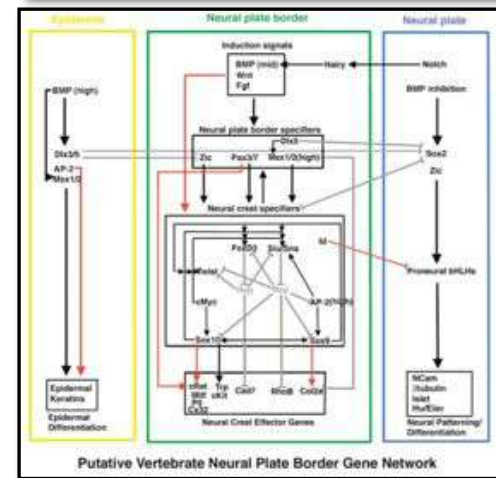
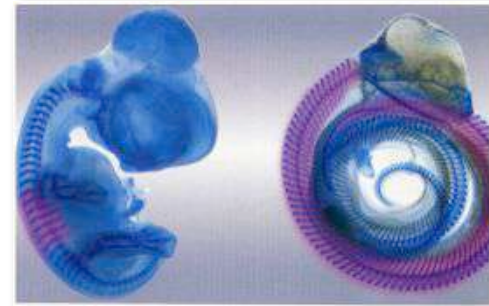
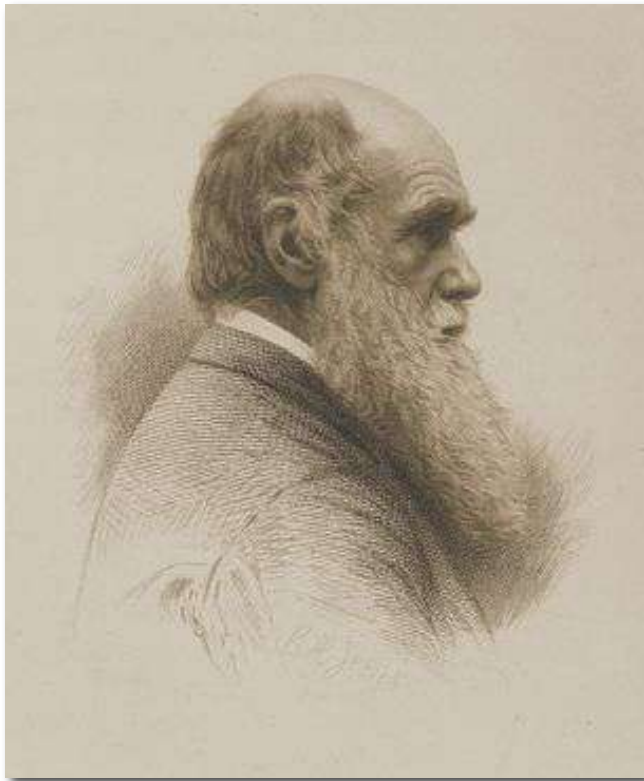


Jak se dělá evoluce?

Od Darwina, přes Moderní, až k Extendované Syntéze:

embrya, evo-devo, genové regulační sítě a makroevoluce



1859: Darwinismus

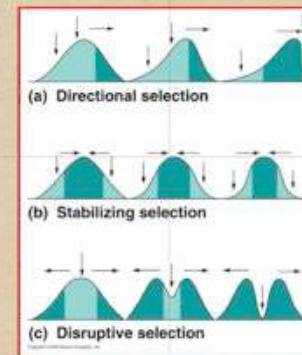
evoluce jako „common descent with modification“



Darwinismus: jedinci v rámci stejného druhu jsou odlišní → většina z nich se nedožije reprodukce → přežití není náhodné, přežívají ti s nejvýhodnějšími variacemi (= přírodní výběr) → přeživší mají vlastnosti svých úspěšných předchůdců → po geografické separaci může dojít k odlišení populací, které tak náhodně získaly odlišné vlastnosti. Anatomické či fyziologické rozdíly vznikají postupnou akumulací díky přírodnímu výběru.

1930-1940: Moderní Syntéza (MS)

evoluce jako statistická populační dynamika



MS či neo-Darwinismu = Darwinismus + (Mendelova) genetika

- populační dynamika, matematický přístup (statistická korelace), mikroevoluce, speciace, genetický drift, molekulární tah

1953: „molekulární obrát“: evoluce jako změna v DNA,

gen jako zprostředkovatel dědičnosti



MS či neo-Darwinismus:

evoluce v rámci druhu může být modelována matematicky; Darwinovská selekce opravdu mění frekvence alel v populaci; geny představují materiální bázi Darwinovských dědičných znaků; sekvence DNA potvrzuje matematicko-populačně-genetické predikce a MS může být považována za jednu z nejúspěšnějších vysvětlovacích teorií vědy 21.

1982: Evo-Devo - evoluce jako „evolving

systems of development“



Evolučně-vývojová biologie zkoumá mechanismy vztahů mezi procesy individuálního vývoje organismů a změnou fenotypu v průběhu evoluce;

MS: „survival of the fittest“, vs. Evo-Devo: „arrival of the fittest“

Box 1: Questions at the interface between evolution and development

Evo-devo questions

- How did development originate?
- How did the developmental repertoire evolve?
- How are developmental processes modified in evolution?

Devo-evo questions

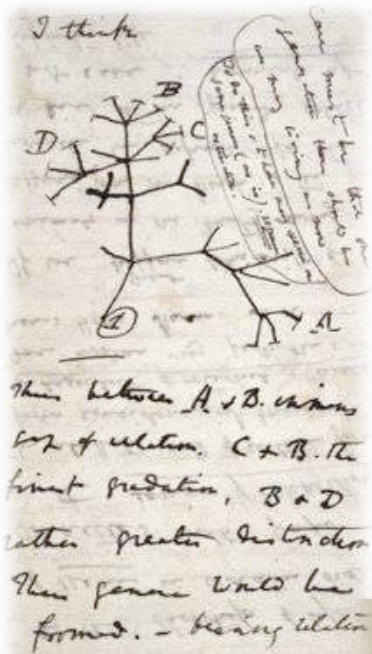
- How does development influence phenotypic variation?
- How does development contribute to phenotypic novelty?
- How does development affect the organization of phenotypes?

Eco-evo-devo questions

- How does the environment interact with developmental processes?
- How does environmental change influence phenotypic evolution?
- How does developmental evolution affect the environment?



www.nature.com/reviews/genetics

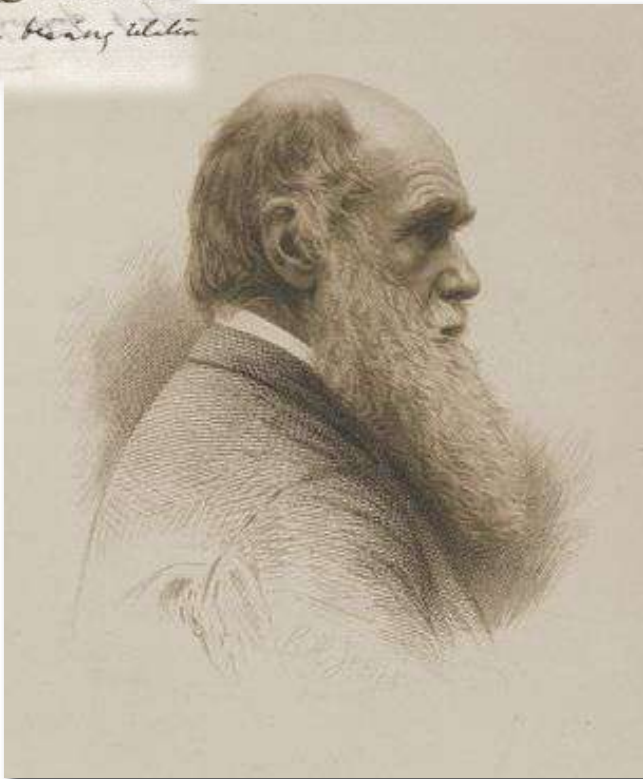


1859 – Darwinismus:

evoluce jako „common descent with modifications“

Darwinismus

- Jedinci v rámci stejného druhu jsou odlišní
- Většina z nich se nedožije reprodukce
- Přežití není náhodné, přežívají ti s nejvýhodnějšími variacemi (= přírodní výběr)
- Přeživší mají vlastnosti svých úspěšných rodičů
- Po geografické separaci může dojít k odlišení populací, které tak náhodně získaly odlišné vlastnosti. Směr evolučních změn je tedy náhodný díky tlaku přírodního výběru.





1859: Důkazy evoluce? Embryologie!

"Embryology is to me by far the strongest single class of facts in favor of change of forms." * "Community of embryonic structure reveals community of descent"

Darwinova inspirace - Martin Barry 1837 - **1st. embryological tree!**



"... in all classes of animals, from Infusoria to Man, germs at their origin are essentially the same in character, and that they have in common a homogenous or general structure." (1837)

Rekapitulace je už pre-evoluční koncept

srovnávací embryologie jakožto "pattern of unification"

organického světa (1821 Meckel; 1828 von Baer)



Johann Friedrich Meckel

(1781-1833)



Karl von Baer

(1792-1876)

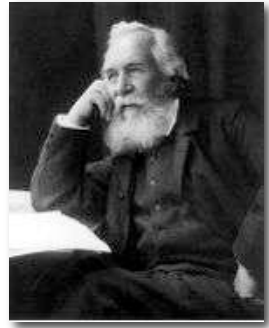
Biogenetický zákon, von Baer (1848): generalizace embryonálních vývojových řad

- Obecné znaky se v průběhu ontogenese objevují dříve než ty odvozené
- Odvozené znaky se vyvíjejí ze znaků obecných a znaky obecné ze znaků ještě obecnějších v dřívějším vývoji
- Embrya odlišných druhů se postupně odlišují jedno po druhém
- Embrya vyšších organismů procházejí stadii, kdy jsou podobná embryím, ne však adultům nižších organismů.



1859: Darwinismus

evoluce jako „common descent with modification“



"Embryology is to me by far the strongest single class of facts in favor of change of forms."

"Community of embryonic structure reveals community of descent"

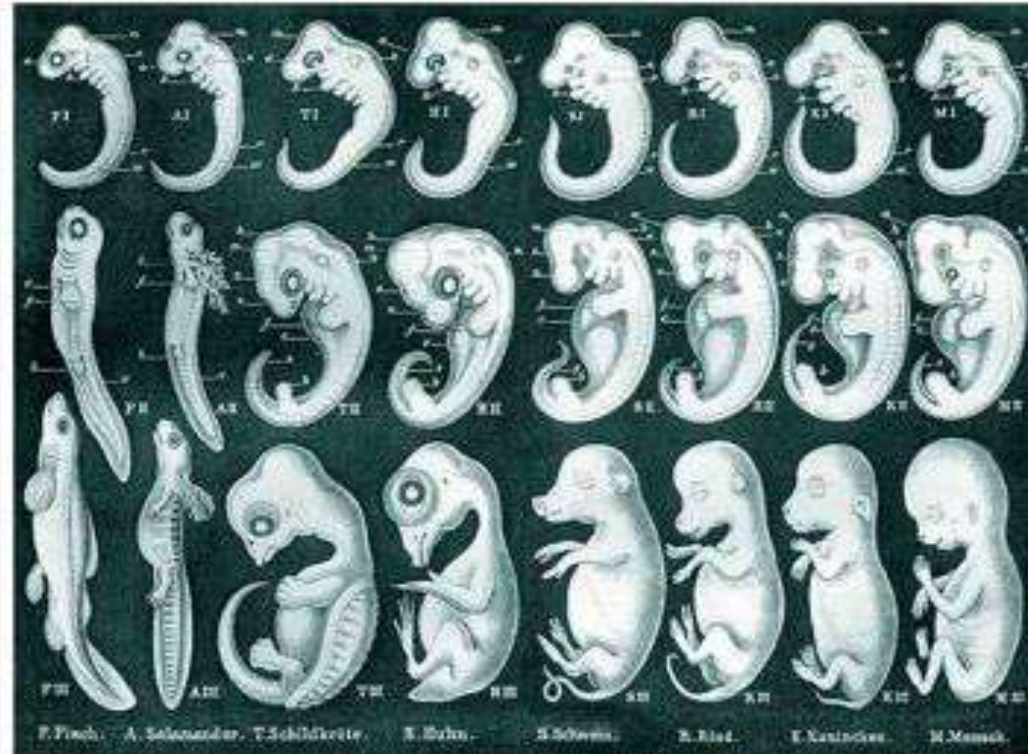


Abb. 1: Embryonenbilder aus Haeckels "Anthropogenie", 1. Aufl. 1874, Tafel VI und VII. Haeckel schreibt dazu: "Die beiden Tafeln VI und VII sollen die mehr oder minder bedeutende Übereinstimmung versinnlichen, welche hinsichtlich der wichtigsten Formverhältnisse zwischen dem Embryo des Menschen und dem Embryo der Wirbelthiere in frühen Perioden der individuellen Entwicklung besteht."

teprve s nástupem Darwinismu:

Rekapitulace jako evoluční koncept

(ontogenese rekapituluje fylogenesi a pod)

(1866 Ernst Haeckel)

- 2 principiální mechanismy evolučních změn:

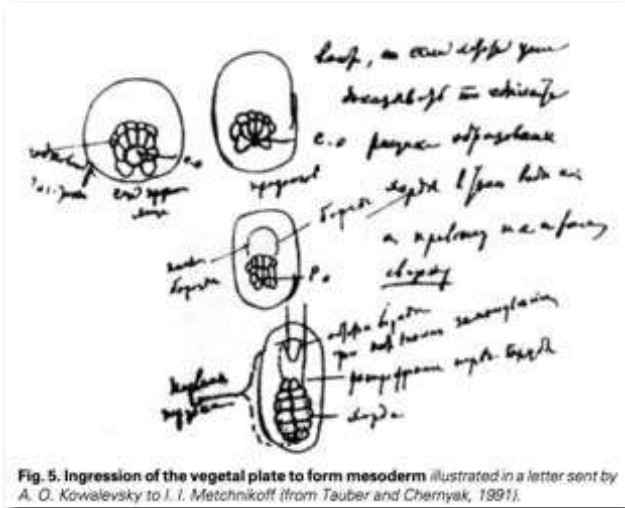
heterochronie & heterotopie

- the role of development in evolution !!!



1859: Darwinismus

evoluje jako „common descent with modification“



Embryonální znaky & systematika

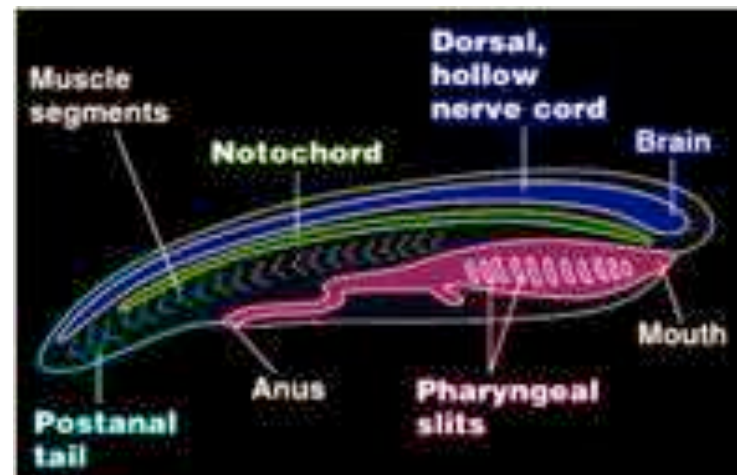
pláštěnci (1871) a kopinatci (1867)

patří mezi strunatce!



Alexander Kovalevsky

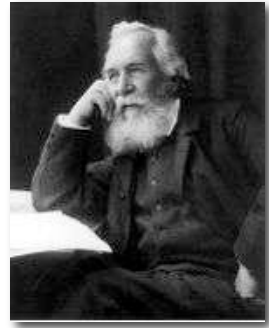
(1840-1901)





1859: Darwinismus

evoluce jako „common descent with modification“



Wilhelm Roux
(1850-1924)
“Entwicklungsmechaniker”

Klasická (deskriptivní) embryologie:

↑ poskytování důkazů evoluce (Darwinův “common descent”)

↓ objevování či testování embryonálních mechanismů, které evoluci postupně vytvářejí

Wilhelm Roux:

Darwinovská evoluce (*struggle for existence*) na buněčné úrovni

Der Kampf der Teile im Organismus (1881)

Entwicklungsmechanik (vývojové mechanika/mechanismy vývoje),

zakladatel experimentální embryologie, zavedl mj. tkánové kultury;

→ „from seashore and forest to laboratory“;

„from evolution to physiology“,

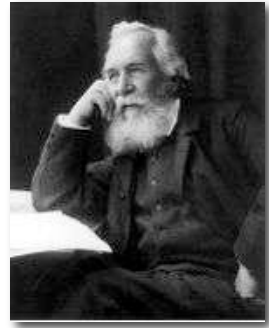
embryological „turning inward“





1859: Darwinismus

evoluje jako „common descent with modification“



Klasická (deskriptivní) embryologie:

↑ poskytování důkazů evoluce (Darwinův “common descent”)

↓ objevování či testování embryonálních mechanismů, které evoluci postupně vytvářejí

Wilhelm Roux:

Darwinovská evoluce (*struggle for existence*) na buněčné úrovni

Der Kampf der Teile im Organismus (1881)

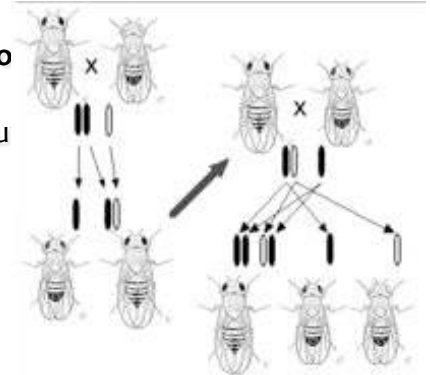
Entwicklungsmechanik (vývojové mechanika/mechanismy vývo

zakladatel experimentální embryologie, zavedl mj. tkánové kultu

➔ „from seashore and forest to laboratory“;

„from evolution to physiology“,

embryological „turning inward“



Wilhelm Roux
(1850-1924)

“Entwicklungsmechaniker”



1930-1940: Moderní Syntéza (MS)

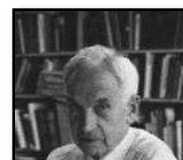
evoluce jako statistická populační dynamika



T. Dobzhansky



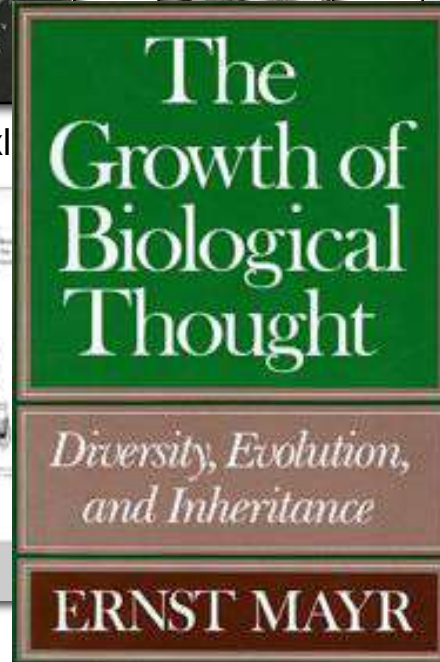
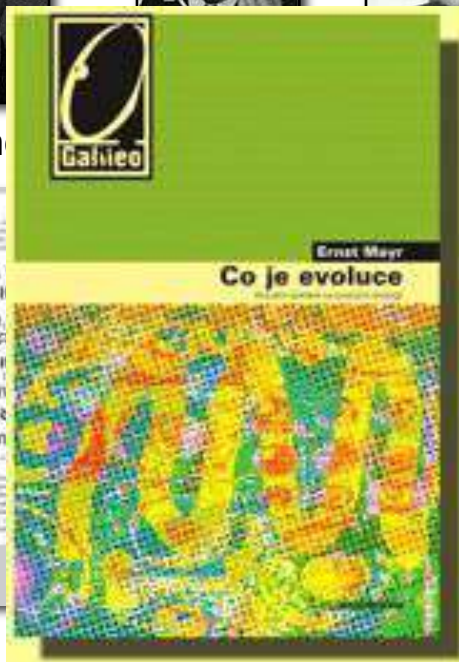
R. Fisher



G. Simpson



S. Wright

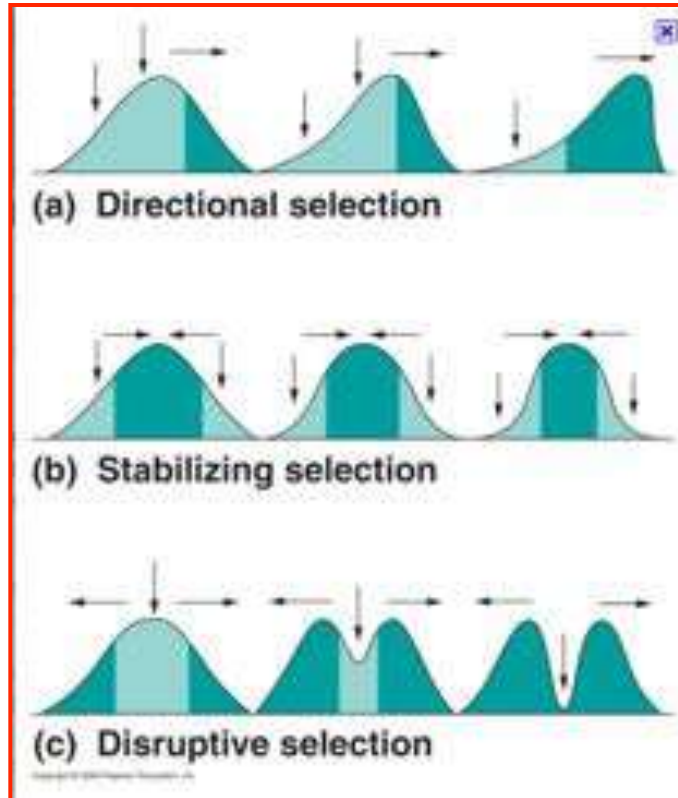
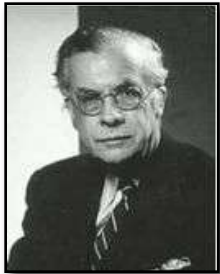


MS či neo-Darwinismu = Darwinismus + (Mendelova) genetika

- populační dynamika, matematický přístup (statistické korelace), mikroevoluce, speciace, genetický drift, molekulární tah

1930-1940: Moderní Syntéza (MS)

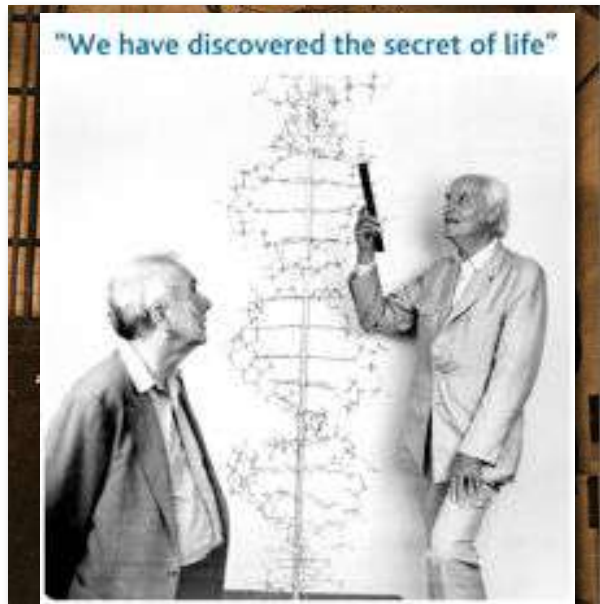
evoluce jako statistická populační dynamika



MS či neo-Darwinismu = Darwinismus + (Mendelova) genetika

- populační dynamika, matematický přístup (statistické korelace), mikroevoluce, speciace, genetický drift, molekulární tah

+ 1953: „molekulární obrat“: evoluce jako změna v DNA, gen jako zprostředkovatel dědičnosti



MS čili tzv. neo-Darwinismus může být považována za jednu z nejúspěšnějších vysvětlovacích teorií vědy ☑

evoluce v rámci druhu může být modelovaná matematicky; Darwinovská selekce opravdu mění

frekvence alel v populaci; geny představují materiální bázi Darwinovských dědičných znaků; sekvenace

DNA potvrdila matematicko-populačně-genetické predikce MS atd atp!

