (méně perzistentních) forem k stabilnějším (více perzistentním) (Pascal a Pross, 2015).

3 Důsledky třídění z hlediska stability pro průběh evoluce

SBS i selekce mohou probíhat v uzavřených i otevřených systémech. Zatímco je ale k fungování jakékoli formy přirozeného výběru třeba, aby entity v systému vznikaly ve vzájemné závislosti, například kopírováním či množením, vykazovaly určitou míru dědičnosti a měly nadprodukcí vzájemně variabilních potomků (Gould, 2002; Flegr, 2005, 2015; Okasha, 2006; Godfrey-Smith, 2009), SBS nic takového nevyžaduje. K třídění na základě stability dochází ve všech systémech podléhajících evoluci, tj. systémech s pamětí či historií v širokém slova smyslu. Podléhají mu všechny materiální i nemateriální entity bez ohledu na jejich původ, včetně entit, které vznikají nezávisle na sobě (např. sněhové vločky, kosmické objekty, memy či vzájemně izolované civilizace).

Velmi důležitou otázkou, přinejmenším z teoretického hlediska, jsou evoluční důsledky třídění z hlediska stability. Bylo by naivní předpokládat, že se z jeho vlivu živé entity podléhající biologické evoluci založené na spektakulárně se projevujícím přirozeném výběru zcela vymanily. SBS se projevuje ve všech systémech podléhajících evoluci, neustále a na všech úrovních. Shcherbakov (2012) na tomto základě odvozuje, že nevyhnutelným důsledkem každé evoluce, tedy i biologické, je stáze – stav, kdy se už entity nebudou dále vyvíjet, měnit. Jakékoli evoluční změny organismů, jejich diverzifikace a komplexifikace, jsou podle tohoto přístupu vlastně jen vedlejšími produkty evoluce hledající nejstabilnější stav, důsledkem nemožnosti zcela eliminovat vznik mutací nebo projevem dočasného převládnutí oportunistického výběru preferujícího entity s vyšší dynamickou, ale nižší statickou stabilitou. Podobně triviální průběh může mít i evoluce, ve které absolutně převládne tlak na dynamickou stabilitu v její nejjednodušší podobě, tj. rychlost množení. To se týká zejména různých pokusů o počítačové či laboratorní simulování otevřené (open-ended) evoluce (viz např. Spiegelman a kol., 1965; Ray, 1993, 1997; Thearling a Ray, 1994, 1996; Yaeger, 1994; Oehlenschläger a Eigen, 1997; Ray a Hart, 1998; Sayama, 1999; Adami a kol., 2000; Channon, 2001; Suzuki a kol., 2003), které patrně kvůli omezenému množství interakcí mezi koevolvujícími organismy a nedostatečně heterogenním prostředím zpravidla rychle vedou k vyselektování co nejjednodušších a co nejrychleji se množících entit. Wagner a Pross (2011) a Pross (2012) zastávají opačný názor než Shcherbakov (2012). Podle těchto autorů představuje prvek statické stability, termodynamická stabilita, pouze rámeček, ve kterém se musí systémy replikujících se entit, například organismů v průběhu biologické evoluce, pohybovat. Na své nižší úrovni ale zároveň vykazují tendenci k rozrůznění a komplexifikaci.

Autoři tohoto příspěvku jsou na rozdíl od výše uvedených autorů přesvědčeni, že se SBS v systémech replikujících se entit přímo uplatňuje, ale jeho role je

spíše subtilní, přičemž selekce je spíše nástrojem třídění z hlediska stability než jeho pouhým vedlejším produktem. V jednoduchém, stabilním a homogenním prostředí by entity soupeřily pouze o nejvyšší počet co nejpřesnějších kopií, tj. rychlost a přesnost reprodukce, které se zpravidla projevují jejich redukcí až na nezbytné minimum. V reálném světě ovšem na koexistující entity působí daleko heterogennější podmínky prostředí včetně ostatních koevoluujících entit, které dynamicky reagují na evoluční protitahy ostatních. Výsledkem je neustálé napětí mezi tlakem na konzervaci informace (tj. zvýšení rychlosti množení a přesnosti replikace, nebo zvýšení statické perzistence) a její evoluci (tj. adaptaci na nové podmínky). Za takových podmínek nemusí být nejuspěšnější entity, které se nejrychleji a nejpřesněji množí. Nejvyšší stabilita sice zůstává ultimátním atraktorem, ale organismy se jí nedobírají triviálními cestami (zvýšení statické perzistence, nebo rychlosti a přesnosti množení), ale sofistikovanými adaptacemi reagujícími na momentální kontext živého a neživého prostředí. Evolvabilita, v tomto smyslu schopnost podléhat adaptivní evoluci, tak může být důležitou meta-adaptací umožňující zvyšování stability entit během selekce. Samotné interagující entity, respektive jejich evoluční linie uchovávající informaci, jak jedince replikovat, se tak sice v průběhu evoluce postupně mění, ale stále zachovávají historickou individualitu – stále jde o třídění z hlediska stability. Výsledný stav systému umožňuje odhadnout teorie her, respektive teorie evolučně stabilních strategií (Maynard Smith a Price, 1973), přičemž platí, že při dostatečné komplexitě prostředí a míře interakcí mezi entitami nemusí systém bezprostředně spět ke stázi ani převaze entit s nejvyšší rychlostí a přesností reprodukce, ale naopak rozrůznění a komplexifikaci entit (de Vladar a kol. 2017).