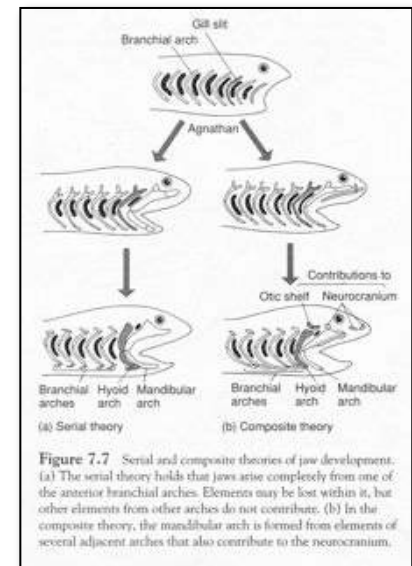
Od Darwina k Moderní Syntéze:

evoluce jako statistická populační dynamika

MS: východiska (a meze :-)

- genetické mutace primární, náhodné a konstantně vznikající
- populace evolvují díky změnám v genové frekvenci přinášené přírodním výběrem, molekulárním driftem či genovým tokem
- genetické varianty mají jen drobný efekt na výsledný fenotyp: *gradualismus*
- přírodní výběr "náhodně" udává směr evoluce

"the problem of the emergence of evolutionary novelties consists in having to explain how a sufficient number of small gene mutations can be accumulated until the new structure becomes sufficiently large to have selective value" Mayr, 1960



Kritika MS:

není ani „moderní“, ani „syntéza“ ☺

some key tenets of the Modern Synthesis

- populations contain genetic variation that arises randomly and at constant rates
- populations evolve by changes in gene frequency brought about by natural selection, drift, and gene flow
- genetic variants have slight phenotypic effects and all resulting phenotypic change is gradual
- all phenotypic characters are adaptive, and natural selection is the only "directional" factor

Thanks to Gerd Müller

MS- *není nic než-*

- soubor teorií, jak dospělci kompetují o reprodukční úspěch;
- evoluce je **jistě** více, než změna frekvence alel v populaci druhu;
- selekce může „pracovat“ jen s již existující variabilitou a o tomto „povstávání variant“ MS nic neříká;
- MS také téměř neoperuje s vznikem vyšších taxonů; atd, atp...

Od Darwina k Moderní Syntéze: evoluce jako statistická populační dynamika??

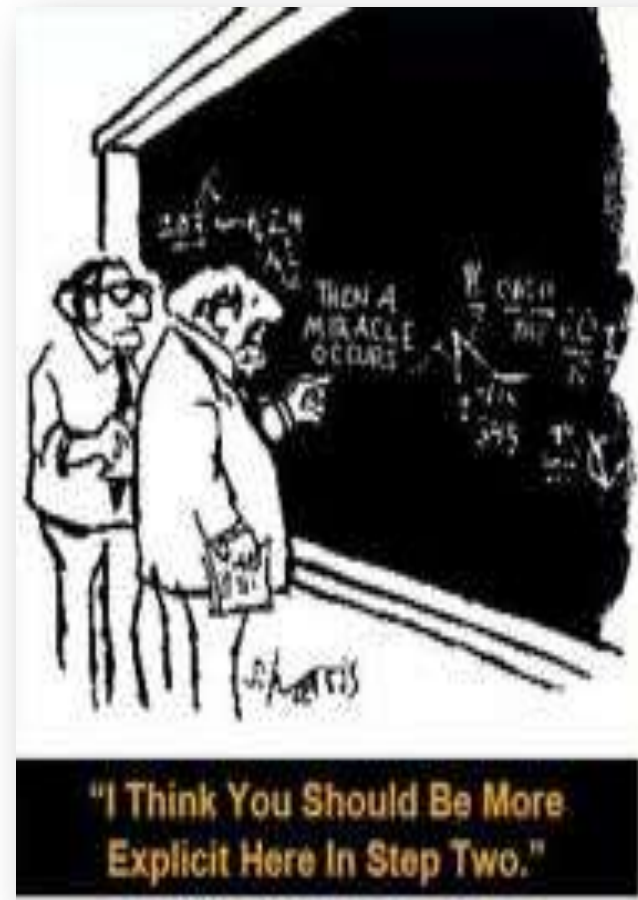
Formání deficit ve struktuře teorií MS:

- mezi úrovní genotypu a fenotypu je obrovský prostor, kde probíhá evoluce nepostižitelná přístupy MS
- development (ontogeneze) je považován za složitý a irelevantní: BLACK BOX

Jedinci se však skládají z buněk a tkání, ne DNA!

Každá úroveň má své specifické vlastnosti

Analýza *black-boxu* ukazuje, že tyto mají inherentní vlastnosti, které se ZÁSADNĚ podílejí na vzniku variability či na směřování evoluce !!!



Od Darwina k Moderní Syntéze: evoluce jako statistická populační dynamika??

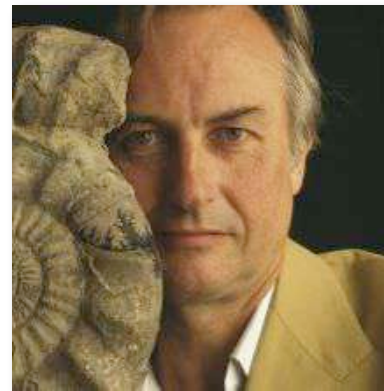
Formání deficit ve struktuře teorií MS:

- mezi úrovní genotypu a fenotypu je obrovský prostor, kde probíhá evoluce nepostižitelná přístupy MS
- development (ontogeneze) je považován za složitý a irelevantní: BLACK BOX

Jedinci se však skládají z buněk a tkání, ne DNA!

Každá úroveň má své specifické vlastnosti

Analýza *black-boxu* ukazuje, že tyto mají inherentní vlastnosti, které se ZÁSADNĚ podílejí na vzniku variability či na směřování evoluce !!!

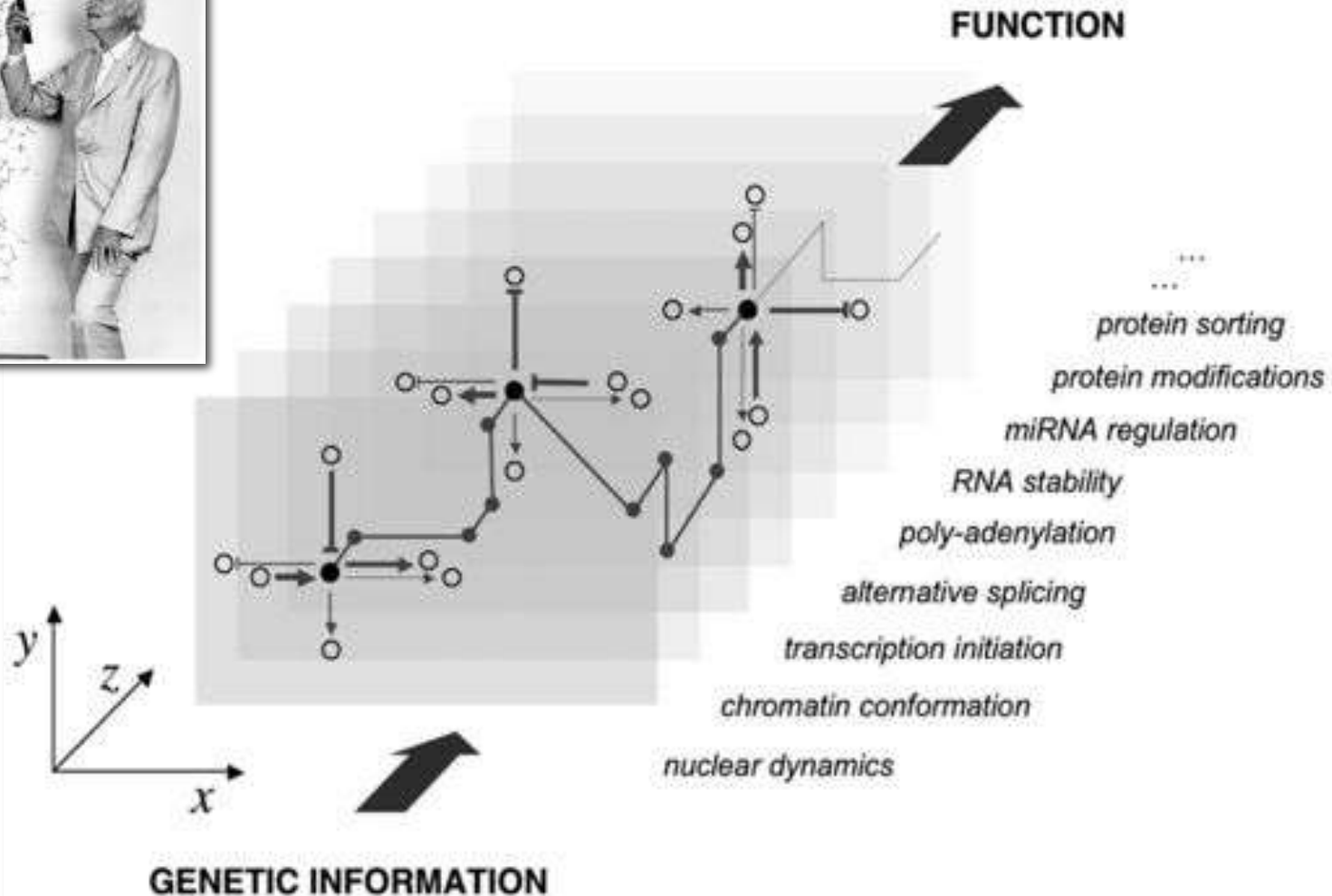


Richard Dawkins: „details of developmental processes ... are irrelevant for [any] evolutionary consideration“ (1976)

Molekulární genetika však vyjevila regulace na mnoha úrovních!

*The molecular biology underlying developmental
evolution*

Claudio R. Alonso

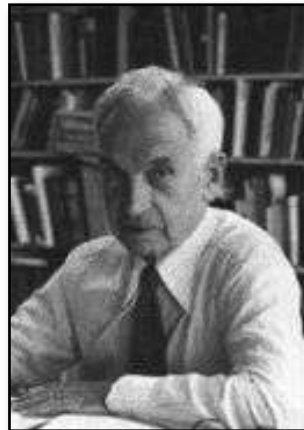


Od Darwina k Moderní Syntéze: evoluce jako statistická populační dynamika

MS: odlišné organismy konstruovány dle odlišných principů a odlišnými geny, evoluce se děje duplikacemi a následnými pozvolnými, kumulativními změnami na úrovni proteinů.

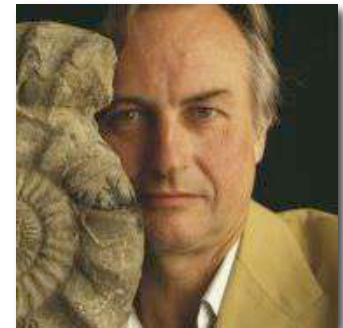
„Much that has been learned about gene physiology makes it evident that the search for homologous genes is quite futile except in very close relatives“.

E. Mayr



"...details of developmental processes ... are irrelevant for evolutionary consideration“.

R. Dawkins



Od Darwina k Moderní Syntéze: evoluce jako statistická populační dynamika

Dnes již přeci víme, že... :-)

...distantní organismy sdílejí identické vývojové komponenty, liší se však v tom, jak je používají a kombinují. Evoluce není o záměnách v proteinech, ale převážně (?) o regulačních změnách, které zapínají/vypínají vývojové moduly.

Evoluce jako změna „nadrátování“ stejných komponent.

(člověk: všech cca 20-25 tis. proteinů je kódováno v 1,5% DNA, ale 3% jsou regulační elementy, určující kdy, kde a jak budou bílkoviny vyrobeny);

molecular parsimony; small and universal toolkit

srv. dnešní znalosti o
počtech genů:

hád'átko: 19 700

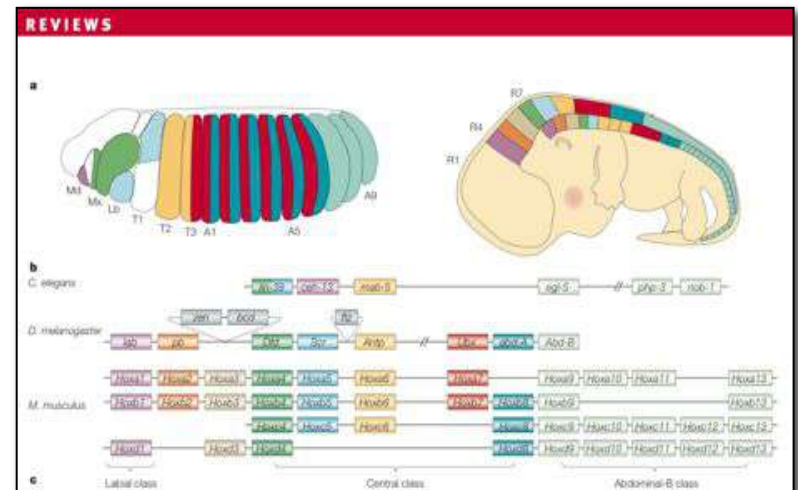
muška: 13 300

zebrafish: 27 900

pes: 19 300

člověk: 20 500

člověk & šimpanz $\approx$ 99% genů !!!



Evolučně-vývojová biologie:

evoluce jako „evolving systems of development“

- Evolučně-vývojová biologie (evo-devo) zkoumá mechanismy vztahů mezi procesy individuálního vývoje organismů (*ontogenese*) a změnou fenotypu v průběhu evoluce (*fylogenese*)

Box 1 | Questions at the interface between evolution and development

Evo-devo questions

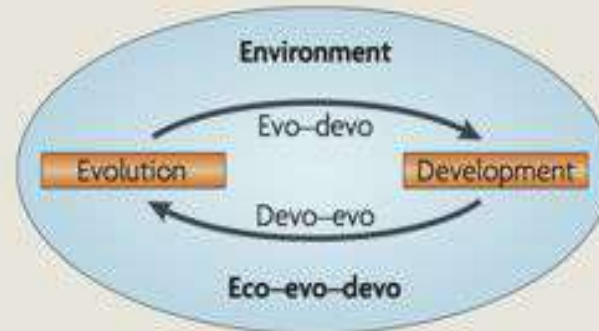
- How did development originate?
- How did the developmental repertoire evolve?
- How are developmental processes modified in evolution?

Devo-evo questions

- How does development influence phenotypic variation?
- How does development contribute to phenotypic novelty?
- How does development affect the organization of phenotypes?

Eco-evo-devo questions

- How does the environment interact with developmental processes?
- How does environmental change influence phenotypic evolution?
- How does developmental evolution affect the environment?



Evolučně-vývojová biologie:

evoluce jako „evolving systems of development“

MS:

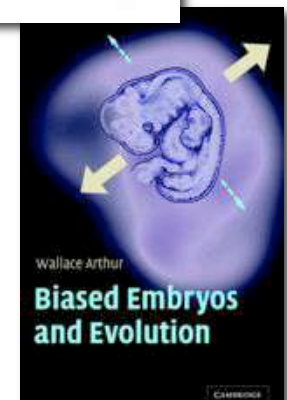
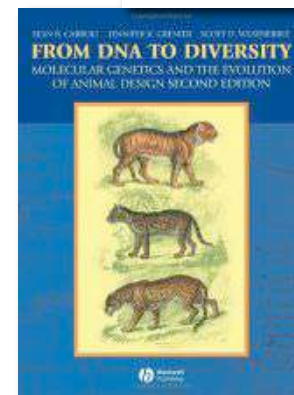
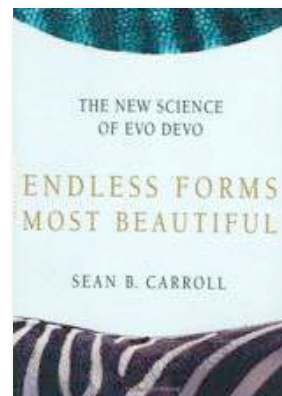
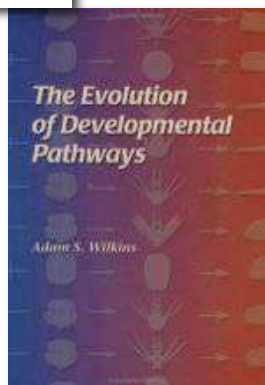
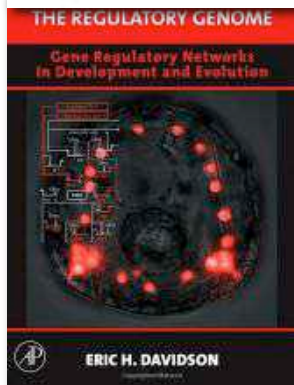
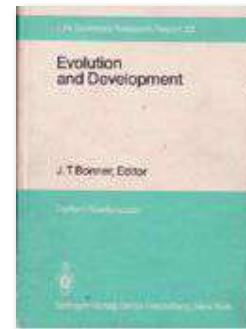
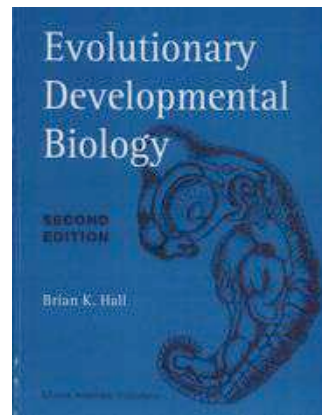
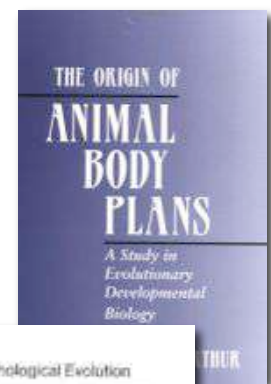
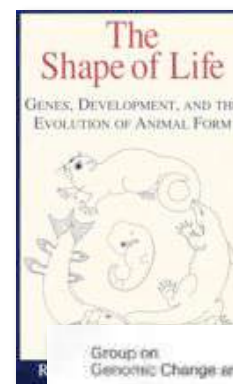
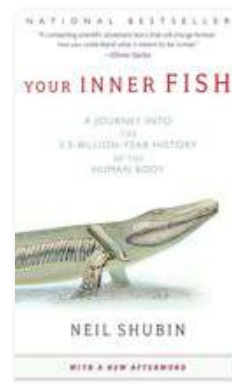
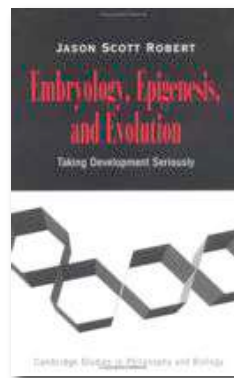
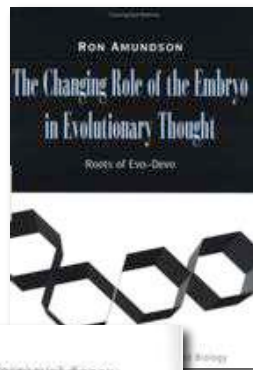
„survival of the fittest“

vs.

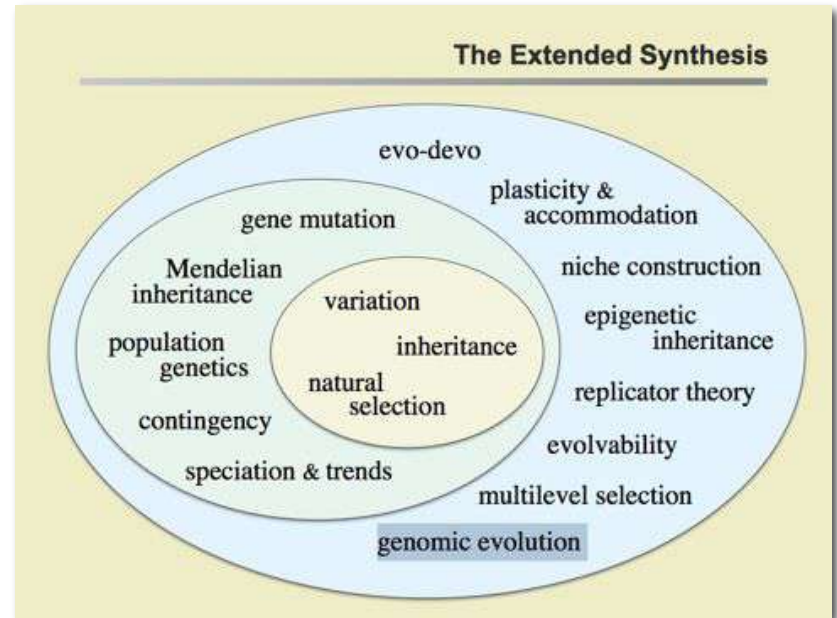
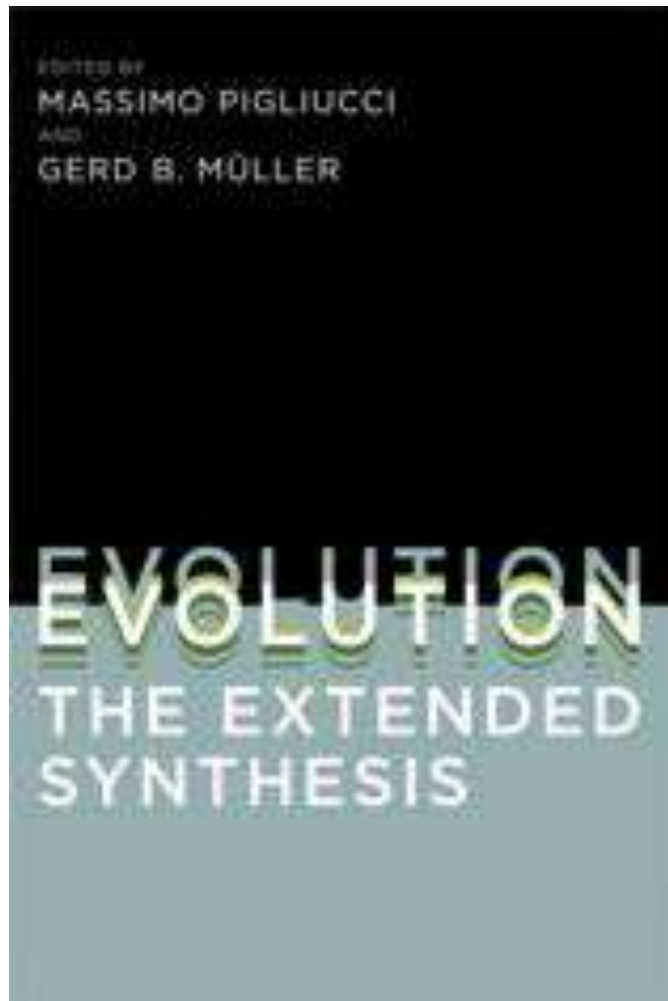
Evo-Devo:

„arrival of the fittest“

- **Evolučně-vývojová biologie (evo-devo)** zkoumá mechanismy vztahů mezi procesy individuálního vývoje organismů (*ontogenese*) a změnou fenotypu v průběhu evoluce (*fylogeneze*)
- Jak změny v průběhu ontogenetického vývoje modifikují existující fenotypické znaky a jak přispívají k vytváření znaků nových?



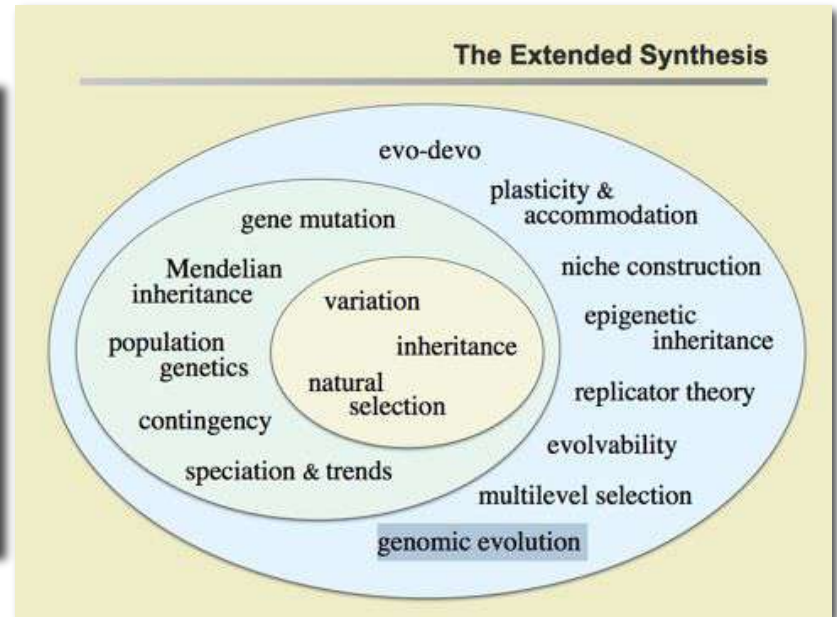
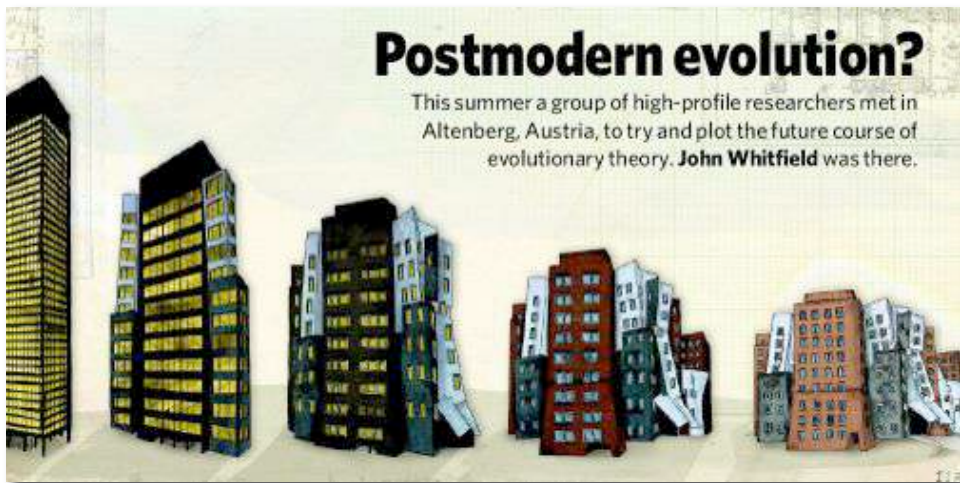
Od Moderní k Extendované Syntéze:



major differences

	Modern Synthesis	Extended Synthesis
emphasis	statistical	mechanistic
variation	genetic	genetic & epigenetic
rate	constant	punctuated
direction	natural selection	multilevel sel. & constraint
causality	external	external & internal

Od Moderní k Extendované Syntéze:



major differences

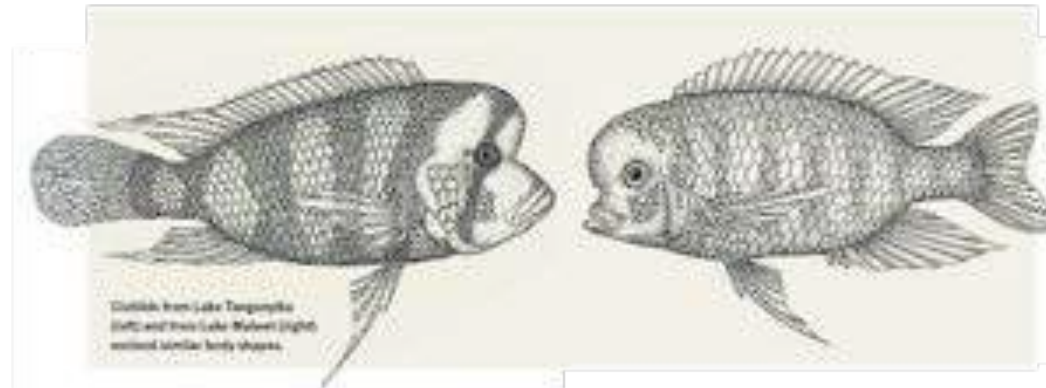
	Modern Synthesis	Extended Synthesis
emphasis	statistical	mechanistic
variation	genetic	genetic & epigenetic
rate	constant	punctuated
direction	natural selection	multilevel sel. & constraint
causality	external	external & internal

Přináší věda evo-devotická
něco zásadně odlišného?!?!

Nové teoretické koncepty?

Nové vysvětlovací kapacity?

Nové mechanismy?



Does evolutionary theory need a rethink?

Researchers are divided over what processes should be considered fundamental.

POINT

Yes, urgently

Without an extended evolutionary framework, the theory neglects key processes, say Kevin Laland and colleagues.

Charles Darwin conceived of evolution by natural selection without knowing that genes exist. Now mainstream evolutionary theory has come to focus almost exclusively on genetic inheritance and processes that change gene frequencies.

Yet new data pouring out of adjacent fields are starting to undermine this narrow stance. An alternative vision of evolution is beginning to crystallize, in which the processes by which organisms grow and develop are recognized as causes of evolution.

Some of us first met to discuss these advances six years ago. In the time since, as members of an interdisciplinary team, we have worked intensively to develop a broader framework, to extend the extended evolutionary synthesis (EES), and to flesh out its structure, assumptions and predictions. In essence, this synthesis maintains that important drivers of evolution, ones that cannot be reduced to genes, must be woven into the very fabric of evolutionary theory.

We believe that the EES will shed new light on how [PAGE 102](#)

COUNTERPOINT

No, all is well

Theory accommodates evidence through relentless synthesis, say Gregory A. Wray, Hippi E. Blockstein and colleagues.

In October 1882, just six months before he died, Charles Darwin published his final book. *The Formation of Vegetable Mould, Through the Action of Worms* sold briskly. Darwin's earlier publications had secured his reputation. He devoted an entire book to these humble creatures in part because they exemplify an interesting feedback process: earthworms are adapted to thrive in an environment that they modify through their own activities.

Darwin learned about earthworms from conversations with gardeners and his own simple experiments. He had a genius for distilling penetrating insights about evolutionary processes — often after amassing years of observational and experimental data — and he drew on such disparate topics as agriculture, geology, embryology and behaviour. Evolutionary thinking ever since has followed Darwin's lead in its emphasis on evidence and in synthesizing information from other fields.

A profound shift in evolutionary thinking began [PAGE 102](#)

a challenge to the standard theory ?

CHAPTER ELEVEN

Contemporary Debates in Philosophy of Biology

Evolutionary Developmental Biology Offers a Significant Conceptual Challenge to the Neo-Darwinian Paradigm

Manfred D. Laubichler

CHAPTER TWELVE

Contemporary Debates in Philosophy of Biology

Evolutionary Developmental Biology Does Not Offer a Significant Challenge to the Neo-Darwinian Paradigm

Alessandro Minelli

Thanks to Gerd Müller

Přináší věda evo-devotická
něco zásadně odlišného?!?!

Nové teoretické koncepty?

Nové vysvětlovací kapacity?

Nové mechanismy?

CONCEPTS	SELECTED KEY REFERENCES
ORIGIN OF DEVELOPMENTAL SYSTEMS Life cycle evolution Cell lineage competition Generic forms	Bonner 1974 Buss 1987 Newman 1992, 1994
EVOLUTION OF DEVELOPMENTAL REPERTOIRE Gene duplication Evolving regulatory networks Dissociation, Recruitment, Co-option Modularity	McGinnis and Krumlauf 1992; Holland 1999 Davidson et al. 95; Carroll 00; Wray&Lowe 00 Duboule 1998; Keys, 1999; True & Carroll 02 Wagner 1996; Raff 1996
EVOLUTIONARY MODIFICATION OF DEVELOPMENTAL PROCESSES Heterochrony Morphoregulation Ontogenetic repatterning Dissociability	Haeckel 1866; de Beer 1930; McKinney 1991 Edelman 1986, 1988 Wake and Roth 1989 Needham 1933; Raff 1996
ENVIRONMENT-DEVELOPMENT INTERACTION Reaction norms Enduring modifications Polyphenism Phenotypic plasticity Life history theory Baldwin effect	Woltereck 09; Schlichting & Pigliucci 98 Jollos 1939 West-Eberhard 2003 Wilson 94; Baldwin 02; West-Eberhard 2003 Stearns 1992 Baldwin 1896
PHENOTYPIC VARIATION Ontogenetic buffers Developmental constraints Developmental drive Evolvability Facilitated variation	Katz 1981 Alberch 1982; Maynard Smith et al. 1985 Arthur 2001 Wagner & Altenberg 1996 Kirschner & Gerhart 1998
PHENOTYPIC INNOVATION Caenogenesis Developmental side effects Neophenogenesis Epigenetic innovation Developmental exaptation	Haeckel 1866 Müller 1990 Johnston and Gottlieb 1990; Gottlieb 1992 Newman and Müller 2000 Chipman, 2001
GENETIC AND EPIGENETIC FIXATION Internal selection Canalization Burden Generative Entrenchment Assimilation Hierarchization	Law Whyte 1965 Waddington 42; Wagner et al. 97; Wilkins 03 Riedl 1978 Wimsatt 1986 Waddington 56; West-Eberhard 03 Riedl 78; Buss 87; Salazar-Ciudad et al. 01

Přináší věda *evo-devotická*
něco zásadně odlišného?!?!

Evolve evolučních novinek!

Modern Synthesis:

"the problem of the emergence of evolutionary novelties consists in having to explain how a sufficient number of small gene mutations can be accumulated until the new structure becomes sufficiently large to have selective value" Mayr, 1960

Modern Synthesis:

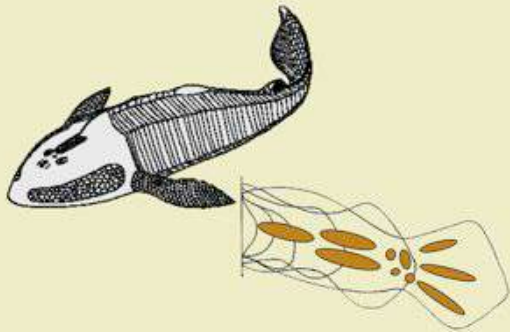
gradual genetic variation is responsible for gradual phenotypic variation

EvoDevo:

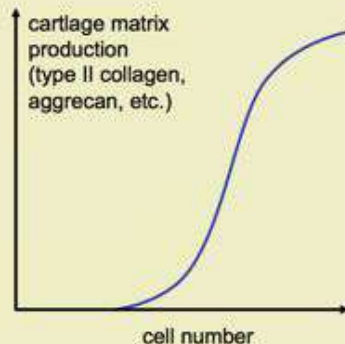
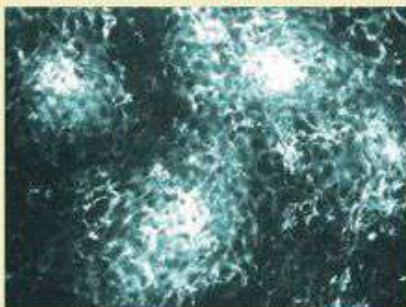
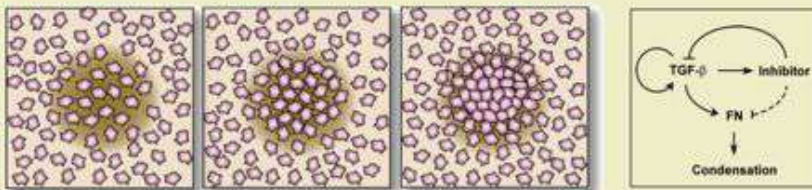
includes developmental modes for discontinuous and emergent forms of phenotypic change

Epigenetická teorie vzniku novinek/inovací!

skeletal elements resulting from proportion change



core skeletogenic module



Mechanismy vzniku evolučních novinek

(phenotypic novelty):

klasicky viz. bodová mutace, kumulativní mutace, genetický rearrangement, apod.

→ Selektce na proporce těla či velikost skeletálních elementů → *reakční biomechanická potence* skeletálních elementů dokáže automaticky vygenerovat elementy nové! → žádná mutace, nový gen, selektce na „gen pro“ → **čistě vedlejší produkt** selekčního režimu či **nastavení ontogeneze**, změna růstu tkáně za změněných podmínek prahování (*threshold*).

srv. facilitated variation;

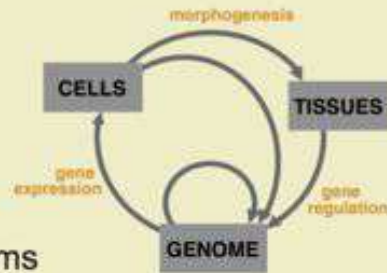
developmental modularity;

cellular self-organization...

Epigenetická teorie vzniku novinek/inovací!

epigenetic innovation theory

Müller 1990; Müller & Wagner 1991;
Newman & Müller 2000; Müller & Newman 2003, 2005



- because developmental systems are highly dynamic and integrated, including feedback regulation between different levels of organization, they react in non-linear fashions to evolutionary modification
- innovations arise from threshold responses of developmental processes

→ Graduální [genetické?] variace mohou být transformovány do ne-graduálních fenotypů díky ne-lineární vlastnostem vývojových systémů → **Fenotypické inovace mohou vznikat čistě jako vedlejší produkt prahové odpovědi systému** → přírodní selekce tak může sloužit „jenom“ jako uvolňovač vnitřní vývojové plasticity a k prozkoumání vnitřní plasticity systému → evoluce genetických regulačních systémů pak může pouze zachytávat a rutinizovat morfogenetické templáty a může tedy mít roli spíše konsolidační než-li inovační.

Epigenetická teorie vzniku novinek/inovací!

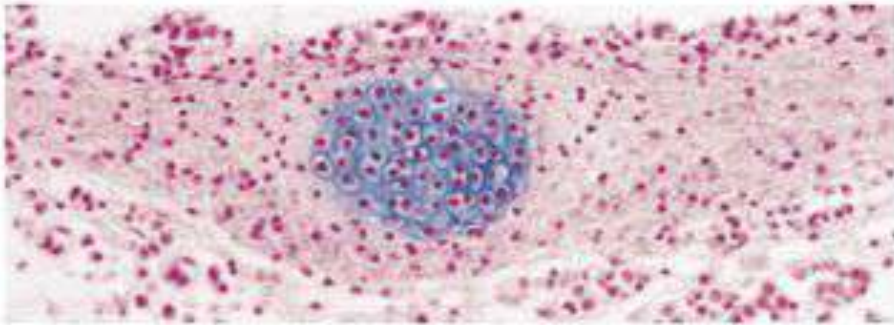


Fig. 4. Cartilaginous sesamoid in a tendon anlage of a chick embryo.

vznik znaku /fenotypu díky
působení mechanické
komprese, či díky pohybům ve
vajíčku!

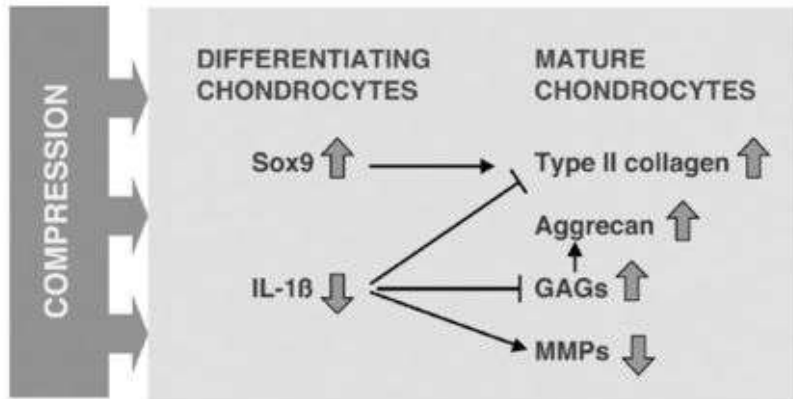


Fig. 4. Molecular mechanisms involved in compression-regulated chondrogenesis. IL: interleukin; GAG: glycosaminoglycan; MMP: matrix metalloproteases. From Müller (2003), after Takahashi et al. (1998).

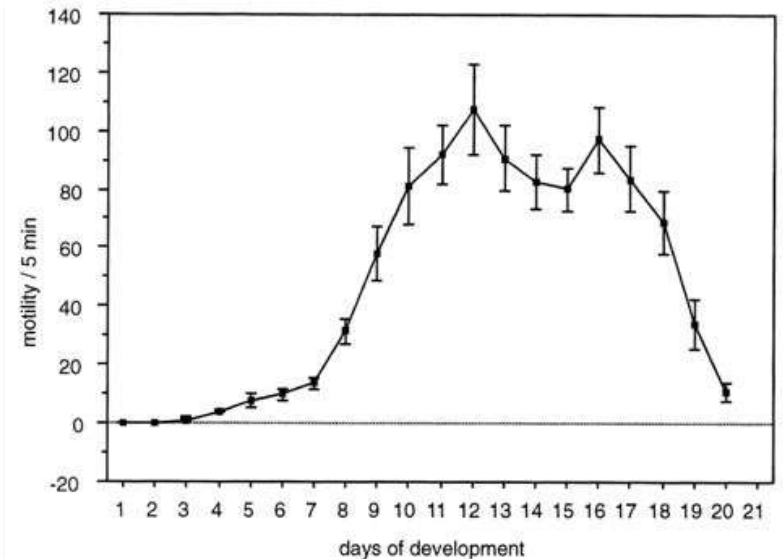


Fig. 1. Frequencies of embryonic movements in the chick (Wu et al. 2001).

Od Darwina k Moderní Syntéze: evoluce jako statistická populační dynamika

Dnes již přeci víme, že... :-)

...distantní organismy sdílejí identické vývojové komponenty, liší se však v tom, jak je používají a kombinují. Evoluce není o záměnách v proteinech, ale převážně (?) o regulačních změnách, které zapínají/vypínají vývojové moduly.

Evoluce jako změna „nadrátování“ stejných komponent.

(člověk: všech cca 20-25 tis. proteinů je kódováno v 1,5% DNA, ale 3% jsou regulační elementy, určující kdy, kde a jak budou bílkoviny vyrobeny);

- molecular parsimony; small and universal toolkit

srv. dnešní znalosti o
počtech genů:

hád'átko: 19 700

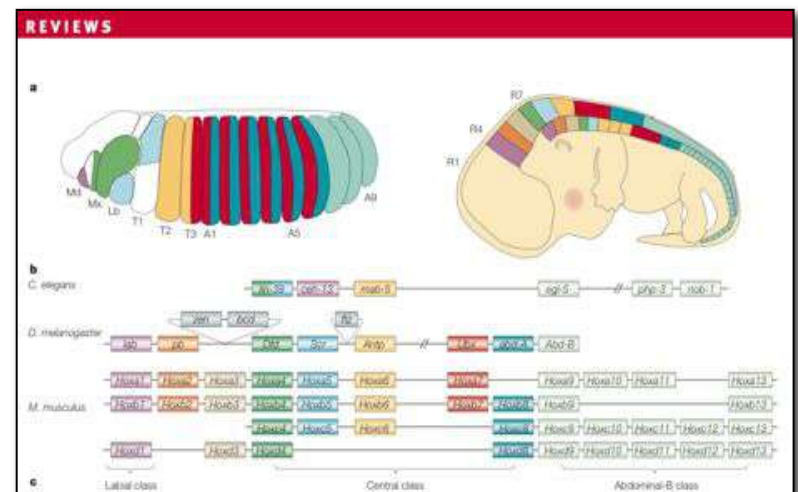
muška: 13 300

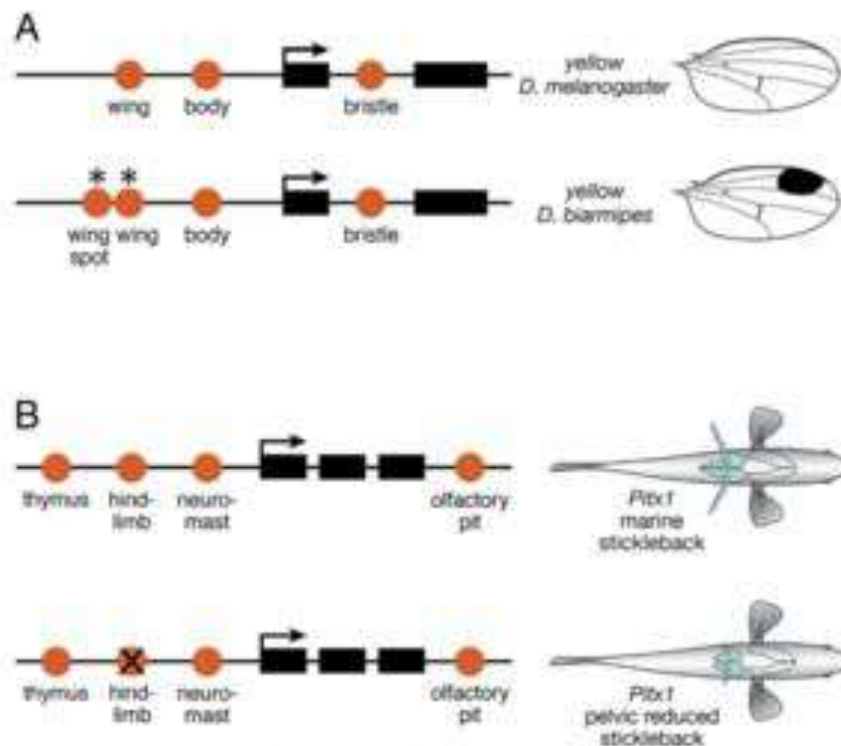
zebrafish: 27 900

pes: 19 300

člověk: 20 500

člověk & šimpanz $\approx$ 99% genů !!!