Na pozadí otevřené evoluce ovšem i tak dochází vlivem třídění z hlediska stability k hromadění entit, které odolávají působení přirozeného výběru a mají sníženou či zcela redukovanou evolvabilitu – takové entity, případně vlastnosti, se mohou jen hromadit, takže v průběhu evoluce přibývají. Pokud se ukáže ireverzibilní „zamrzlost“ dané vlastnosti výhodná, či nevratně „zamrzlá“ entita perzistentní za širokého rozmezí podmínek, může v daném systému zcela převážet. Evoluci v největším časovém měřítku tak lze číst jako neustálý souboj mezi stabilitou a konzervací na jedné straně a adaptací na druhé. Jak uvidíme dále, nelze přitom vyloučit, že právě tento charakter evoluce může být zodpovědný za mimořádnou bohatost a komplexitu pozemských organismů.

4 Vznik fenoménu působením třídění z hlediska stability

4.1 Rozdíly mezi působením selekce a SBS v evoluci

V systémech podléhajících přirozenému výběru zanechávají nejuspěšnější jedinci, tj. jedinci, jejichž vlastnosti nejlépe odpovídají momentálním požadavkům prostředí, před svou smrtí největší počet potomků, kteří se dožijí dospělosti a vyprodukují další generaci. V systémech podléhajících SBS jsou nejuspěšnější entity ty nejstabilnější, tj. takové, které vydrží nejdelší dobu před svým zánikem nebo změnou v něco jiného. Stabilita vznikajících tříděných entit je přitom, pokud neuvažujeme další faktory, zcela nezávislá na stabilitě entit již v systému přítomných. Selektce je tak daleko efektivnější, neboť díky dědičnosti vlastností, variabilitě potomků a faktu, že počet výhodných vlastností přímo ovlivňuje úspěch jedince, umožňuje hromadění a vylepšování adaptivních vlastností. V systému přibývají lépe přizpůsobené entity s větší biologickou zdatností, a naopak ubývají ty méně přizpůsobené.

Třebaže je tedy SBS rozšířenější, prostřednictvím selekce vzniklo v biologické evoluci nesouměřitelně větší množství nezřídka i velmi komplexních adaptací. Přesto je velmi pravděpodobné, že určitá třída adaptací, se kterými se setkáváme u dnešních organismů, vznikla působením SBS. Jedná se o jednoduché znaky, které vznikly jednou či dvěma změnami, vesměs s následnou rolí adaptace zcela nesouvisejícími přizpůsobeními. Důležitým zdrojem adaptací ovlivňujících stabilitu tříděných entit jsou zejména exaptace a spandrelly. SBS v tomto ohledu funguje jako síto, které vybírá vlastnosti zvyšující dlouhodobou stabilitu entit tvořících systém i systému samotného (Doolittle, 2014).

Typickým příkladem takové vlastnosti mohou být například různé na hustotě populace závislé metody redukce množení – teritorialita, sociální hierarchie nebo citlivost některých organismů k vyrušování během páření či péče o mláďata (Wynne-Edwards, 1986; Dawkins, 2003). Ať už je proximální role těchto adaptací jakákoli – třeba i vůbec žádná, nebo svému nositeli dokonce škodí – v širším pohledu, a tedy z hlediska SBS, se jedná o jakési „pojistky“ proti přemnožení populace. Populace a druhy, které mají tyto „pojistky“, netrpí často fatálními následky přemnožení, mají nižší riziko vymření a v delším časovém měřítku převáží nad populacemi a druhy, které vyštěpují sobecké mutanty schopné množení za jakýchkoli podmínek. Po nějaké době se budeme setkávat jen s potomky těchto populací a druhů, které měly výhodu v druhovém výběru. Akumulace neodbouratelných „pojistek“ působením SBS je v tomto ohledu naprosto zásadní. Skupinový (resp. druhový) výběr je totiž slabší než individuální a čistě jeho působením se patrně nemohou fixovat vlastnosti nevýhodné z hlediska

(sobeckých) individuí, bez ohledu na to, jak by mohly být výhodné pro celou populaci či druh (Flegr, 2015).