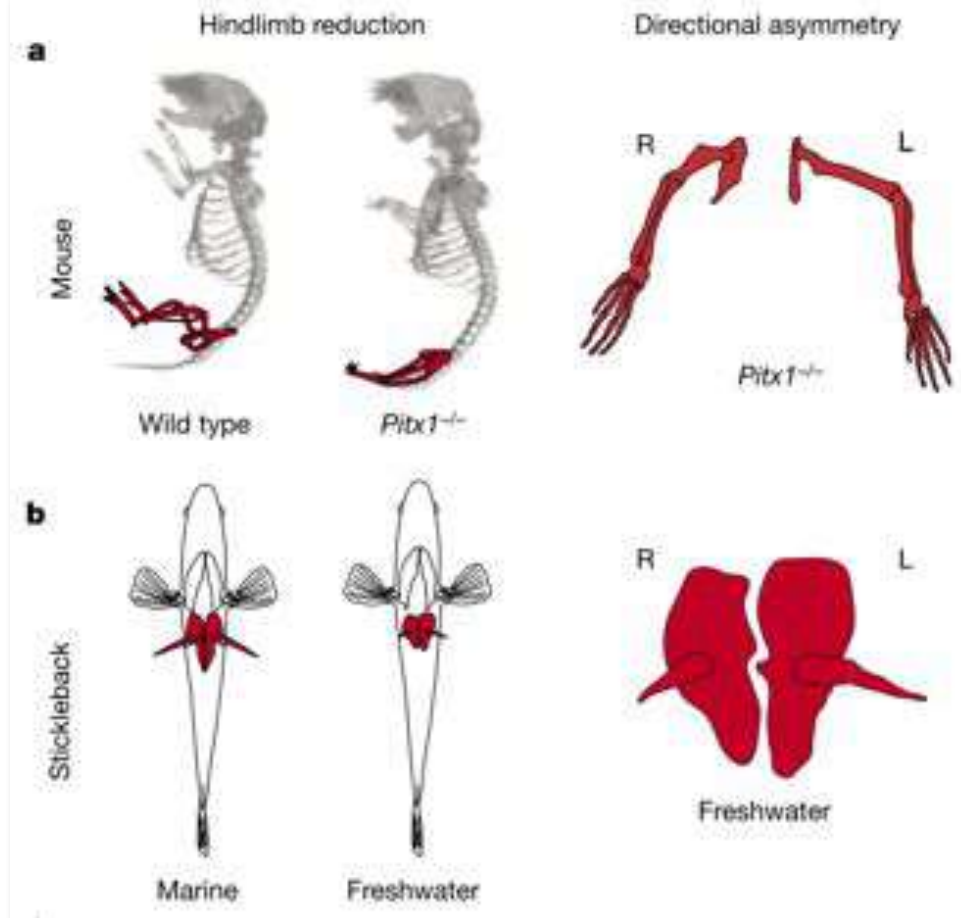


DOI: 10.1371/journal.pbio.0030245.g002

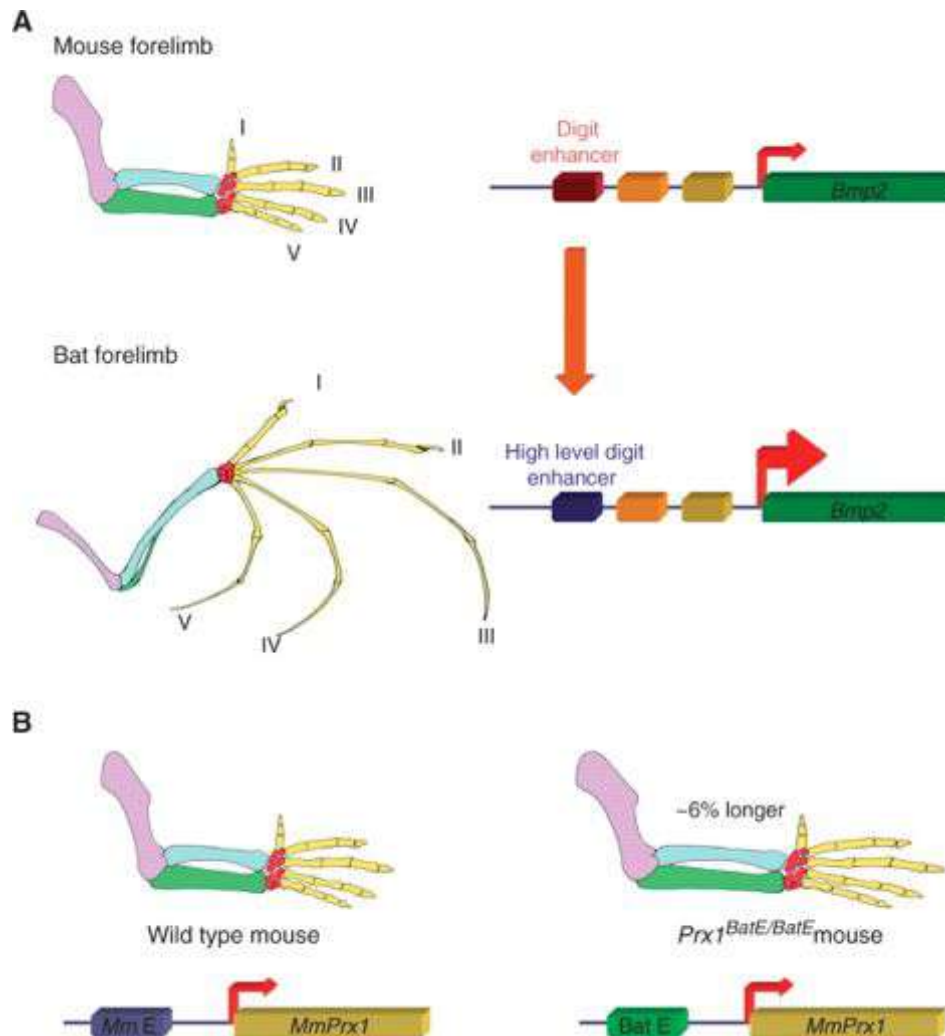
Figure 2. The Modular Architecture of the cis-Regulatory Regions of Pleiotropic Genes Enables the Independent Evolution of Gene Expression in Different Body Parts (A) Expression of the *yellow* pigmentation gene of *Drosophila* is controlled by several different cis-regulatory elements (red circles). Differences in the activity of selected elements (wing and wing spot) underlie differences in pigment patterns between species (Figure based on [35].) (B) Similarly, the expression of the *Pitx1* gene of vertebrates is inferred to be controlled by multiple elements (red circles). In pelvic-reduced stickleback fish, *Pitx1* expression is absent from the pelvic region. This is proposed to occur through of a selective loss of activity of the hindlimb regulatory element (cross through the red circle) (Figure based on [33].)

Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in threespine sticklebacks

Michael D. Shapiro^{1,2}, Melissa E. Marks^{1,2}, Catherine L. Pelcher^{1,2}, Benjamin K. Blackman¹, Kirsten S. Nereng¹, Bjarni Jónsson³, Dolph Schluter⁴ & David M. Kingsley¹



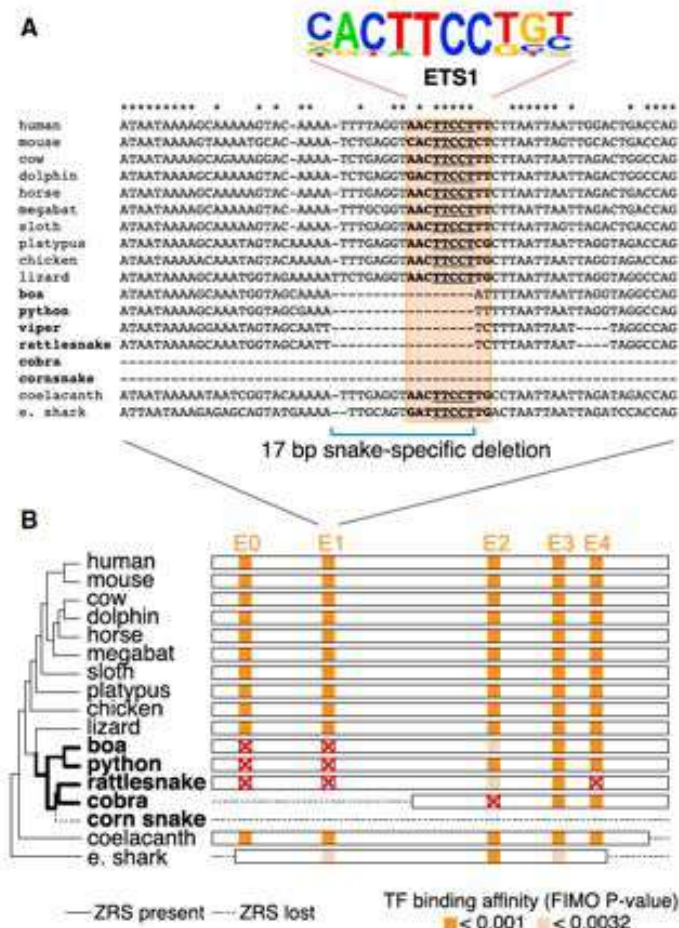
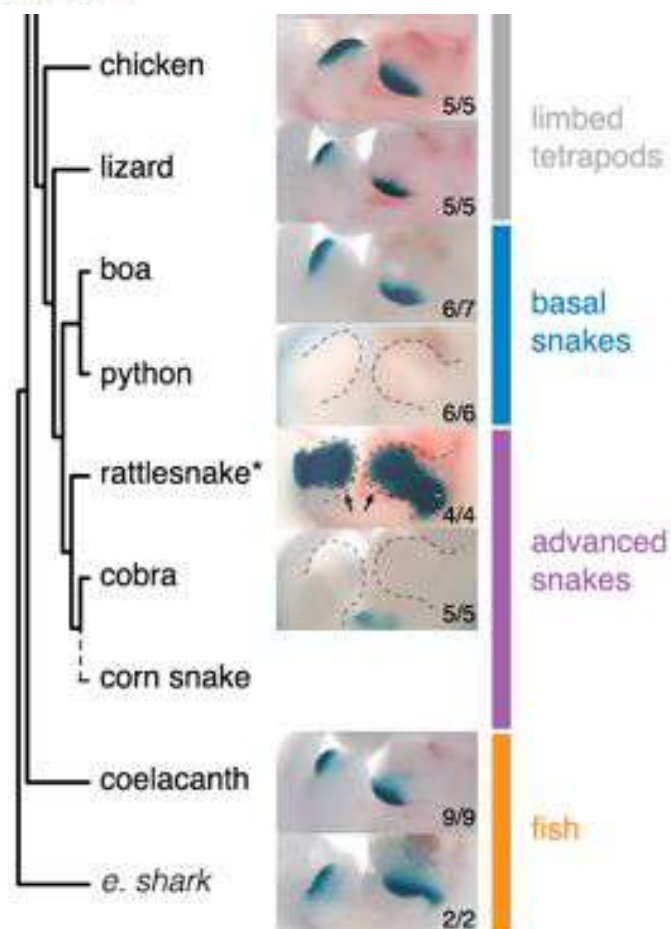
Regulatory evolution and experimental Evo-Devo.



Jiménez-Delgado S et al. Briefings in Functional Genomics and Proteomics
2009;8:266-275

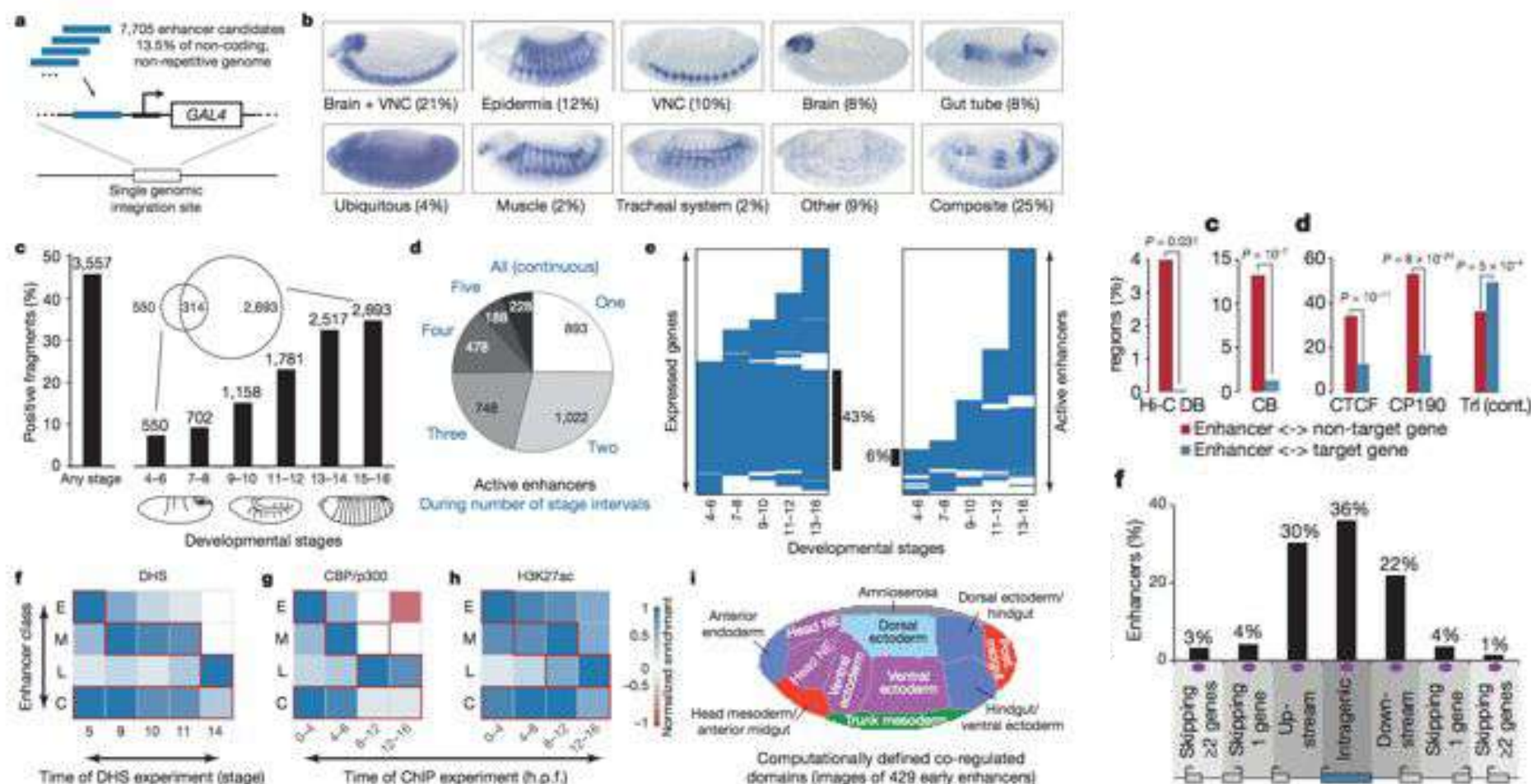
Progressive Loss of Function in a Limb Enhancer during Snake Evolution

Evgeny Z. Kvon,¹ Olga K. Kamneva,² Uirá S. Melo,¹ Iros Barozzi,¹ Marco Osterwalder,¹ Brandon J. Mannion,¹ Virginie Tissi res,³ Catherine S. Pickle,¹ Ingrid Plajzer-Frick,¹ Elizabeth A. Lee,¹ Momoe Kato,¹ Tyler H. Garvin,¹ Jennifer A. Akiyama,¹ Veena Atzal,⁴ Javier Lopez-Rios,³ Edward M. Rubin,^{1,4} Diane E. Dickel,^{1,4,5} Len A. Pennacchio,^{1,4,5} and Axel Visel^{1,4,5,6,*}



Genome-scale functional characterization of *Drosophila* developmental enhancers *in vivo*

Evgeny Z. Kvon^{1†}, Tomas Kazmar¹, Gerald Stampfel^{1*}, J. Omar Yáñez-Cuna^{1*}, Michaela Pagani¹, Katharina Schernhuber¹, Barry J. Dickson^{1†} & Alexander Stark¹



GRN, gene regulatory networks & evolve jako přepínání v rámci (poměrně konzervativních) GRN

Division of Biology and Biological Engineering

APPLY | CONTACT | GIVE | DIRECTORY | ACCESS

What are you interested in?

About People Research Academics News and Seminars Jobs Support BBE

Back to All News

08/16/2012

A New Way to Replace Damaged or Missing Cells

When certain cells in our bodies are missing or nonfunctional, the only current options are to treat the symptoms with drugs or try to acquire transplants. But what if cells in our own bodies could be transformed to take on the missing functions? What if we could convert cells from other organs to function as neurons after a stroke; cardiomyocytes to address heart disease; gland cells to address endocrine diseases, or cartilaginous cells to address joint deterioration? This may be a real possibility thanks to funding from the Caltech Innovation Initiative, a philanthropically funded internal grant program designed to provide research funds to high-risk but potentially high-reward projects that could produce disruptive technologies with practical applications in the marketplace.