SBS sice nedokáže vytvářet tak spektakulární adaptace jako selekce, v evoluci, a zejména makroevoluci, má ale patrně poslední slovo. Lidský mozek, například, je patrně jeden z nejkomplexnějších orgánů vůbec a spolu s vědomím bývá považován za jeden z „vrcholů“ selektivní evoluce. Není pochyb o tom, že právě mimořádná úroveň lidské nervové soustavy a souvisejících psychických schopností umožnila našemu druhu vytvořit mnohamiliardovou populaci, osídlit praktický celý povrch Země a vyrazit do jejího blízkého okolí. Stejně vlastnosti mohou ovšem být zároveň „danajským darem“ vedoucím k brzké extinkci (ať už vlivem katastrofického válečného konfliktu, nepodařeného biologického či fyzikálního experimentu, nebo jednoduše smrtící infekce schopné šíření jen v dostatečně husté a propojené populaci). Z hlediska SBS tak mohou být ve výhodě druhy a evoluční linie, které oplývají různými „pojistkami“ proti vzniku příliš efektivního mozku.

Selekce je oportunistická. Jejím působením se zlepšuje přizpůsobení organismů právě panujícím podmínkám, a to i za cenu snížení šance daného druhu či evoluční linie na dlouhodobé přežití. V naprosto stabilním prostředí by její význam patrně SBS zcela zastínil. V realistickém heterogenním a proměnlivém prostředí je tomu ale naopak. SBS je oportunistické daleko méně. Pokud nějaká vlastnost snižuje zdatnost svých nositelů, ale je zároveň výhodná z hlediska populace či druhu, působením SBS se patrně vytřídí takové populace a druhy, kde daná vlastnost nevratně převládla. Pravda, individuální výběr bude ve všech populacích upřednostňovat jedince, kteří danou, z hlediska individua nevýhodnou, vlastnost ztratí. Působením SBS ale v delším časovém měřítku převáží takové populace a takové druhy, které oplývají různými „pojistkami“ proti ztrátě dané vlastnosti. Působením SBS tak vznikají vlastnosti, které se ve zpětném pohledu zdají nápadně racionální, takřka plánované, výhodné ne krátkodobě, ale z dlouhodobého hlediska, a „pojistky“, tj. vlastnosti nápadně restriktivní. Právě s vysvětlením takových adaptací měla v minulosti evoluční biologie patrně největší problémy.

4.2 Fenomény, za kterými může stát třídění z hlediska stability

Kromě některých typů altruistického chování, například hustotně závislé redukce zmnožení zmíněné výše, může SBS stát za řadou dalších fenoménů – zejména takových, jejichž vysvětlení cestou přirozeného výběru je tradičně považováno za problematické. Jedním z nich je pohlavní rozmnožování, jehož dlouhodobá stabilita a široké rozšíření navzdory celé řadě nevýhod, které svým nositelům oproti nepohlavním způsobům množení přináší, z něj dělají jednu z největších záhad evoluce (Flegr, 2005, 2010, 2013, 2015; Shcherbakov, 2012;

Toman, 2015). Ať už byla jeho původní role jakákoli (viz např. Toman, 2015), posléze se jako klíčová vlastnost ukázala schopnost pohlavních druhů v populaci dlouhodobě udržovat velkou genetickou diverzitu různých alel (variant genů) umožňující sice ne úplně perfektní, ale rychlé, a přitom vratné reakce populace na změny prostředí (Williams, 1975, str. 145-146, 149-154, 169; Flegr, 2010, 2013, 2015; Toman, 2015). Právě v tom může spočívat klíčová výhoda nad nepohlavními druhy, které se oportunisticky přizpůsobují panujícímu stavu a při každé další dostatečně rychlé a výrazné změně podmínek riskují vymření. Z hlediska individuálního výběru tak může být výhodné přejít k nepohlavnosti, prostřednictvím SBS ale převážily takové populace a takové druhy, které oplývají různými „pojistkami“ znemožňujícími či problematizujícími přechod k nepohlavnímu rozmnožování.