ERIC H. DAVIDSON, NORMAN CHANDLER PROFESSOR OF CELL BIOLOGY

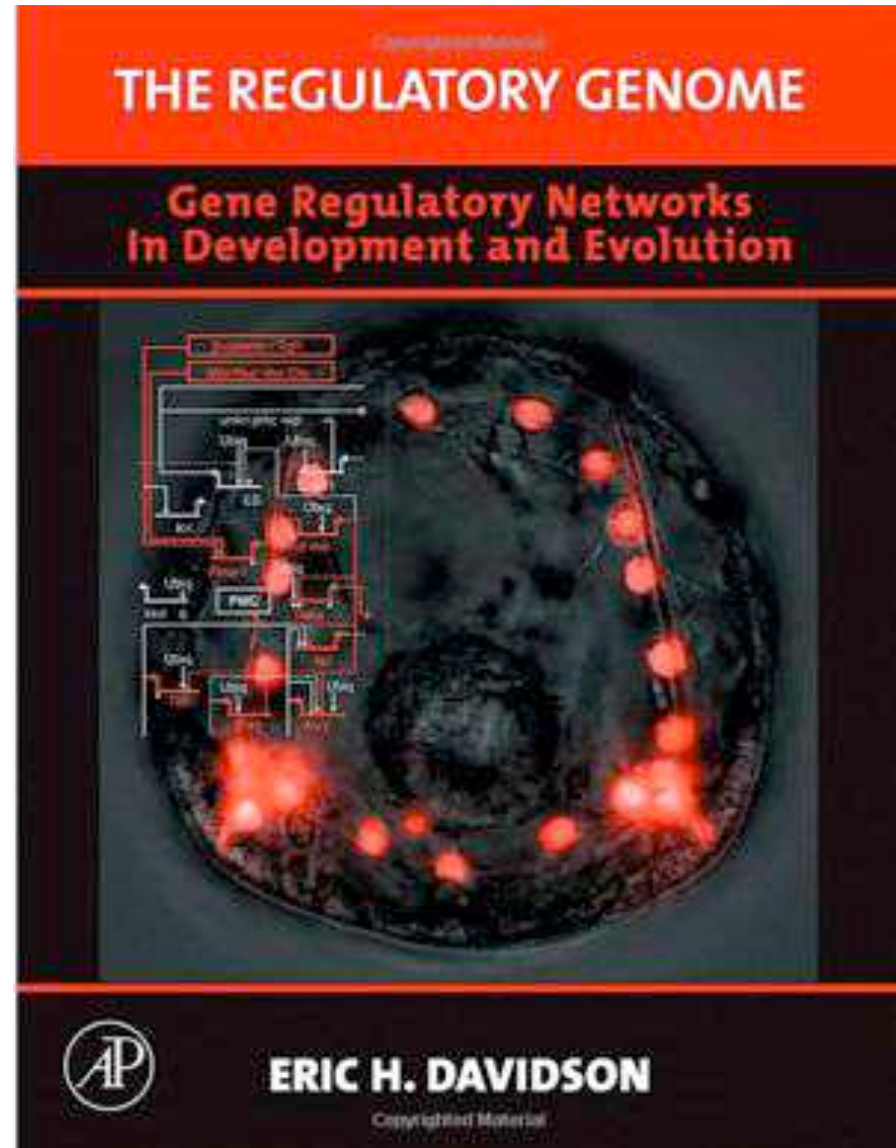
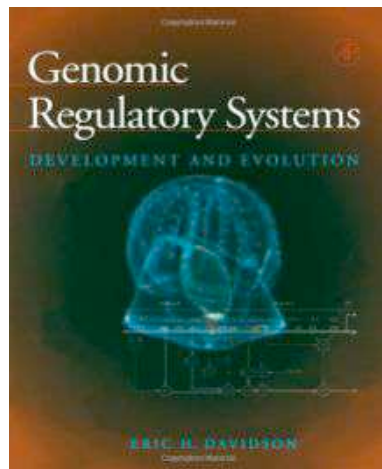
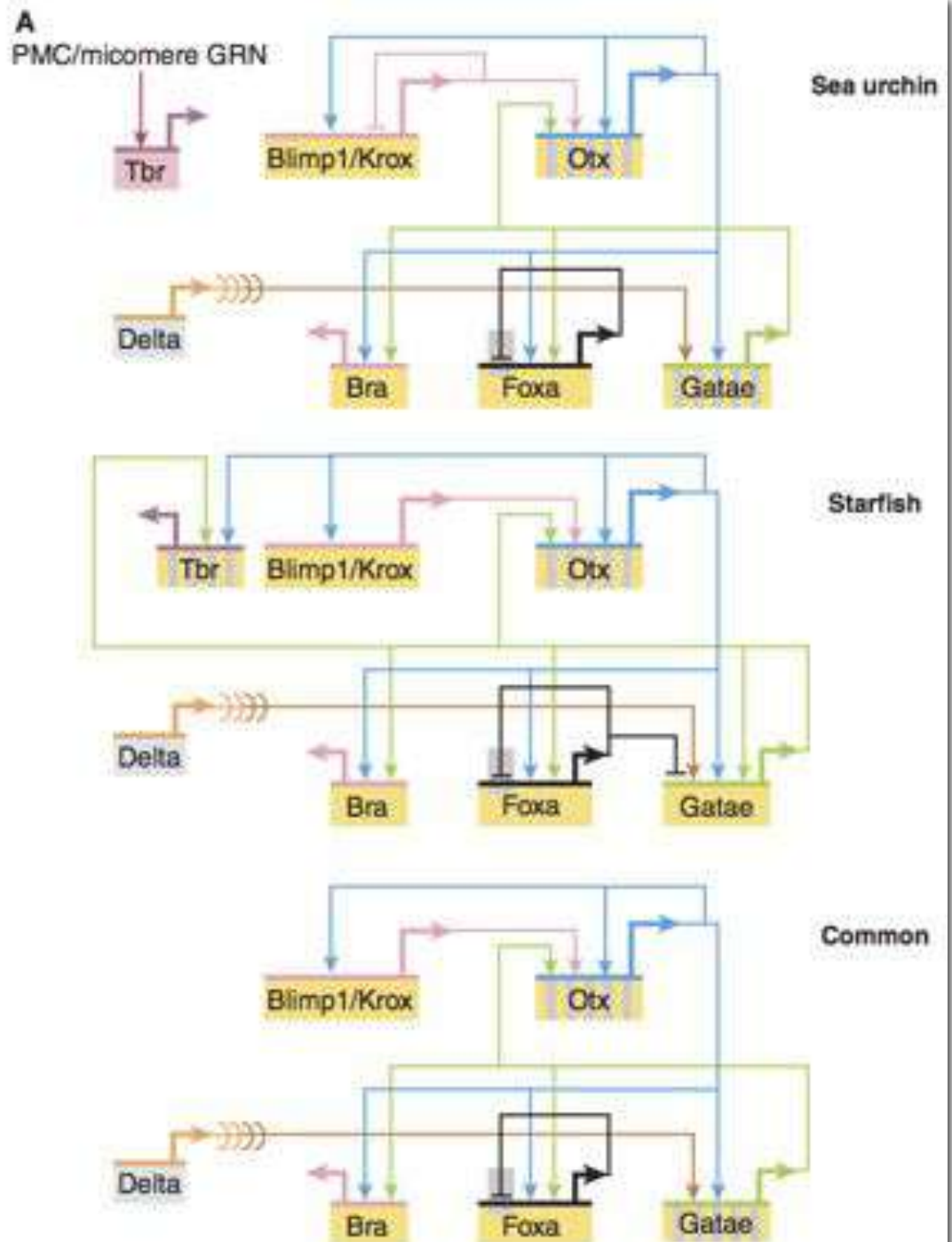
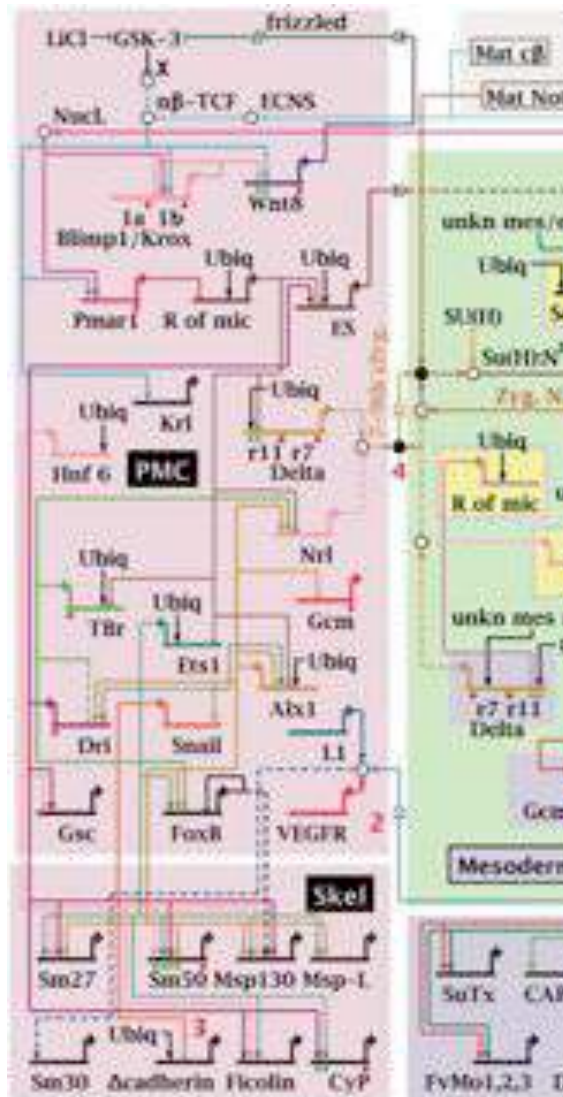


Fig. 2. Examples of putative GRN kernels. Networks were constructed and portrayed using BioTapestry software (55). (A) Endomesoderm specification kernel, common to sea urchin and starfish, the last common ancestor of which lived about half a billion years ago. The relevant area of the sea urchin network is shown at the top [(1, 9, 16); for currently updated version, details, and supporting data, see (56)]; the corresponding starfish network (14) is shown in the middle; and the network architecture, which has been exactly conserved since divergence—i.e., the kernel—is shown at the bottom. Horizontal lines denote cis-regulatory modules responsible for the pregastrular phase of expression considered, in endoderm (yellow), mesoderm (gray), or both endoderm and mesoderm (striped gray and yellow). The inputs into the cis-regulatory modules are denoted by vertical arrows and bars. The gray box surrounding the *foxa* input indicates that this repression occurs exclusively in mesoderm. (B) Possible heart specification kernels; assembled from many literature sources (15). Dashed lines show possible interactions. Some aspects of the GRN that may underlie heart specification in *Drosophila* are shown at the top; the approximately corresponding vertebrate relationships are shown in the middle; and shared linkages are shown at the bottom. Absence of a linkage simply means that this linkage is not known to exist, not that it is known not to exist. Many regulatory genes participate in vertebrate heart formation for which orthologous *Drosophila* functions have not been discovered, and the hearts themselves are of very different structure. However, as pointed out by many authors [see (7, 8, 57) for reviews of earlier references], a core set of regulatory genes are used in common and are now known to be linked in a similar way in a conserved subcircuit of the gene network architecture, as shown. The gray boxes represent in each case different ways that the same two nodes of the network are linked in *Drosophila* and vertebrates.

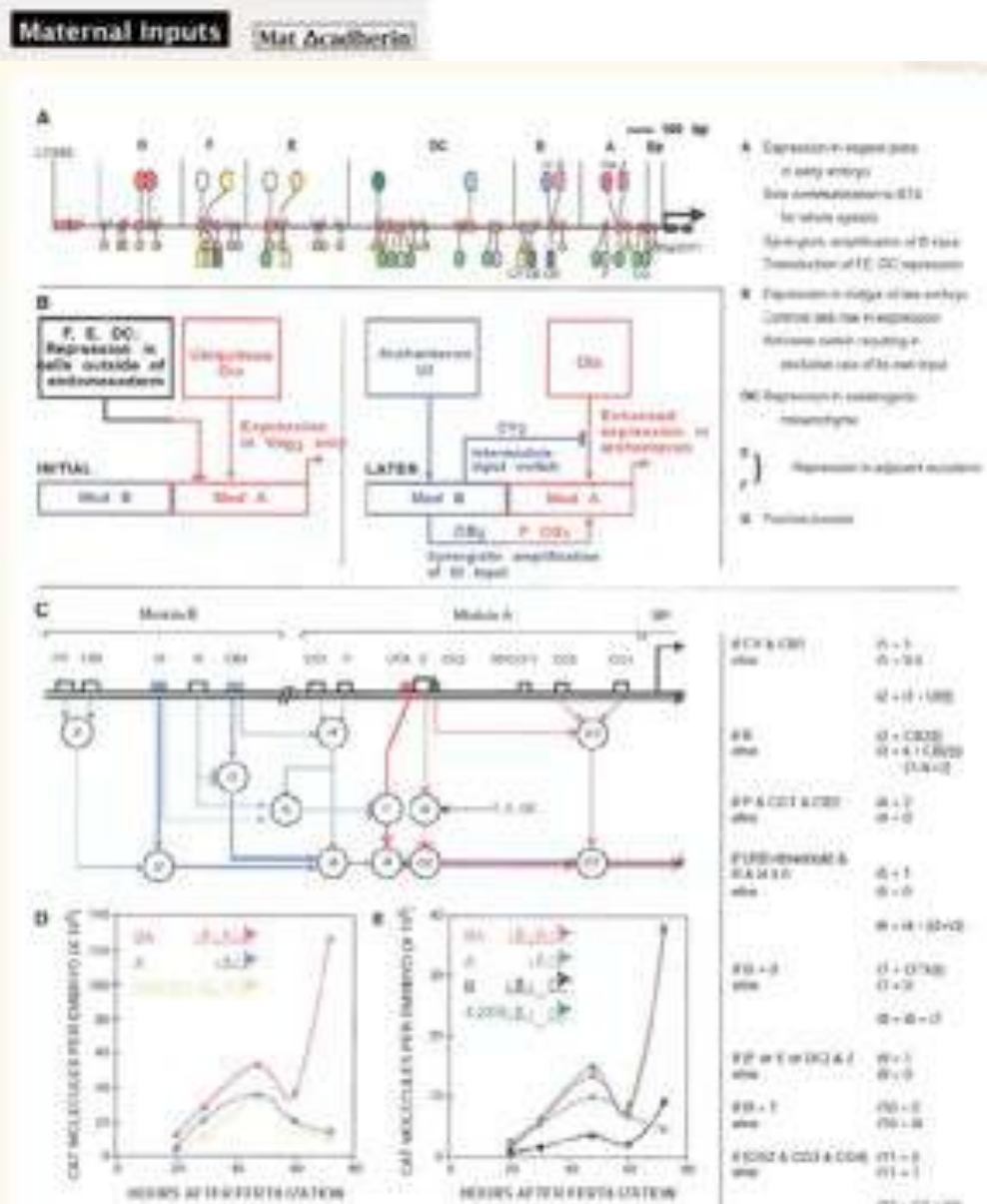


GRN "kernel" –
konzervativní uzel

přepínání v rámci (poměrně konzervativních) GRN

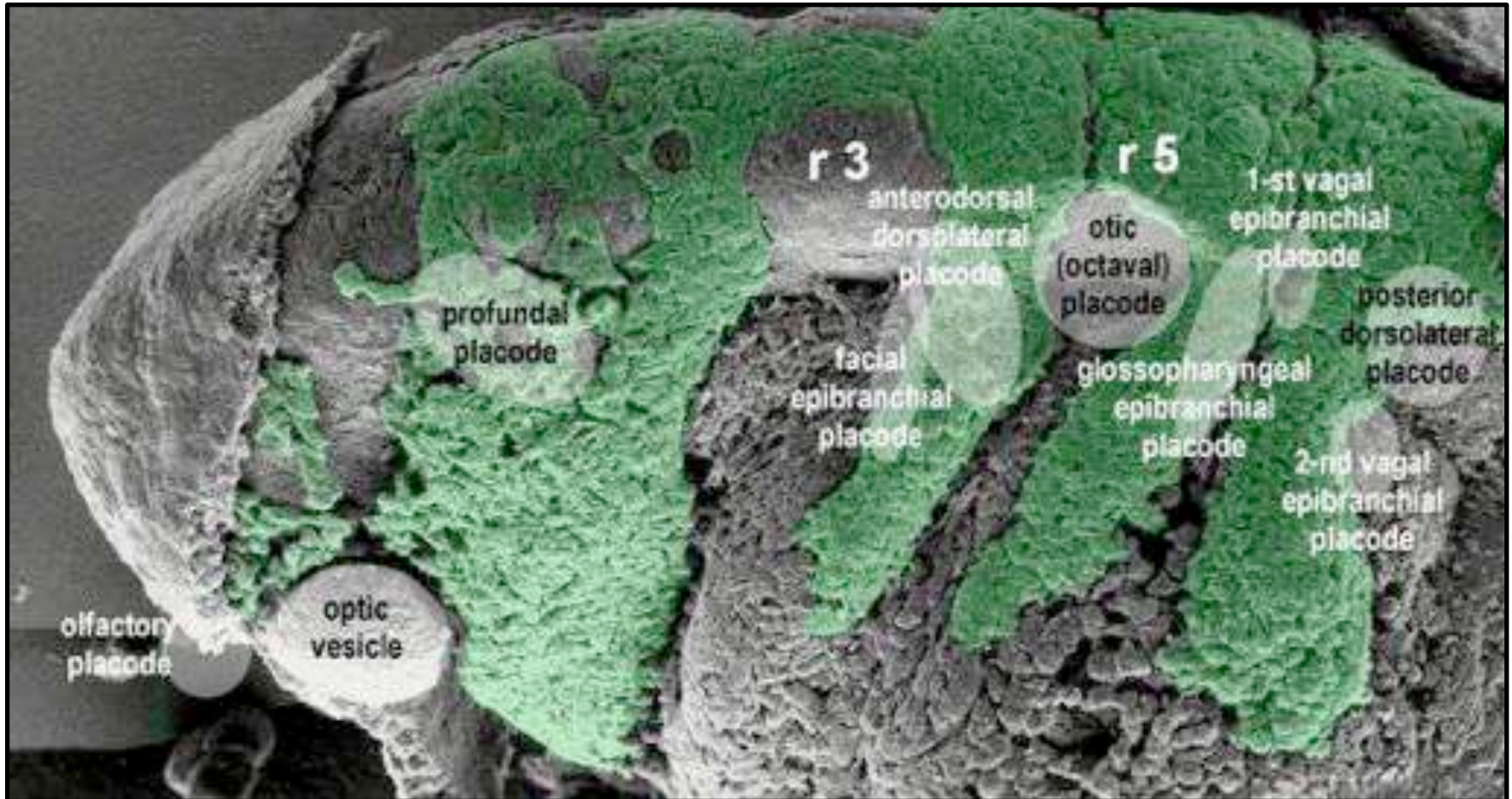


Ubiqu = ubiquitous; Mat = maternal; actv = activator; rep = repressor; unk = unknown; NucL = nuclearization; β = β -catenin source; β -TCF = nuclearized β -catenin-TcfLIS = early signal; ECNS = early cytoplasmic nuclearization system; Zyg. N. =



GRN a koopce: vznik buněk neurální lišty u obratlovců

(tyto buňky zásadně přebudovávají celý embryonální vývoj, typická je mj. obrovská role indukčních procesů, epigenetických interakcí, nedeterminovanost vývoje)

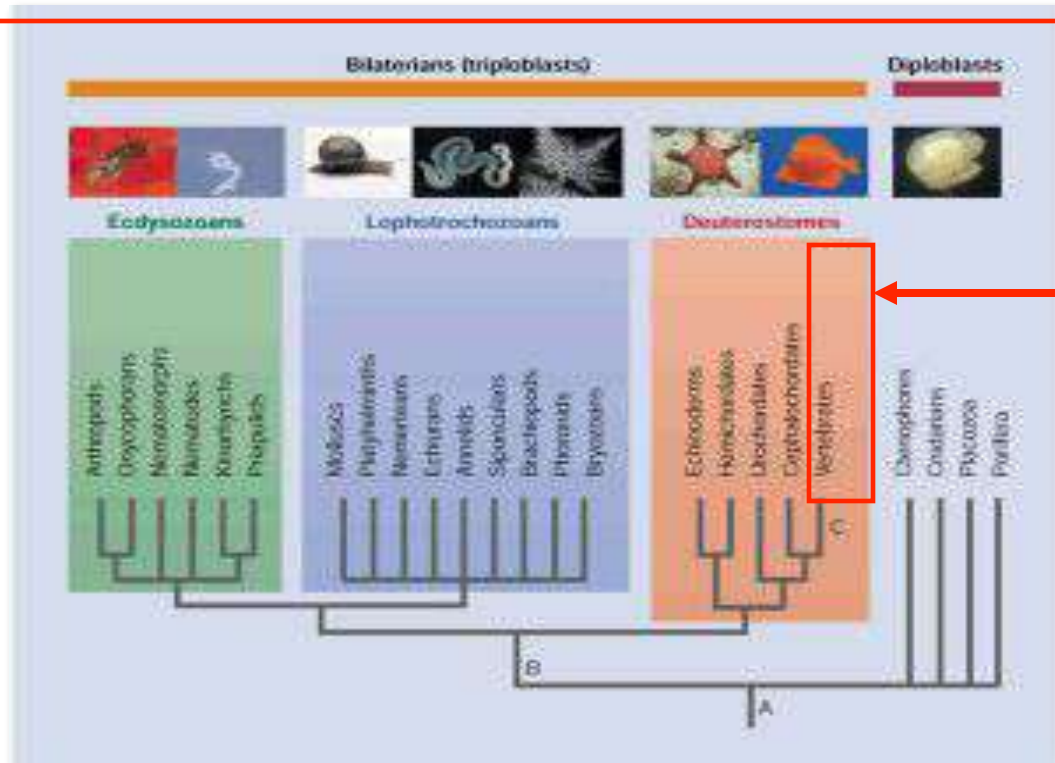


neurální lišta a *causa* zárodečných vrstev

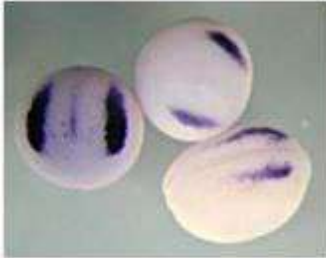
Diblastika - ektoderm + entoderm = prim. zárodečné vrstvy;
stále spíše epiteliální uspořádání/organizace těl

Triblastika - mesoderm = 3. zár. vrstva; výplň mezi EKT-ENT;
výrazně více objemová/ solidní/ 3D organizace těl

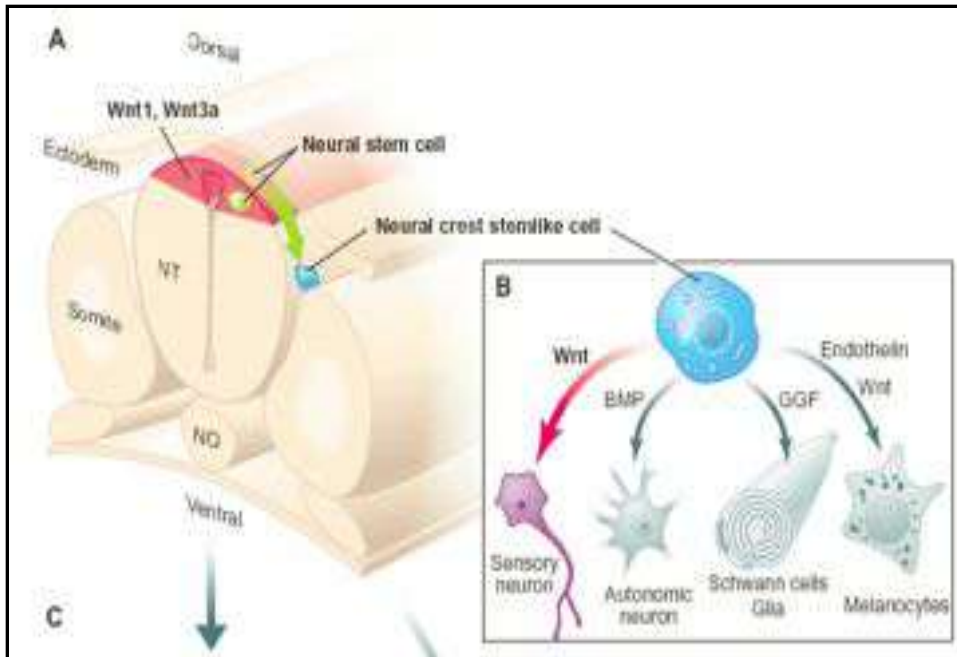
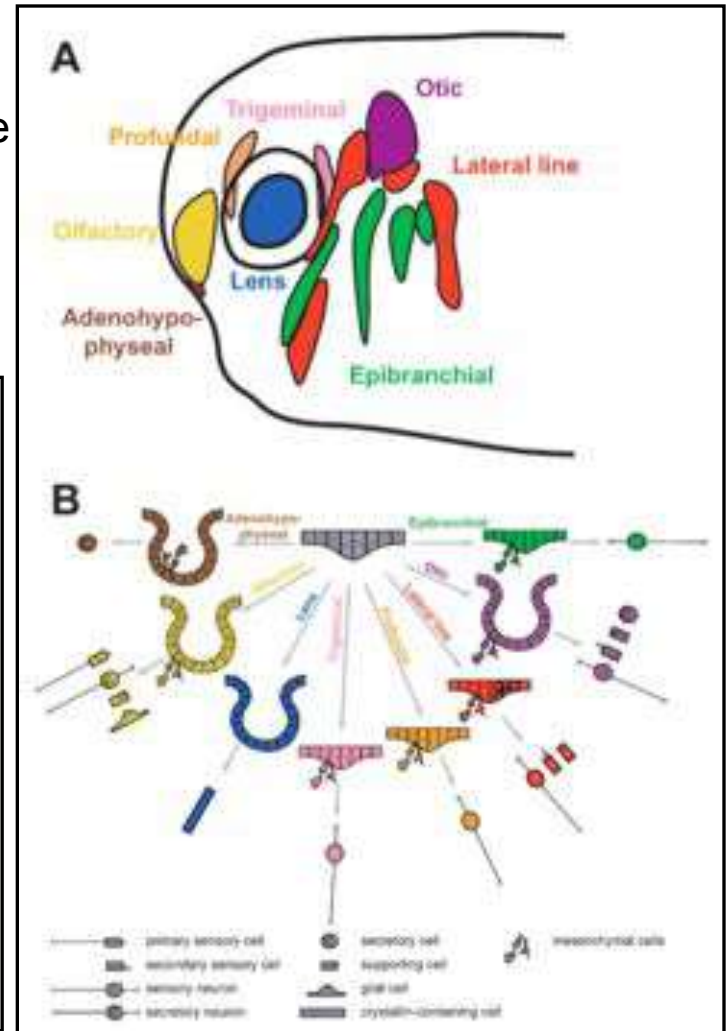
Tetrablastika - neurální lišta a její deriváty jako 4. zár. vrstva (nás) obratlovců;
nadstavba díky vysoce migratorní populaci pluripotentních buněk, *metainterakce*