Nelze vyloučit, že SBS stojí i za širokým rozšířením procesů horizontálního genového transferu, tj. různých způsobů přenosu genů a jejich skupin mezi různými, často i nepříbuznými, evolučními liniemi (Markoš, 1995; Doolittle, 2014). Podobně jako u pohlavního rozmnožování byl původní účel horizontálního genového přenosu patrně odlišný, z hlediska celé evoluční linie ale mohou podobné „výpůjčky“ výrazně urychlit přizpůsobení panujícím podmínkám prostředí (včetně například působení antibiotik). Podobné procesy jsou z hlediska individua silně rizikové a jedinci, kteří jsou vůči nim odolní, mohli být v selekční výhodě. Působením SBS ale vznikly a rozšířily se „pojistky“ proti ztrátě schopnosti podléhat horizontálním genovým transferům, které se projevují například nápadnou stabilitou genetického kódu.

V neposlední řadě může být proces SBS zodpovědný také za fenomén evoluční stáze, respektive punktuacionalistický charakter evoluce (zejména) pohlavních linií (viz např. Eldredge a Gould, 1972; Gould, 2002, str. 745-1024). Působením SBS se v průběhu existence druhu hromadí v genofondu funkčně propojené alely (varianty genů). Vzhledem ke složitosti genetické architektury dnešních organismů jsou geny ve svém vlivu na fenotyp organismu těsně a netriviálně provázané. Některé z alel jsou přitom v genofondu populace udržovány frekvenčně závislou selekcí – jsou výhodné, dokud jsou vzácné, a nevýhodné, když jejich zastoupení v genofondu stoupne. Nemohou se tak jednoduše fixovat, nebo vymizet, a v genofondu druhu se hromadí (Flegr, 2010, 2013, 2015). Právě tyto alely a alely s nimi ve vlivu na fenotyp organismu těsně svázané (alely s pleiotrofními účinky, tj. ovlivňující mnoho znaků, nebo zapojené do složitých sítí epistatických interakcí), postupně stabilizují složení genofondu a způsobí přechod druhu z krátké fáze evoluční plasticity, ve které podléhá klasické darwinovské evoluci, do mnohem delší fáze evoluční elasticity. Druh v elastické fázi sice může na změny prostředí reagovat rychlými (ale snadno

vratnými) změnami v zastoupení již přítomných, velmi variabilních alel (viz výše), výraznější jednosměrné a nevratné přizpůsobení je ale možné jen za speciálních podmínek – po opětovném zplastičtění (viz Flegr, 2010, 2013, 2015).

Předchozí příklady fenoménů, které může dobře vysvětlit SBS, rozhodně nejsou vyčerpávajícím seznamem. Explanatorní síla SBS se rozhodně neomezuje na oblast biologické evoluce. Notoricky známé evolučně-biologické fenomény jsme zvolili proto, že jsou nám nejbližší. V chystaném článku (Flegr a Toman, 2017) zmiňujeme také řadu fenoménů z dalších oblastí, a to včetně makroevoluce, ekologie, geofyziologie a kulturní evoluce. Jejich detailní popis by ale šel nad rámec tohoto příspěvku. Na závěr proto alespoň ve větším detailu rozebereme jeden fenomén, který se týká konkrétního průběhu makroevoluce i pokusů o její virtuální simulaci – trend zvyšování komplexity v evoluci.

4.3 Otevřená evoluce a růst organismální komplexity

Samotné fungování přirozeného výběru je do jisté míry triviální – tento princip se koneckonců využívá v nejrůznějších oborech od biotechnologií po programování. Daleko větší otázkou je, za jakých podmínek může na základě tohoto procesu docházet k otevřené evoluci. Flegr (2005) zmiňuje nejméně jednu další podmínku, kromě dědičnosti vlastností a nadprodukce variabilního potomstva, a to dostatečnou komplexitu prostředí. De Vladar, Santos a Szathmáry (2017) se problému věnují do větší hloubky, a to s přihlédnutím k pokusům o virtuální simulace otevřené evoluce. Rovněž zmiňují komplexitu prostředí, navíc se zdůrazněním role vzájemných interakcí mezi organismy. V praxi je ale zřejmě důležitý také dostatečně bohatý genetický systém, jehož prvky nekódují jen informaci, ale i způsob, jak vytvořit dceřiné entity, a to v neomezeném množství možných variací. Dále je důležité neomezené množství možných prostředí, se kterými se organismy mohou setkat (to není takový problém, protože prvky prostředí jsou i samy měnicí se organismy), a možnost pasivní či aktivní disperze alespoň některých organismů, prostřednictvím které jsou zajištěny neomezené variace prostředí všech entit v systému. De Vladar, Santos a Szathmáry (2017) dále rozlišují tři typy otevřené evoluce: Slabá otevřenost umožňuje neomezený vznik nových fenotypů. Silná otevřenost se vyznačuje průběžným vznikem výrazných evolučních novinek a inovací. Ultimátní otevřenost umožňuje vzestup komplexity entit v systému, vznik nových úrovní organizace a nových způsobů dědičnosti.

Klasické modely evoluce nedosahují ani na úroveň slabé otevřenosti. Některé modely umělého života po nějaký čas umožňují vznik nových fenotypů, všechny ale bez dalších zásahů po určité době spějí k ustálenému stavu. Ten se nejčastěji projevuje

maximální možnou redukcí, tj. zmenšením a zjednodušením replikujících se entit, zajišťujícím co nejrychlejší a nejefektivnější množení (viz např. Ray, 1993, 1997; Thearling a Ray, 1994, 1996; Yaeger, 1994; Ray a Hart, 1998; Sayama, 1999; Adami a kol., 2000; Channon, 2001; Suzuki a kol., 2003). Takové entity se nadále prakticky neměnily. Podobně dopadly i provedené pokusy o simulaci otevřené evoluce v laboratoři (viz např. Spiegelman a kol., 1965; Oehlenschläger a Eigen, 1997). Patrně se není čemu divit, protože nesplňují ani výše uvedená bazální kritéria otevřené evoluce – komplexita prostředí, genetický systém organismů či mapování mezi „genotypem“ (zakódováním organismů) a „fenotypem“ (virtuální reprezentací organismů ve vztahu k prostředí) jsou značně omezené. Možnosti evoluce dostatečně výrazných, a přitom s životem slučitelných změn, evolučních novinek, které vedou k výrazné změně pomyslné adaptivní krajiny a které jsou charakteristické pro silnou otevřenost evoluce, je potom v takto jednoduchých modelech úplně vyloučená. Na zvláštním charakteru takových změn a jejich pozadí ostatně nepanuje shoda ani v oboru evoluční biologie. Jednotlivé vlastnosti organismů navíc mohou v průběhu času sehrát roli exaptací pro zcela jinou funkci. Omezený tak není ani stavový prostor evoluce a samotná evoluce není algoritmizovatelná.

Největší problém z hlediska evoluční biologie i umělého života nicméně představuje ultimátní otevřenost evoluce, tj. neomezené zvyšování komplexity organismů v průběhu evoluce (viz Oehlenschläger a Eigen, 1997; Bedau, 2000, 2009; Channon a Damper, 2000; McMullin, 2000; Watson, 2006). Nejen, že za přirozených podmínek, tj. například bez zavedení silné umělé selekční výhody komplexnějších entit, ke zvyšování komplexity nevedla žádná dosud provedená virtuální simulace evoluce ani experimentální evoluce jednoduchých systémů v laboratoři (viz výše), ale nad existencí či podstatou tohoto trendu v živé přírodě nepanuje konsenzus ani z teoretického hlediska (viz např. McShea, 1991, 2015). U jednoduchých modelů zvláště chybí charakteristické spojování do jisté míry rigidních modulů do entit vyšší hierarchické úrovně typické pro biologickou evoluci, která trend ke zvyšování maximální úrovně této hierarchické komplexity patrně opravdu vykazuje (viz např. McShea, 1991, 2015; Bedau a kol., 2000; Watson, 2006).