Neurální lišta a plakody jsou obratlovčí buněčné populace zásadního významu



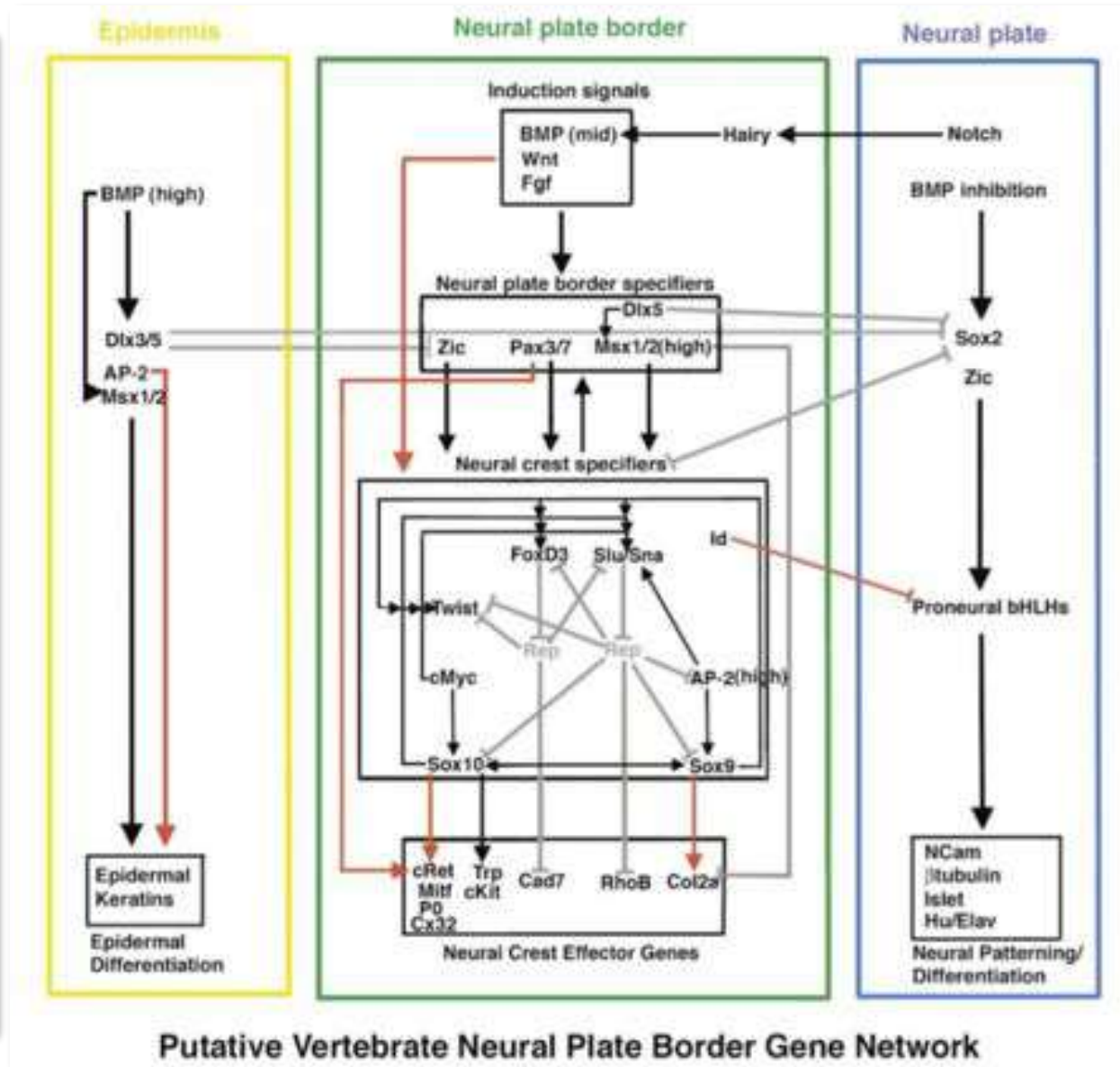
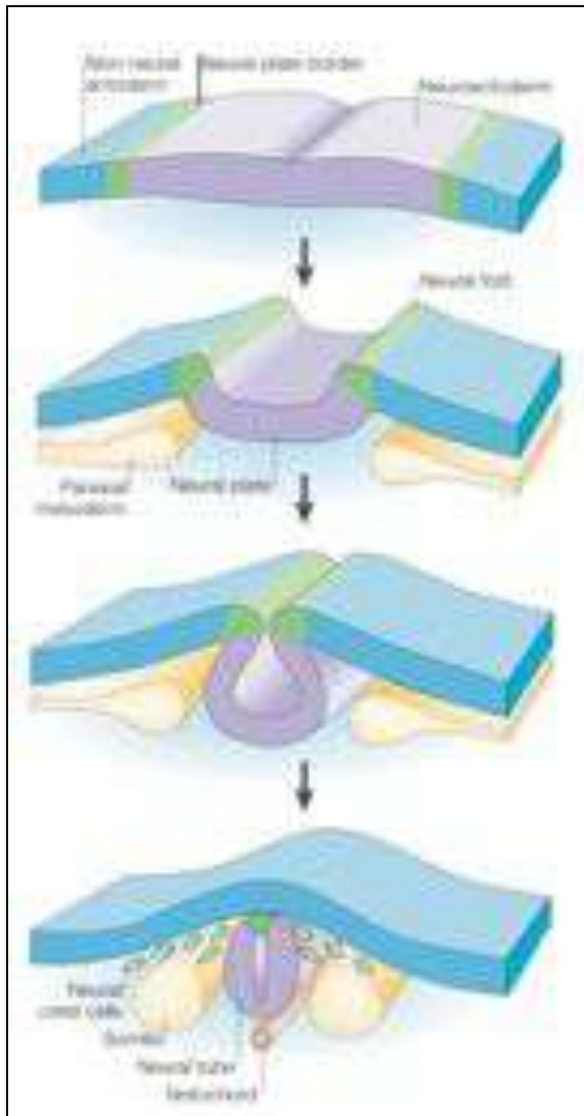
- charakteristika obratlovců
- vznik indukci během neurulace
- mechanismus EMT
- rozsáhlé migrace
- obrovské spektrum derivátů



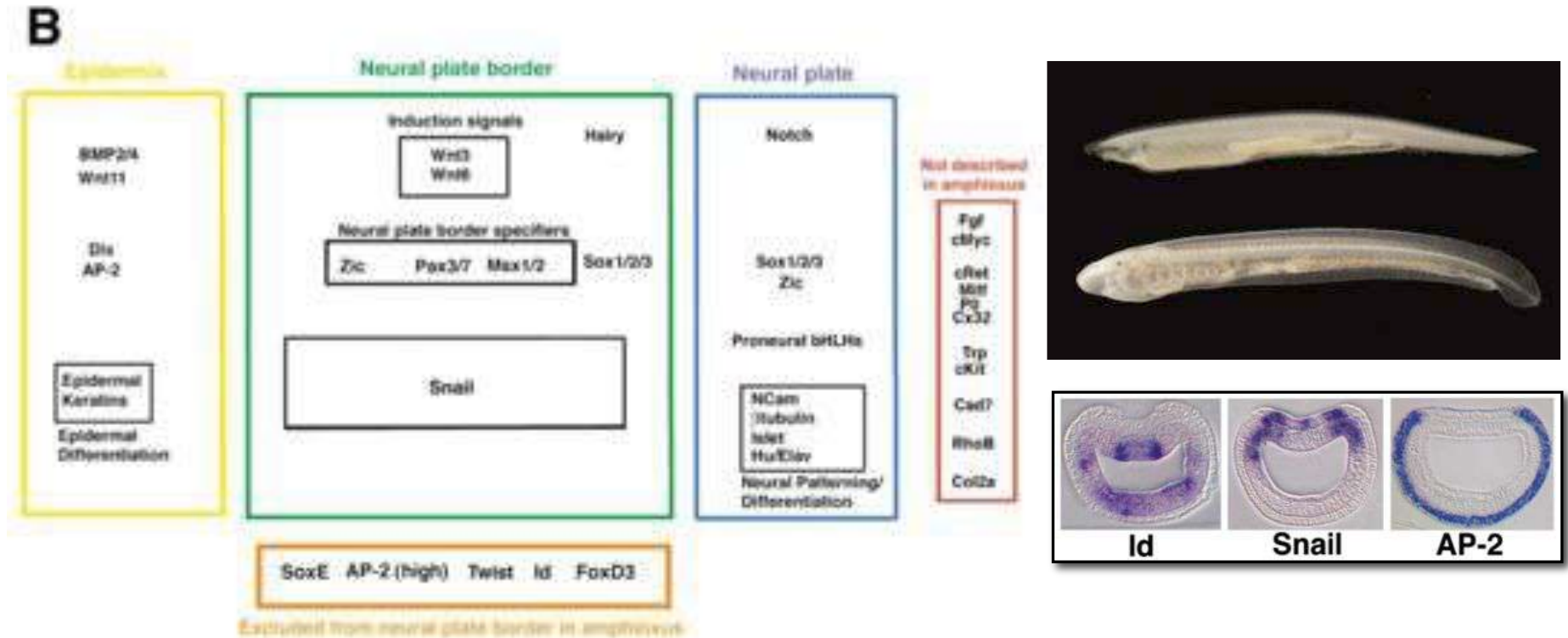
Bronner-Fraser, *Science* 2004

Schlosser, *J. Exp. Zool.* 2005

“GRN” - oblast vzniku neurální lišty obratlovců



Analogická “GRN” u kopinatce – správné geny jsou přítomny, nejsou však správně zapojeny;
makroevoluce tohoto typu tedy spíše záleží na správném/evolučním nadřátování (tinkering) stejných komponent;
srv. *Universal Tool box* (tzn. jedno nářadí)



Homologous Gene Expression in Amphioxus Ectoderm

Figure 1. Comparison of Putative Gene-Regulatory and Signaling Interactions Operating at the Neural Plate Border of Vertebrates and Amphioxus

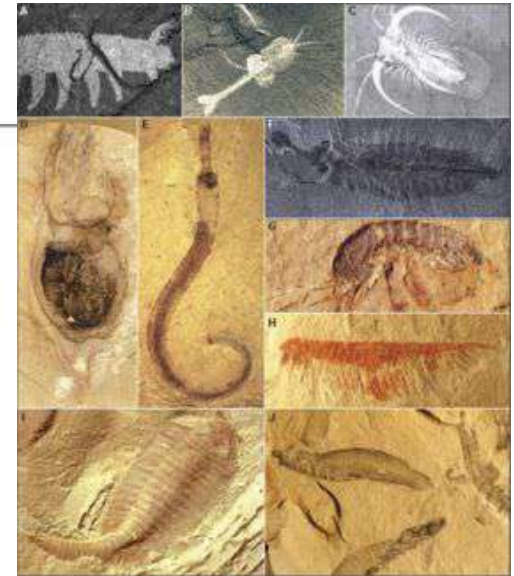
Red arrows indicate proven direct regulatory interactions. Black arrows are genetic interactions suggested by gain- and loss-of-function analyses largely in *Xenopus*. Gray lines indicate repression.

Evolve jako přepínání v rámci (poměrně konzervativních) sítí – staré uzly - kernely

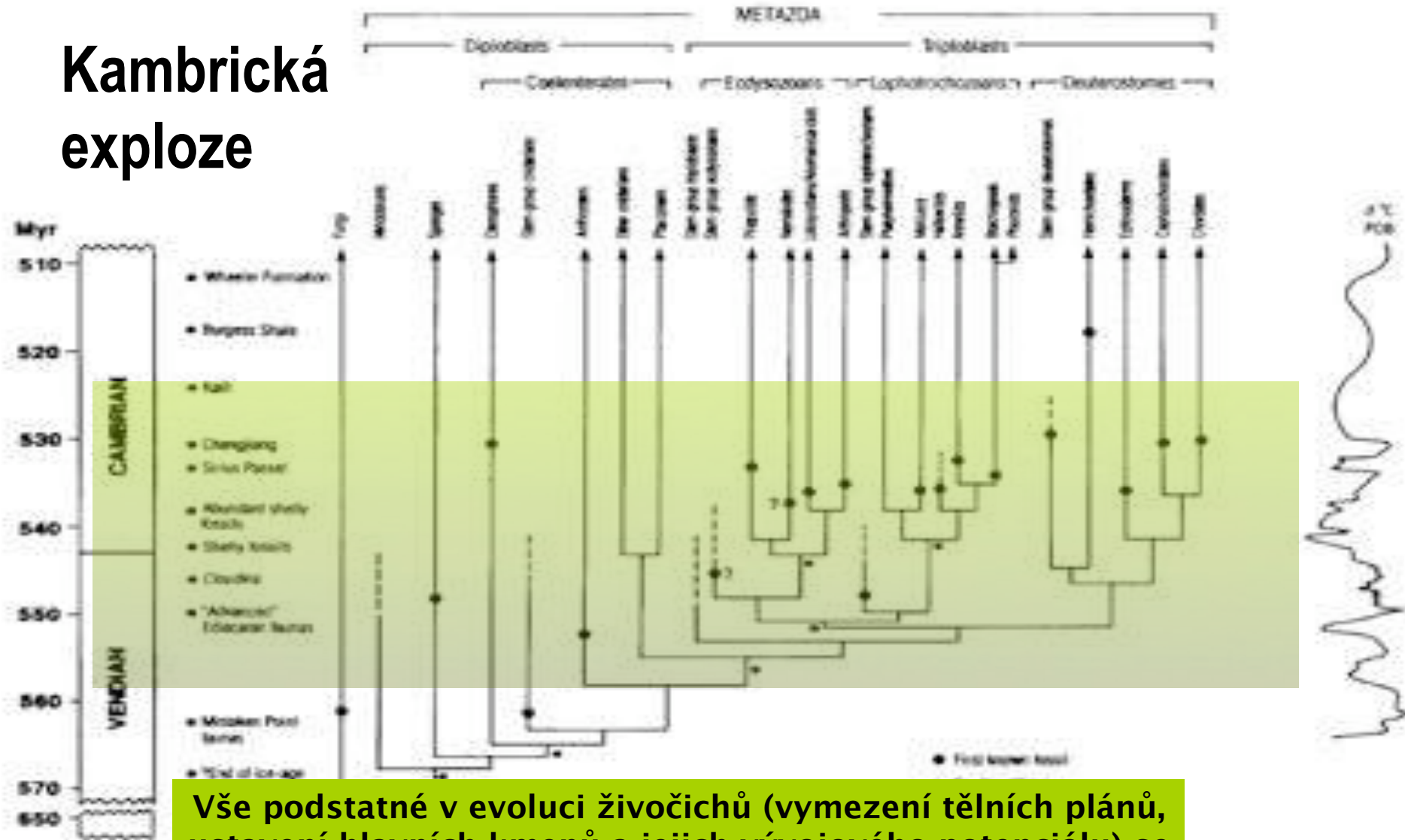
Gene Regulatory Networks and the Evolution of Animal Body Plans

Eric H. Davidson^{1*} and Douglas H. Erwin²

Development of the animal body plan is controlled by large gene regulatory networks (GRNs), and hence evolution of body plans must depend upon change in the architecture of developmental GRNs. However, these networks are composed of diverse components that evolve at different rates and in different ways. Because of the hierarchical organization of developmental GRNs, some kinds of change affect terminal properties of the body plan such as occur in speciation, whereas others affect major aspects of body plan morphology. A notable feature of the paleontological record of animal evolution is the establishment by the Early Cambrian of virtually all phylum-level body plans. We identify a class of GRN component, the “kernels” of the network, which, because of their developmental role and their particular internal structure, are most impervious to change. Conservation of phyletic body plans may have been due to the retention since pre-Cambrian time of GRN kernels, which underlie development of major body parts.



Kambrická exploze

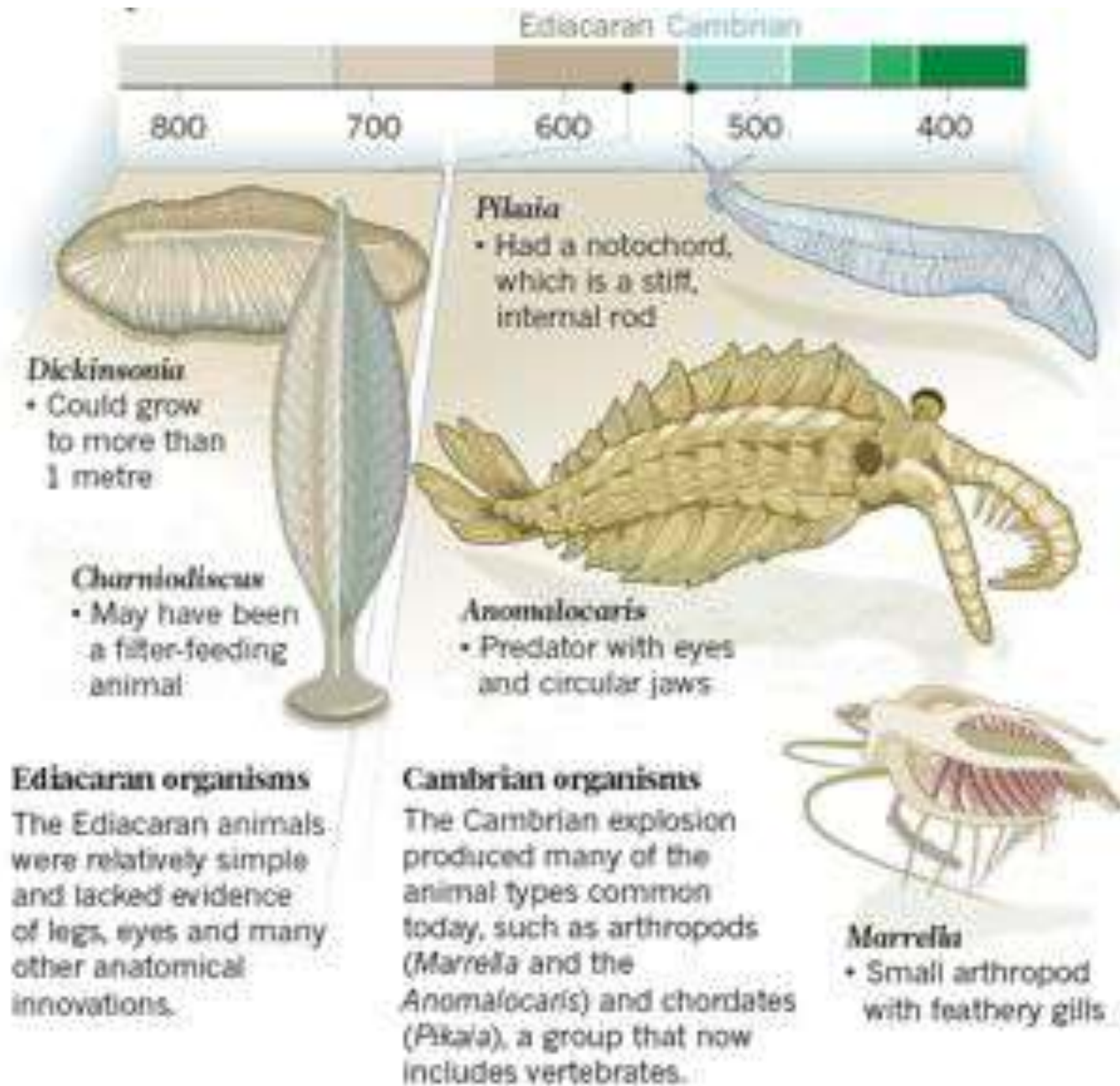


Vše podstatné v evoluci živočichů (vymezení tělních plánů, ustavení hlavních kmenů a jejich vývojového potenciálu) se událo během 40 mil. let (1% historie Země)

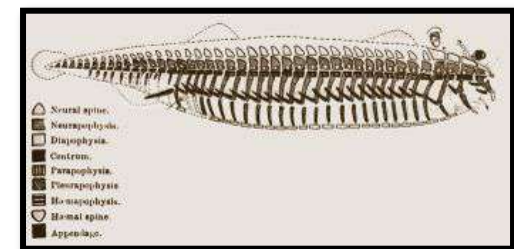
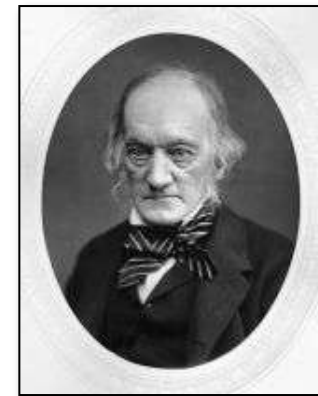
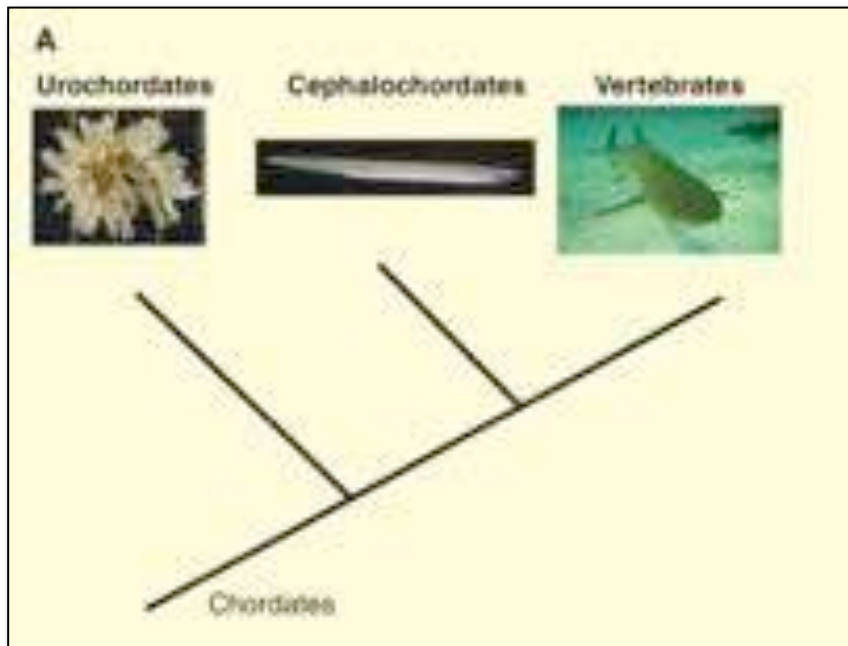
Fig. 1. Principal evolution of metazoans

of ice age. To the right is the carbon isotope curve (redrawn from ref. 4), which provides an independent tool for correlation by chemostratigraphy and may also indicate substantial changes in ocean state with possible implications for evolutionary diversification. The evolutionary framework is largely based on molecular data (12, 18, 20), but the available fossil record not only gives a temporal perspective but also indicates major anatomical transitions that mark the emergence of distinct bodyplans. The sister-group of the Metazoa are the Fungi (25), and a possible time of divergence was ~650 Myr ago. No fossil evidence for this event is yet available, and the early history of animals (~650–570 Myr) is also cryptic. This is presumably because the earliest metazoans were microscopic and too fragile to fossilize readily. The most primitive animals in the fossil record may be represented by the vendobionts (36). Metazoans are otherwise divided into various major groupings, of which the most significant depends on the number of germ layers: respectively, two in the diploblasts and three in the triploblasts. The Ediacaran faunas portend episodes of major glaciation and, with the exception of a few mineralized taxa (e.g., *Cnidaria*), most of these animals were soft-bodied. These Vendian-age assemblages comprise the earliest clear evidence for multicellular organisms, and many show characteristics of the three main groups of metazoans: diploblasts, outpocketed