Potenciál ke zvyšování hierarchické úrovně v evoluci a reálné naplnění tohoto potenciálu jsou ovšem dvě odlišné věci. Právě zde do hry vstupuje SBS, které mohlo sehrát roli rozhodujícího faktoru vedoucího k naplnění tohoto potenciálu. Prostřednictvím SBS se totiž v průběhu času hromadí skupiny funkčně provázaných alel, které patrně nemohou dojít fixace či eliminace za žádných realistických podmínek (viz výše). Působením SBS rovněž zákonitě dochází k akumulaci takových skupin

funkčně provázaných genů, které již nemohou odpovídat na selekční tlaky (může se jednat například o znaky kódované mnoha vzájemně zastupitelnými geny nebo naopak znaky kódované geny, jejichž sebemenší změna by vedla k neživotaschopnosti organismu). Jak si všimá teorie zamrzlé evoluce (Flegr, 2010, 2013, 2015), takové znaky a jejich provázané skupiny v evoluci evoluční linie jednosměrně přibývají a snižují její evolvabilitu, schopnost podléhat adaptivní evoluci. Jedná se navíc patrně o proces připomínající Mullerovu rohatku, tj. nevratný proces hromadění slabě škodlivých mutací v liniích pohlavních organismů. Pomalé hromadění trvale stabilních znaků probíhá po malých krůčcích ve všech pohlavních liniích, takže jej nedokáže zastavit ani druhový výběr zvýhodňující linie s nejvyšší zbývající evolvabilitou.

Cestou z této jednosměrné pasti je zvýšení hierarchické úrovně tělní organizace. To může nastat modularizací stávající tělní organizace, nebo spojením několika příbuzných či nepříbuzných entit do modulárního celku vyšší úrovně a správou jednotlivých modulů jako oddělených a jen omezeně proměnlivých celků. Typickým případem prvního děje je například vznik ontogeneze mnohobuněčných živočichů. Splývání stejných celků potom nastává například při vzniku kolonií a mnohobuněčnosti, splývání různých entit zase při různých formách symbiomy a symbiogeneze. V další evoluci může docházet k rozrůžňování modulů, jejich odlišné regulaci, jejich fúzím, duplikacím, nasazení na jiných místech apod. Modulární charakter se působením SBS na vyšší úrovni stírá a celý proces se po nějaké době opakuje nanovo (Flegr, 2015).

K uvedeným případům zvýšení úrovně hierarchické organizace sice může docházet i bez nevratného „zamrzání“ znaků, pouze tento proces ale vytváří komplexní tlak čím dál více zvýhodňující zpočátku třeba i suboptimálně fungující entity vyšší úrovně s do značné míry obnovenou evolvabilitou. Postupnému „zamrzání“ znaků a snižování evolvability nasvědčuje řada genetických, ekologických a paleobiologických dokladů, které shrnuje např. Flegr (2015). Teorie zamrzlé evoluce také dokáže vysvětlit řadu záhadných doprovodných fenoménů, jako například monotónní nárůst maxima hierarchické komplexity v evoluci, postupnou akceleraci trendu, skoková zrychlení trendu v pozdním neoproterozoiku a kambriu, kdy se začala rozvíjet primárně pohlavní eukaryota a mnohobuněční živočichové, u kterých teorie předpokládá nejvýraznější míru nevratného „zamrzání“, diverzifikaci modulů na bezprostředně nižší úrovni tělní organizace a ubývání diferenciací na stupních nižších. Ač se to může jevit jako kontraintuitivní, je možné, že k replikaci podobného trendu v simulacích umělého života a virtuální evoluce bude třeba zavést podobný, z SBS vyplývající a všeobecný faktor postupného snižování evolvability.

5 Závěr

Přírodní výběr není jediný, ale ani nejobecnější proces ovlivňující biologickou evoluci. Selektce je manifestací obecnějšího mechanismu „přežití stabilnějšího“, jehož konsekvence v systémech podléhajících evoluci jsme navrhli nazvat třídění z hlediska stability. Tento proces, jehož role v evoluci byla donedávna silně недоceňovaná, může ve skutečnosti objasnit vznik a stabilitu řady záhadných a prostřednictvím přirozeného výběru těžko vysvětlitelných mikroevolučních, makroevolučních, ekologických a geofyziologických fenoménů, či jevů náležejících do sféry kulturní evoluce. Některé z nich, jako široké rozšíření a stabilitu (určitých forem) altruistického chování, pohlavnosti, horizontálního genového transferu a evoluční stáze, jsme popsali ve větším detailu.

Třídění z hlediska stability se uplatňuje na všech úrovních ve všech systémech podléhajících evoluci, tj. s historií, respektive pamětí. Všechny znaky organismů fixované v průběhu biologické evoluce mají zřejmě původ ve spolupůsobení třídění z hlediska dynamické stability, tj. přirozeného výběru, a třídění z hlediska statické stability – sil, které posouvají systém ke statické, respektive dynamické, stabilitě – v dostatečně komplexním prostředí. Podobné rysy patrně musí vykazovat všechny dostatečně komplexní přirozené i umělé systémy, ve kterých v závislosti na sobě vznikají vzájemně si konkurující entity vykazující dědičnost a variabilitu – například kulturní evoluce nebo různé virtuální simulace biologické evoluce. Třídění z hlediska stability tak nabízí vhled do evoluce jakéhokoli komplexního systému.

Poděkování

Tento příspěvek vznikl s podporou Grantové agentury Univerzity Karlovy v rámci projektu GAUK č. 578416 (Modularita a její role v biologické evoluci) a univerzitního výzkumného centra UK UNCE 204004.

Literatura

- Adami, C., Ofria, C., Collier, T. (2000). Evolution of biological complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 97(9): 4463-4468.
- Bardeen, M. (2009). Lessons from Daisyworld. Survival of the stable. Disertační práce, Centre for Computational Neuroscience and Robotics, University of Sussex, Brighton.
- Bardeen, M., Cerpa, N. (2015). Editorial: Technological evolution in society – The evolution of mobile devices. *Journal of Theoretical and Applied Electronic Commerce Research*. 10(1): 1-7.

- Bedau, M. (2009). The evolution of complexity. V *Mapping the Future of Biology: Evolving Concepts and Theories*, str. 111-130. Springer.
- Bedau, M., McCaskill, J., Packard, N., Rasmussen, S., Adami, C., Green, D., Ikegami, T., Kaneko, K., Ray, T. (2000). Open problems in artificial life. *Artificial Life*. 6(4): 363-376.
- Bouchard, F. (2008). Causal processes, fitness, and the differential persistence of lineages. *Philosophy of Science*. 75(5): 560-570.
- Bouchard, F. (2011). Darwinism without populations: a more inclusive understanding of the „Survival of the Fittest“. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. 42(1): 106-114.
- Bourrat, P. (2014). From survivors to replicators: evolution by natural selection revisited. *Biology and Philosophy*. 29(4): 517-538.
- Channon, A. (2001). Passing the ALife test: Activity statistics classify evolution in Geb as unbounded. Ve zborníku *Advances in Artificial Life: 6th European Conference, ECAL 2001 Prague, Czech Republic, September 10–14, 2001*, str. 417-426. Springer.
- Channon, A., Damper, R. (2000). Towards the evolutionary emergence of increasingly complex advantageous behaviours. *International Journal of Systems Science*. 31(7): 843-860.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray.
- Darwin, C., Wallace, A. (1858). On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties a species by natural means of selection. *Journal of the proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*. 3(9): 45-62.
- Dawkins, R. (2003). *Sobecký gen*. Mladá fronta, Praha.
- de Vladar, H., Santos, M., Szathmáry, E. (2017). Grand views of evolution. *Trends in Ecology & Evolution*. V tisku.
- Doolittle, W. (2014). Natural selection through survival alone, and the possibility of Gaia. *Biology and Philosophy*. 29(3): 415-423.
- Eldredge, N., Gould, S. (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. Ve zborníku *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper and Co.
- Flegr, J. (2005). *Evoluční biologie*. Academia, Praha.
- Flegr, J. (2010). Elastic, not plastic species: frozen plasticity theory and the origin of adaptive evolution in sexually reproducing organisms. *Biology Direct*. 5.
- Flegr, J. (2013). Microevolutionary, macroevolutionary, ecological and taxonomical implications of punctuational theories of adaptive evolution. *Biology Direct*. 8.
- Flegr, J. (2015). *Evoluční tání*. Academia, Praha.
- Flegr, J., Toman, J. (2017): Stability-based sorting: The forgotten process behind (not only) biological evolution. *Journal of Theoretical Biology*. Zasláno do tisku.
- Godfrey-Smith, B. (2009). *Darwinian populations and natural selection*. Oxford University Press.
- Gould, S. (2002). *The structure of evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- Hladký, V., Kočandrle, R. a Kratochvíl, Z. (2012). *Evoluce před Darwinem*. Pavel Mervart.
- Komárek, S. (2004). *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy: Mimetismus v přírodě a vývoj jeho poznání*. Dokořán.
- Komárek, S. (2008). *Příroda a kultura: Svět jevů a interpretací*. Academia.
- Laland, K., Uller, T., Fellman, M., Sterelny, K., Muller, G., Moczek, A., Jablonka, E., Odling-Smee, J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 282(1813): 1-14.
- Lotka, A. (1922). Natural selection as a physical principle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 8(6): 151–154.
- Markoš, A. (1995). The ontogeny of Gaia: the role of microorganisms in planetary information network. *Journal of Theoretical Biology*. 176(1): 175-180.
- Matthew, P. (1831). *On naval timber and arboriculture: with critical notes on authors who have recently treated the subject of planting*. Adam Black; Longman, Rees, Orme, Brown, and Green.
- Maynard Smith, J., Price, G. (1973). *The logic of animal conflict*. Nature. 263: 15-18.
- Maynard Smith, J., Szathmáry, E. (2010). *The major transitions in evolution*. Oxford University Press.