Kaml explc



kopinatec jako archetyp obratlovce



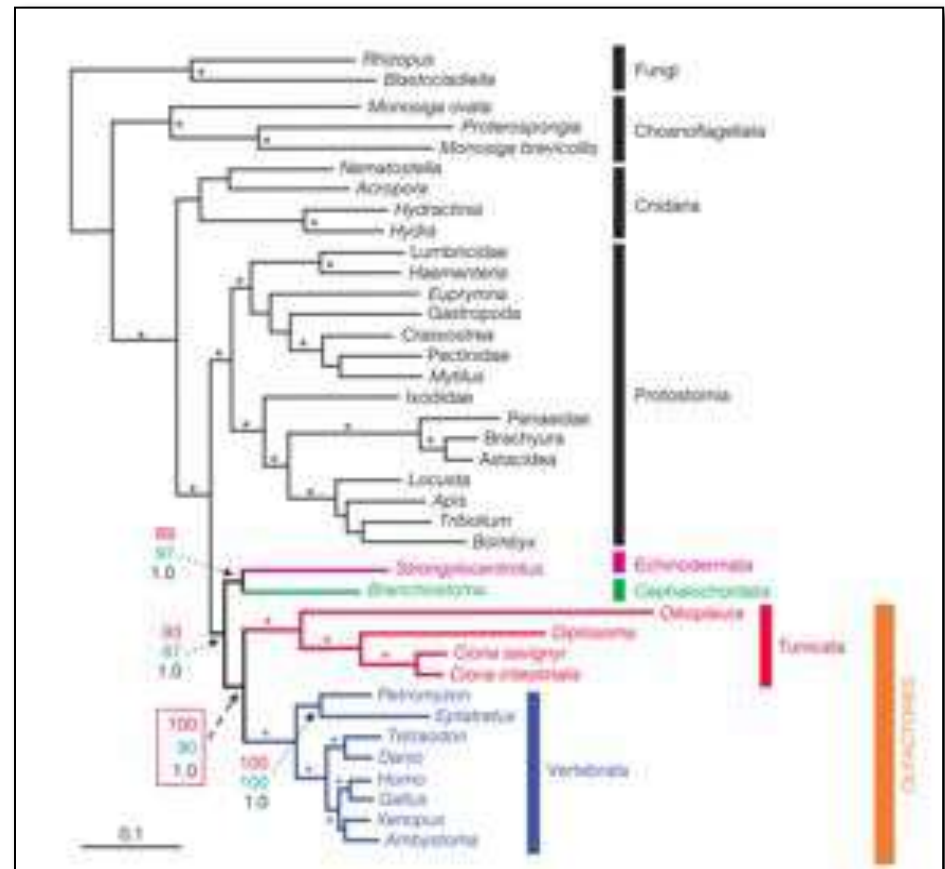
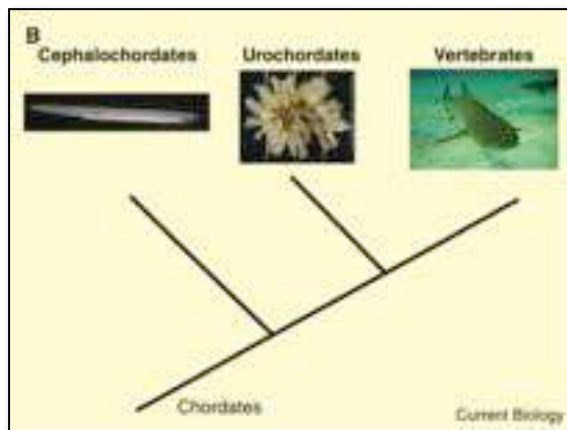
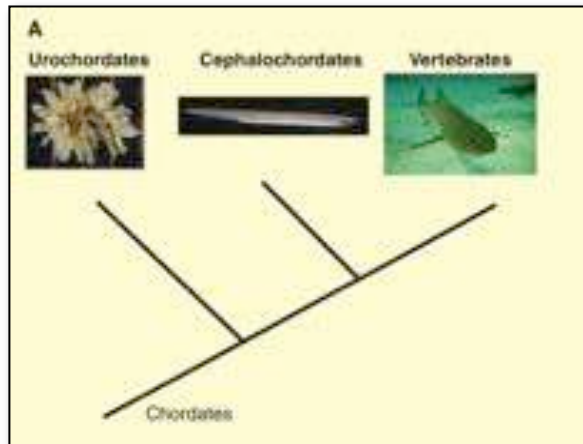
“Kopínátec je vedle člověka nejdůležitější a nejzajímavější ze všech živočichů” ≡

E. Heckel: Generelle Morphologie der Organismen, 1866

Tělní plán kopinatce jako archety pra-obratlovce ?

Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates

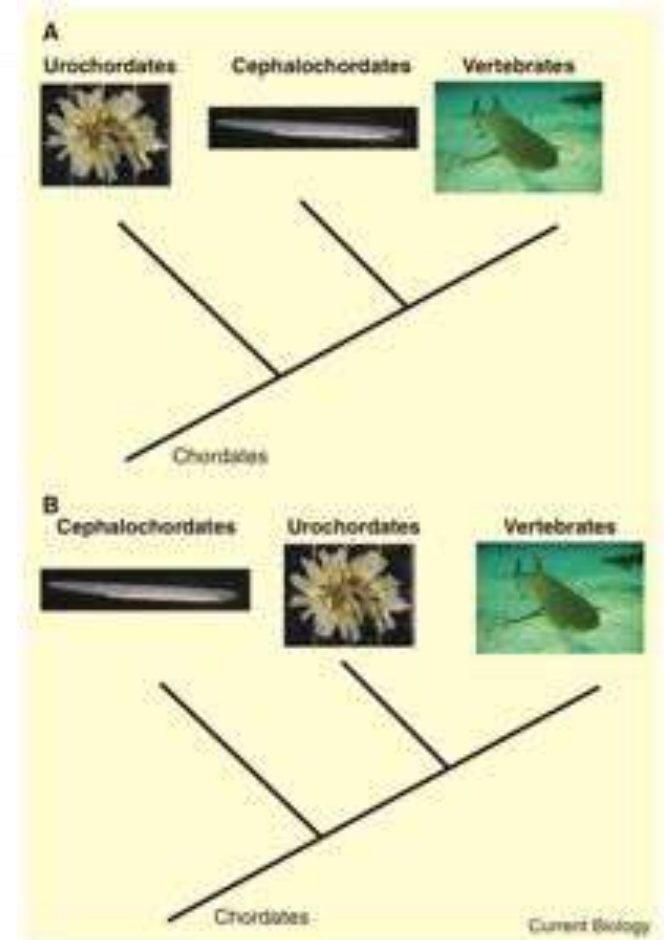
Frédéric Delsuc¹†, Henner Brinkmann¹, Daniel Chourrout² & Hervé Philippe¹



LETTERS

Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebratesFrédéric Delsuc¹*, Henner Brinkmann², Daniel Chourrou² & Hervé Philippe¹Frédéric Delsuc¹, Henner Brinkmann², Daniel Chourrou² & Hervé Philippe¹

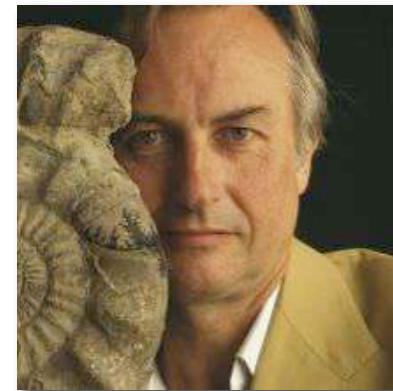
- Předek všech deuterostomat byl zřejmě mobilní a poměrně komplexní živočich
- Během evoluce může docházet ke ztrátě “odvozených” znaků namísto jejich postupného a “progresivního” získávání
- Pro generace zoologů byl kopínatec prototypem předka obratlovce, dnes se posunul na ještě význačnější místo předka všech druhoústých
- **Naše současné znalosti o ontogenezi a evoluční modulaci Bauplánů nám umožňují mnohem lepší vhled do (makro)evoluce organismů než kdykoliv předtím!**



LETTERS

Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebratesFrédéric Delsuc¹*, Henner Brinkmann², Daniel Chourrou² & Hervé Philippe¹Frédéric Delsuc¹, Henner Brinkmann², Daniel Chourrou² & Hervé Philippe¹

- Předek všech deuterostomat byl zřejmě mobilní a poměrně komplexní živočich
- Během evoluce může docházet ke ztrátě “odvozených” znaků namísto jejich postupného a “progresivního” získávání
- Pro generace zoologů byl kopínatec prototypem předka obratlovce, dnes se posunul na ještě význačnější místo předka všech druhoústých
- **Naše současné znalosti o ontogenezi a evoluční modulaci Bauplánů nám umožňují mnohem lepší vhled do (makro)evoluce organismů než kdykoliv předtím!**



Richard Dawkins: „details of developmental processes ... are irrelevant for [any] evolutionary consideration“ (1976)

Remodeling klastrů Hox-genů pláštěnců vedl k zásadním změnám jejich tělních plánů

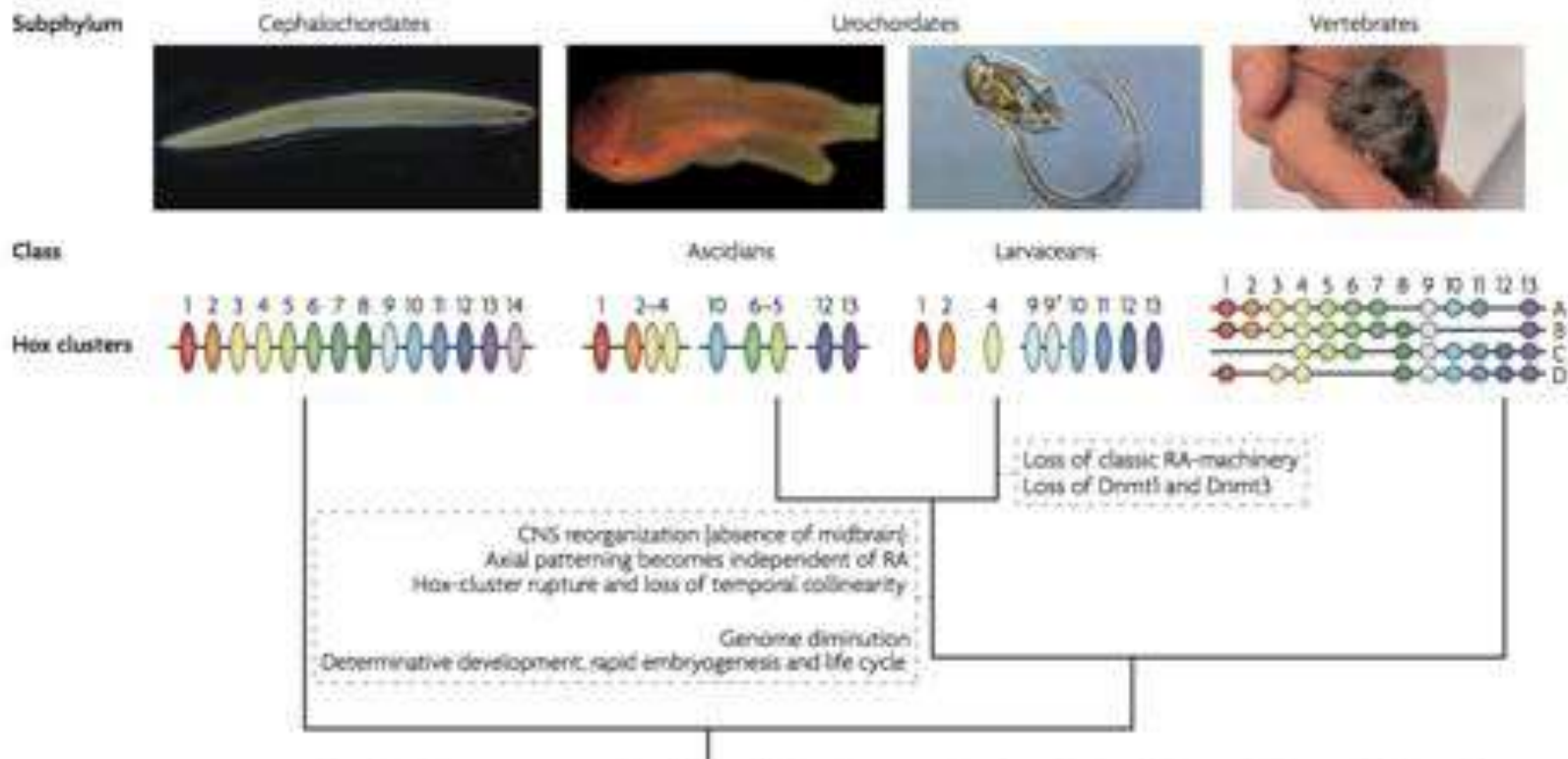
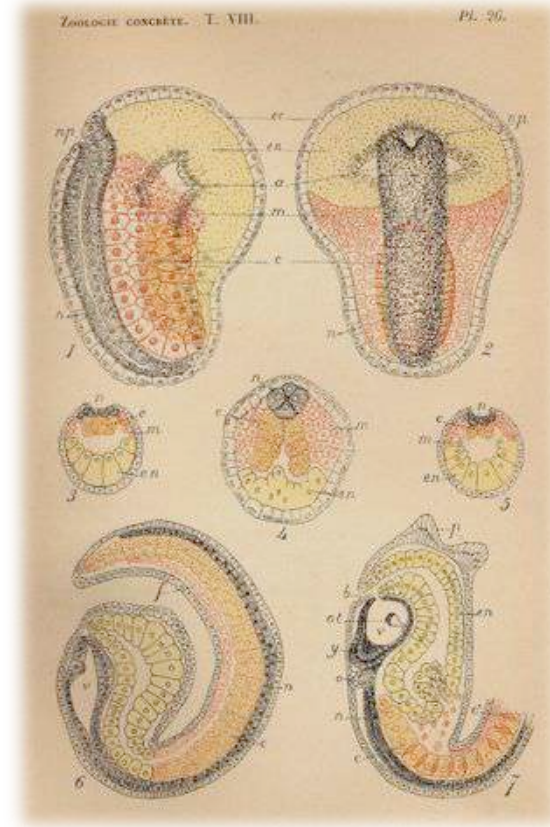
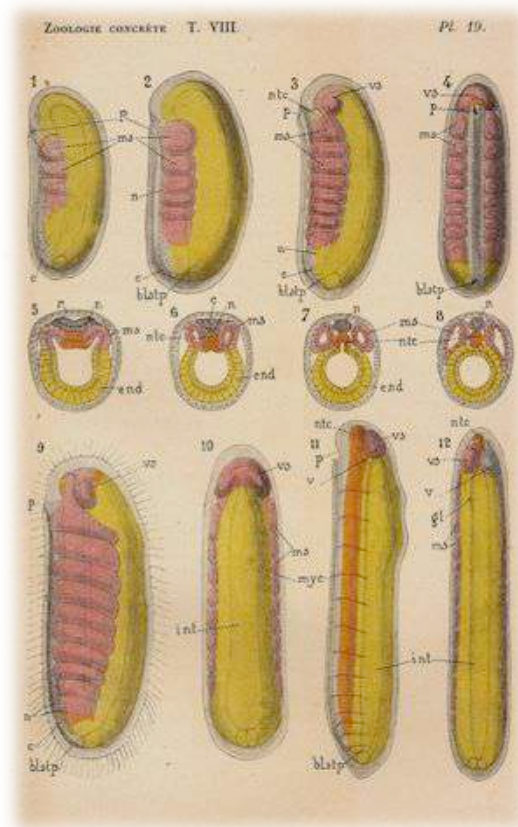


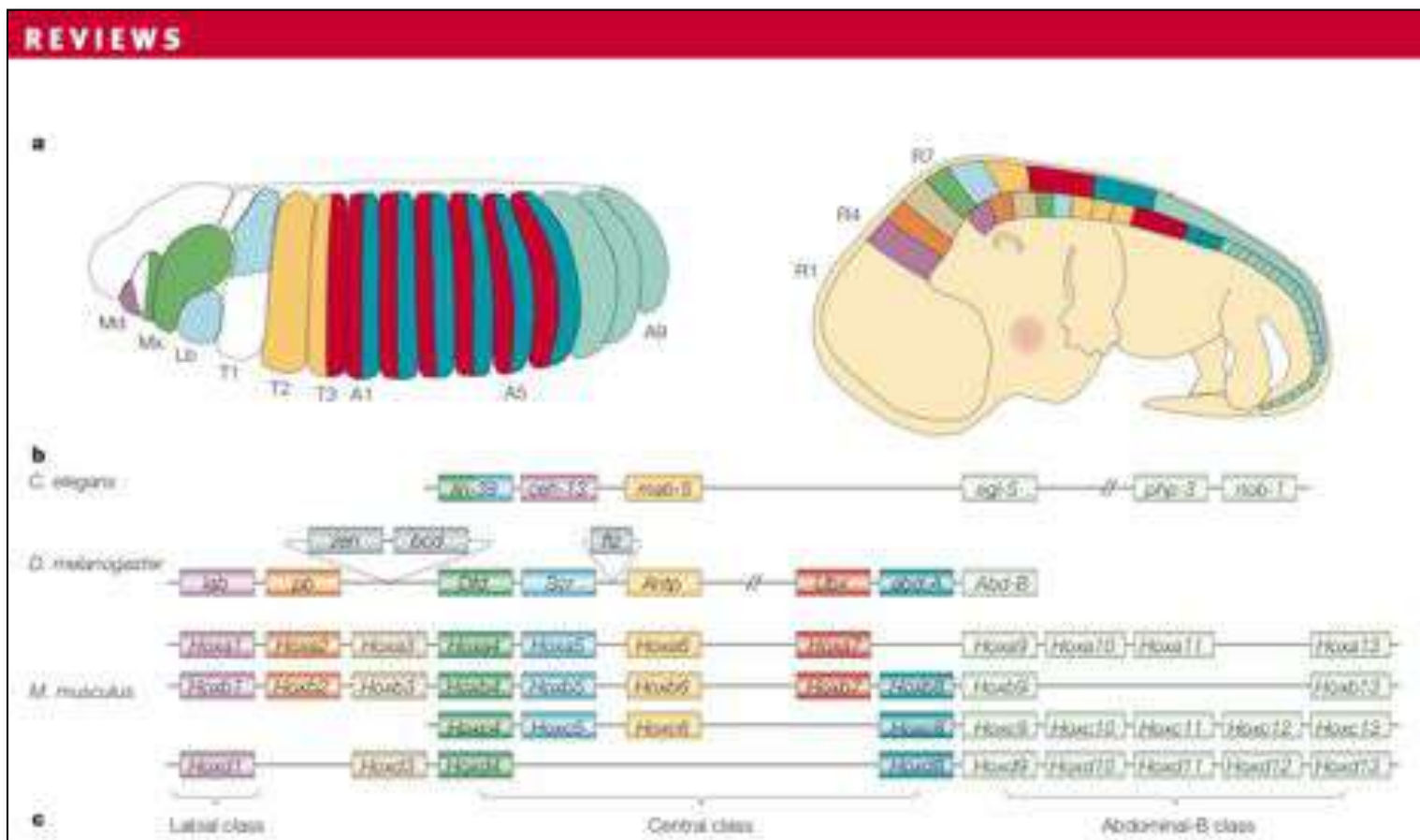
Figure 3 | Genome contraction and morphology. Stem urochordates adopted a determinative mode of development, reduced the size of their genomes, lost temporal collinearity of Hox-gene expression, broke up their Hox-gene cluster and lost the need to use retinoic acid (RA) for anteroposterior axial patterning associated with the reorganization of their CNS. Larvaceans lack the classic genetic machinery to synthesize, degrade and detect RA, and they also lack a complete genetic system for DNA methylation (carried out by DNA methyltransferases (*Dnmts*), but nevertheless build a complete chordate body plan that is retained throughout life. Mouse image courtesy of Getty Images.