- Mayr, E. (2003). *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- McMullin, B. (2000). John von Neumann and the evolutionary growth of complexity: Looking backward, looking forward. *Artificial Life*. 6(4): 347-361.
- McShea, D. (1991). Complexity and evolution: What everybody knows. *Biology and Philosophy*. 6(3): 303-324.
- McShea, D. (2015). Three trends in the history of life: An evolutionary syndrome. *Evolutionary Biology*. 43(4): 1-12.
- Oehlschläger, F., Eigen, M. (1997). 30 years later – a new approach to Sol Spiegelman's and Leslie Orgel's in vitro evolutionary studies - Dedicated to Leslie Orgel on the occasion of his 70th birthday. *Origins of Life and Evolution of the Biosphere*. 27(5-6): 437-457.
- Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford University Press.
- Pascal, R., Pross, A. (2015). Stability and its manifestation in the chemical and biological worlds. *Chemical Communications*. 51(90): 16160-16165.
- Pross, A. (2012). *What is life? How chemistry becomes biology*. Oxford University Press.
- Rappaport, R. (1999). *Ritual and religion in the making of humanity*. Cambridge University Press.
- Ray, T. (1993). An evolutionary approach to synthetic biology: Zen and the art of creating life. *Artificial Life*. 1(1-2): 179-209.
- Ray, T. (1997). Evolving complexity. *Artificial Life and Robotics*. 1(1): 21-26.
- Ray, T., Hart, J. (1998). Evolution of differentiated multi-threaded digital organisms. Ve zborníku *Artificial Life VI: Proceedings of the Sixth International Conference on Artificial Life*. MIT Press.
- Sayama, H. (1999). A new structurally dissolvable self-reproducing loop evolving in a simple cellular automata space. *Artificial Life*. 5(4): 343-365.
- Shcherbakov, V. (2012). Stasis is an inevitable consequence of every successful evolution. *Biosemiotics*. 5(2): 227-245.
- Simon, H. (1962). The architecture of complexity. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 106(6): 467-482.
- Slobodkin, L., Rapoport, A. (1974). An optimal strategy of evolution. *The Quarterly Review of Biology*. 49(3): 181-200.
- Spiegelman, S., Haruna, I., Holland, I., Beaudreau, G., Mills, D. (1965). The synthesis of a self-propagating and infectious nucleic acid with a purified enzyme. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 54(3): 919-927.
- Suzuki, H., Ono, N., Yuta, K. (2003). Several necessary conditions for the evolution of complex forms of life in an artificial environment. *Artificial Life*. 9(2): 153-174.
- Toman, J. (2015). *Pohlavní rozmnožování optikou evoluce: Vznik vývoj a paradoxy největší evoluční záhady*. Academia.
- Thearling, K., Ray, T. (1994). Evolving multi-cellular artificial life. Ve zborníku *Artificial Life IV: Proceedings of the Fourth International Workshop on the Synthesis and Simulation of Living Systems*. MIT Press.
- Thearling, K., Ray, T. (1996). Evolving parallel computation. *Complex Systems*. 10(3): 229-237.
- Van Valen, L. (1989). Three paradigms of evolution. *Evolutionary Theory*. 9(2): 1-17.
- Wagner, N., Pross, A. (2011). The nature of stability in replicating systems. *Entropy*. 13(2): 518-527.
- Watson, R. (2006). *Compositional evolution: The impact of sex, symbiosis, and modularity on the gradualist framework of evolution*. MIT Press.
- Williams, G. C. (1975). *Sex and evolution*. Princeton University Press.
- Wynne-Edwards, V. (1986). *Evolution Through Group Selection*. Blackwell Scientific Publications.
- Yaeger, L. (1994). Computational genetics, physiology, metabolism, neural systems, learning, vision, and behavior or Polyworld: Life in a new context. Ve zborníku *Artificial Life 3: Proceedings of the Third International Conference on the Synthesis and Simulation of Living Systems*. Addison-Wesley.