Rekapitulace & systematika: pláštěnci (1871) a kopinatci (1867) jsou strunatci;

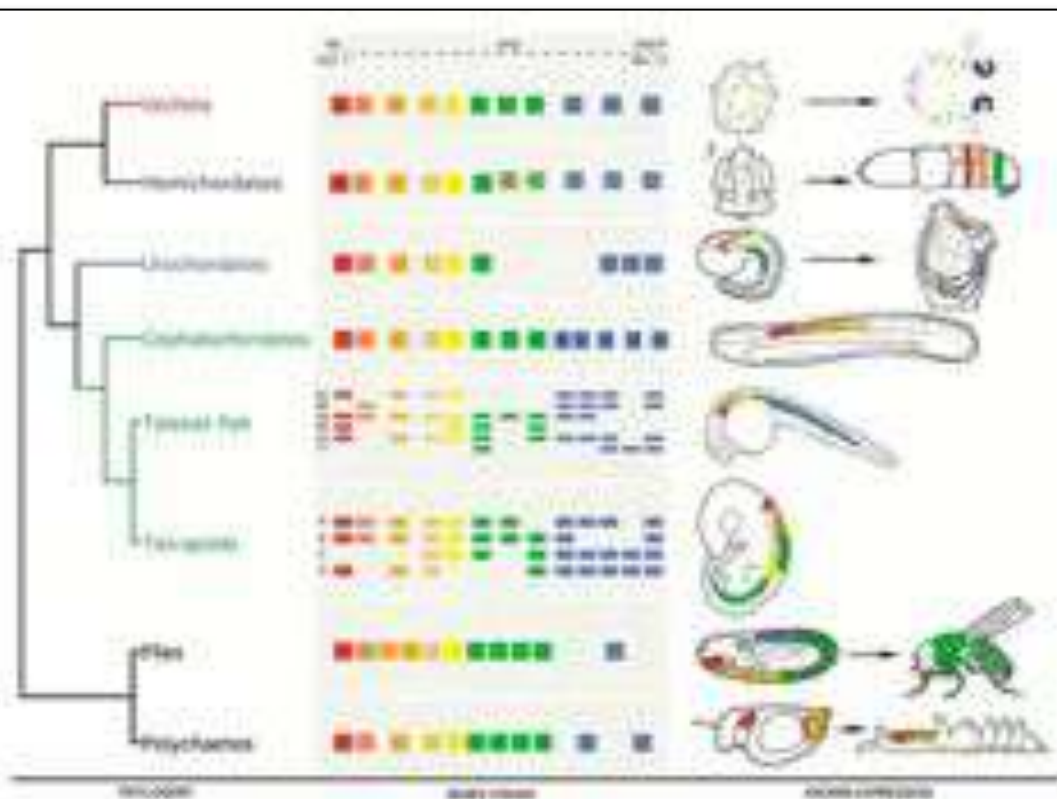
Evo-devo a mechanismy [makro]evoluce nás obratlovců a našich tělních plánů (Hox geny, GRN, koopce genů)



Hox geny a tělní plány



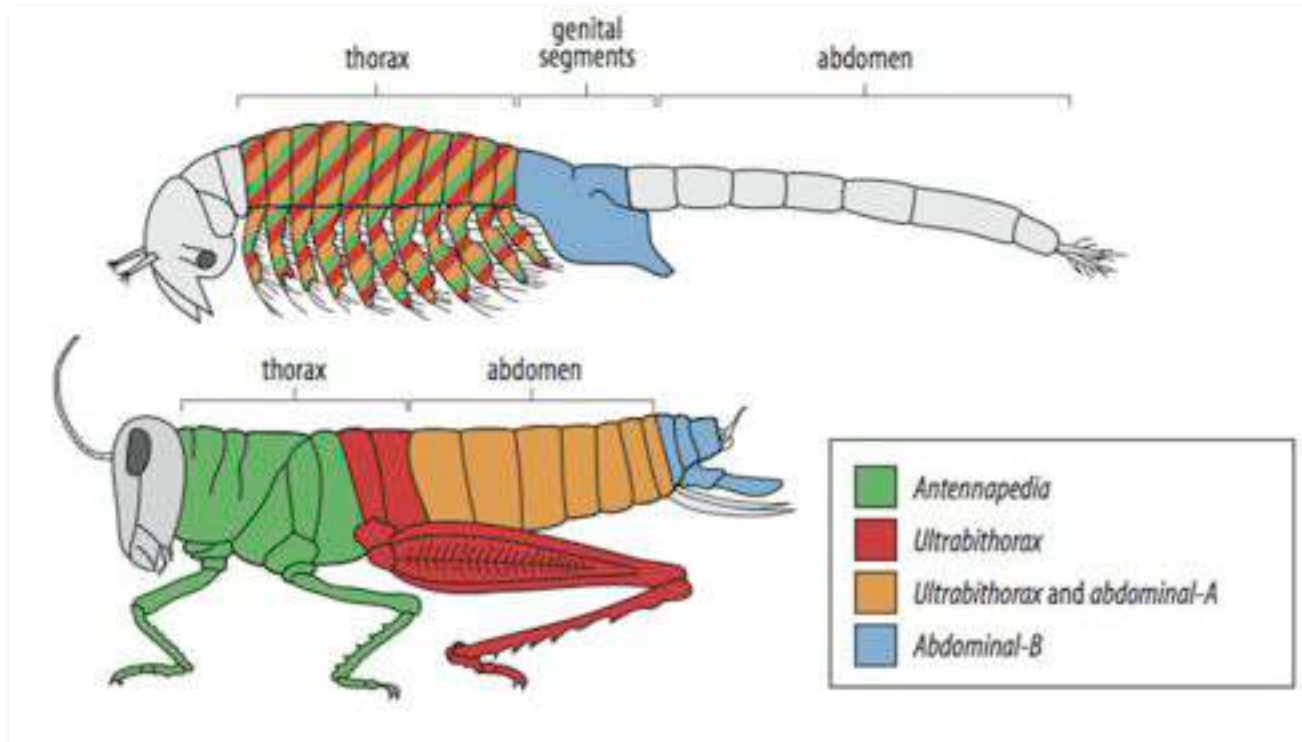
- **Homeobox** = sekvence 183 nukleotidů kodující **homeodoménu** = doména 61 aminokyselin, která zodpovídá za napojení na DNA.
- *Hox* geny kodují Hox proteiny = **základní transkripční faktory** Metazoa, základní složka aparátu vývojové regulace: jsou zdrojem buněčné poziční identity a předozadní osy individua



Hox geny a modulace tělních plánů

- Všechny *Hox* geny vznikly duplikací a diversifikací původního jednoduššího *Hox* setu od společného předka
- *Hox* geny **fungují stejně u velice rozdílných živočichů** – základ Evo-Devo
- *Hox* proteiny jsou odpovědné za morfologickou diversitu na organismální i evoluční úrovni...?

Hox geny kontrolují poziční identitu v rámci těla, ne konkrétní struktury!



- V genech není zapsán výsledný fenotyp *per se*, nýbrž "pouze" návod na výstavbu těl; a tento se vyvíjí a evoluuje;
- Ten návod je modulární a obsahuje v sobě předešlé návody které rozvíjí a které už byly modulární a které si nesou vlastní nastavení a omezení...

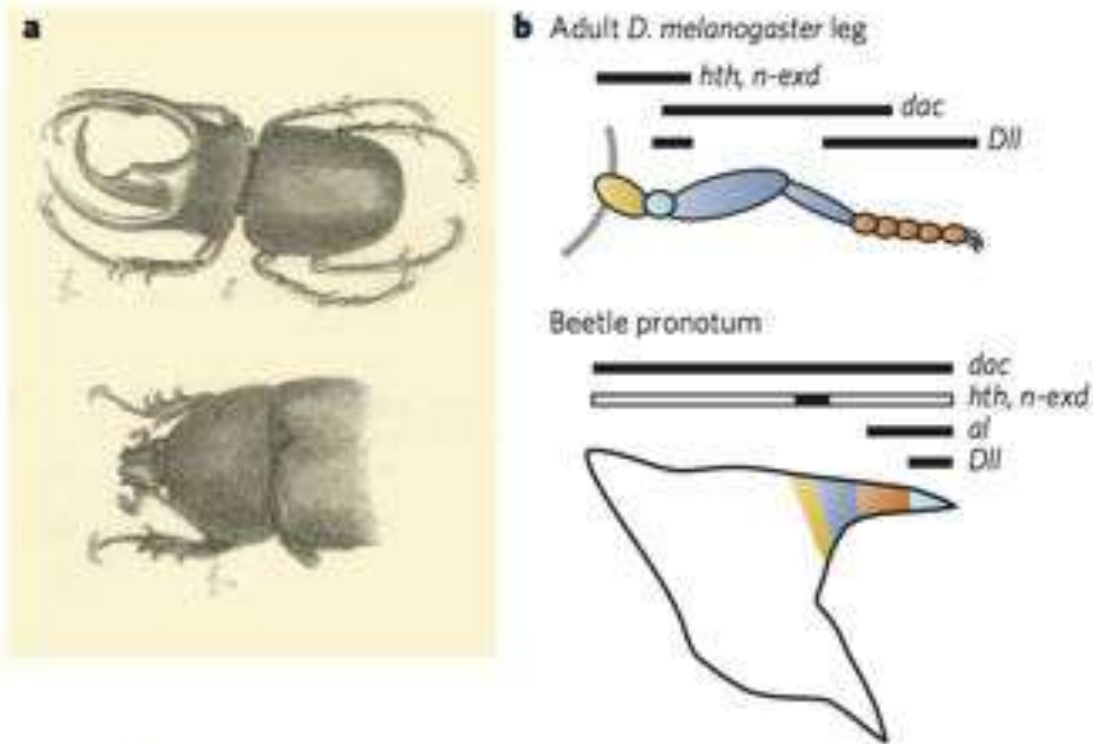


Figure 3 | The evolution of beetle horns by co-option of a limb-outgrowth program. **a**, Illustration from Darwin's *The Descent of Man* showing the male (top) and female (bottom) forms of the Atlas beetle, *Chalcosoma atlas*. Note the large horns extending from the head. **b**, Similarities in the expression of limb proximodistal axis-patterning gene expression in the adult leg of *Drosophila melanogaster* (top) and the developing horns of *Onthophagus* dung beetles (bottom). Coloured regions denote segments of the leg and regions of the developing horn. Black bars denote gene-expression patterns, indicating the relationship between the expression domains of individual genes in the developing outgrowths. The white bar shows where the listed proteins are co-expressed at only low levels. The expression of outgrowth-promoting genes in beetle horns indicates that these structures evolved by the co-option of an ancient outgrowth program and its deployment at novel anatomical sites. (Panel **a** reproduced from ref. 32; panel **b** modified, with permission, from ref. 35.)

- Deep Homology

- Cooption of preexisting systems for a new function

srv. modularity!





Evolution of Developmental Control Mechanisms

Co-option of an anteroposterior head axis patterning system for proximodistal patterning of appendages in early bilaterian evolution

Derek Lemons^a, Jens H. Fritzenwanker^b, John Gerhart^c, Christopher J. Lowe^b, William McGinnis^{a,*}^a Section of Cell and Developmental Biology, Division of Biological Sciences, University of California, San Diego, 9500 Gilman Drive, La Jolla, California 92093-0349, USA^b Department of Organismal Biology and Anatomy, University of Chicago, 1027 E. 57th Street, Chicago, Illinois 60637, USA^c Department of Molecular and Cell Biology, University of California, Berkeley, California 94720-3200, USA

A B S T R A C T

The enormous diversity of extant animal forms is a testament to the power of evolution, and much of this diversity has been achieved through the emergence of novel morphological traits. The origin of novel morphological traits is an extremely important issue in biology, and a frequent source of this novelty is co-option of pre-existing genetic systems for new purposes (Carroll et al., 2008). Appendages, such as limbs, fins and antennae, are structures common to many animal body plans which must have arisen at least once, and probably multiple times, in lineages which lacked appendages. We provide evidence that appendage proximodistal patterning genes are expressed in similar registers in the anterior embryonic neuroectoderm of *Drosophila melanogaster* and *Saccoglossus kowalevskii* (a hemichordate). These results, in concert with existing expression data from a variety of other animals suggest that a pre-existing genetic system for anteroposterior head patterning was co-opted for patterning of the proximodistal axis of appendages of bilaterian animals.

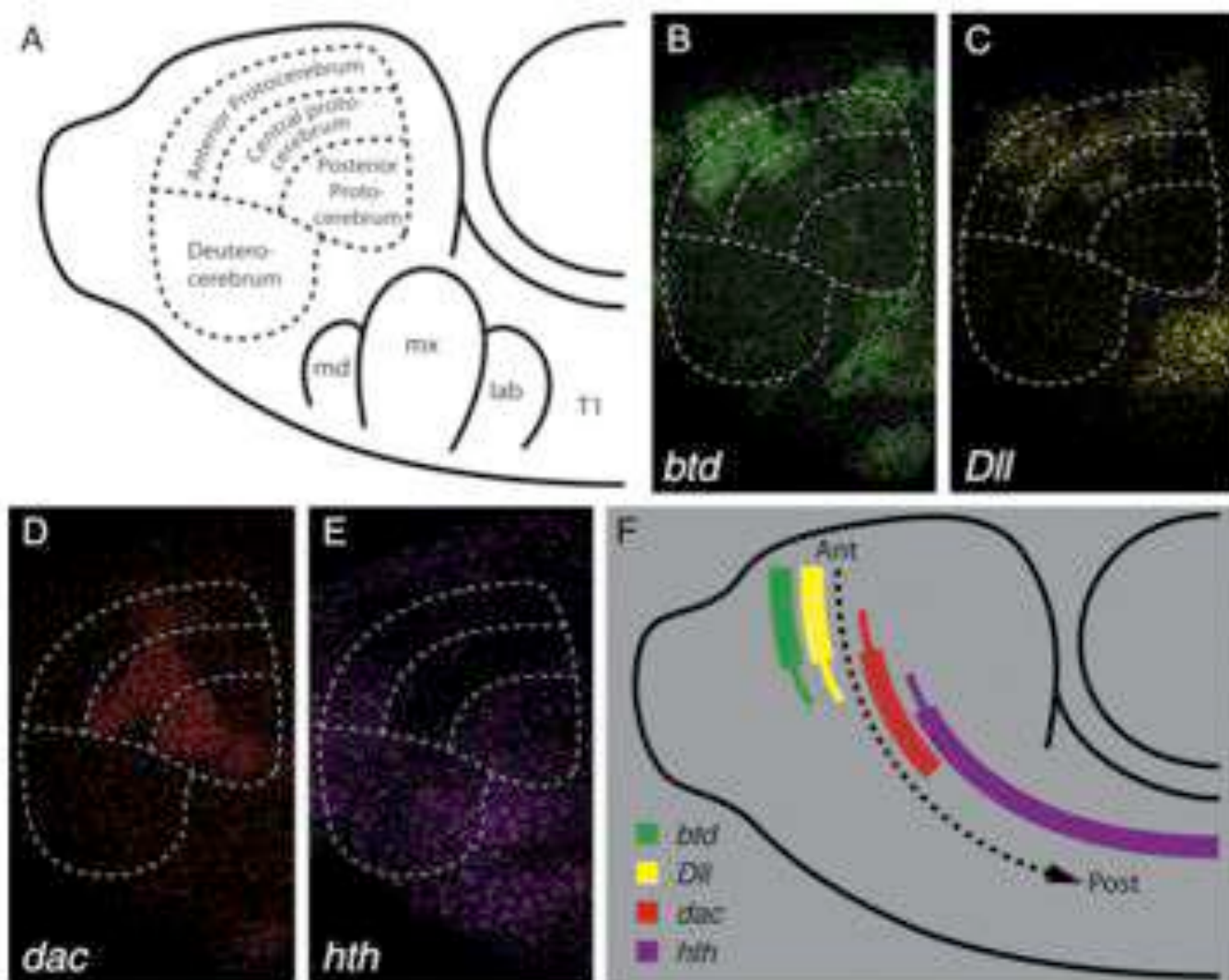


Fig. 1. Expression of core appendage patterning genes in the head neuroectoderm of *Drosophila* embryos. Data are presented as maximum projections of confocal sections through embryonic procephalic neuroectoderm of a stage 11 *Drosophila* embryo. (A) Schematic of the procephalic region of a stage 11 *Drosophila* embryo displaying subdivisions of the neuroectoderm. Indicated are anterior, central, and posterior protocerebral and deutocerebral regions of the head neuroectoderm (adapted from [Younossi-Hartenstein et al., 1996]), as well as the mandibular (md), maxillary (mx), labial (lab), and first thoracic (T1) segments. (B) *btd* is transcribed mainly in the anterior protocerebral neuroectoderm with a small region of expression in central regions. Also seen are expression domains outside the neuroectoderm in antennal and maxillary segments. The *D-Sp8* transcription pattern is the same as *btd* in this region (data not shown). (C) *Dll* is transcribed in nearly the same neuroectodermal pattern as *btd* at this stage. (D) *dac* is transcribed mainly in central and posterior protocerebral neuroectodermal cells and overlaps with the posterior expression of *Dll* and *btd*. (E) *hth* is expressed in posterior protocerebral cells and deutocerebral cells, overlapping with *dac* expression in its posterior expression domain. (F) Diagram indicating relative expression domains of *Dll*, *btd*, *dac*, and *hth* in the procephalic neuroectoderm. Dashed arrow indicates general anterior to posterior orientation of the head neuroectoderm.

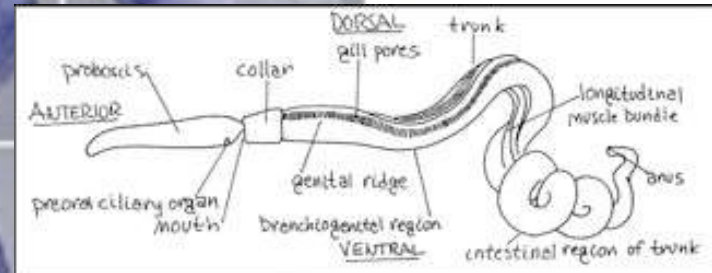
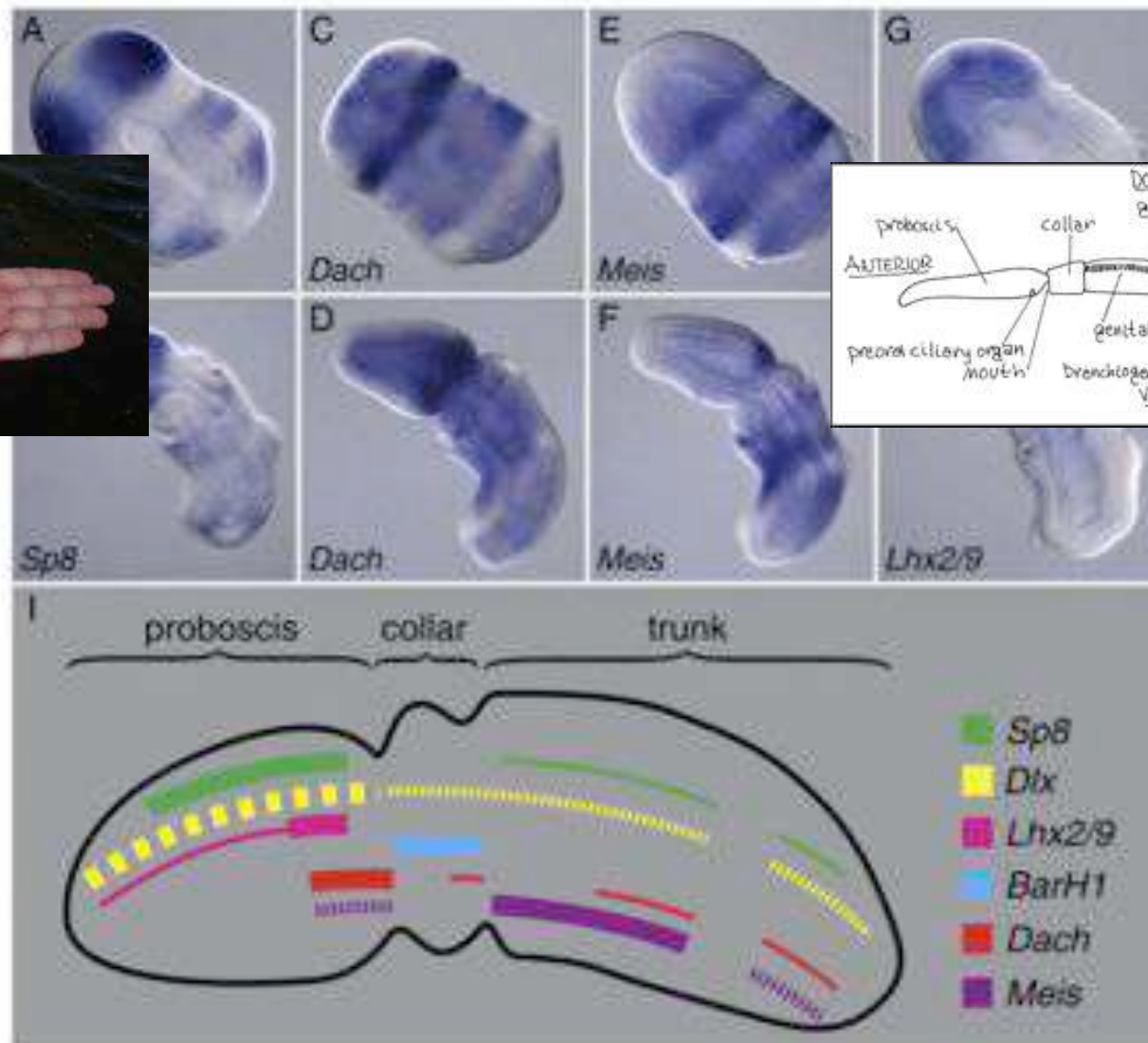
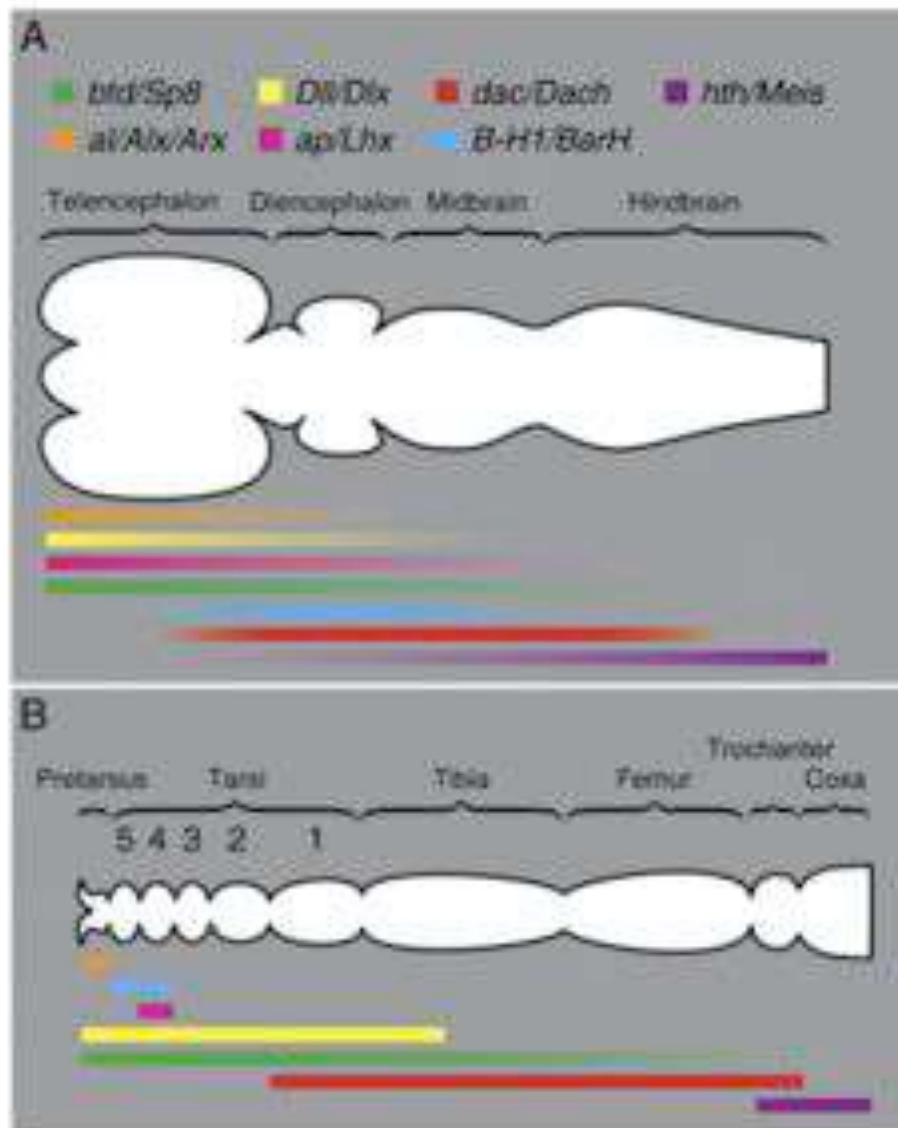


Fig. 2. Expression of core appendage patterning genes in *Sacroglossus* embryos. Data are presented as sagittal optical sections of in situ with anterior to the upper right of each panel of post gastrula (A, C, E, and G) and one gill slit stage embryos (B, D, F, and H). (A, B) High levels of *Sp8* transcripts could be detected in two broad lateral patches in the proboscis. Expression is absent from both the dorsal and ventral midlines and the most anterior region of the proboscis. *Sp8* transcripts are additionally detected at low levels in two broad lateral stripes in the trunk ectoderm with both dorsal and ventral midlines and ciliated band free of expression. (C, D) *Dach* is expressed at high levels in an ectodermal stripe just anterior to the collar. Additional low level ectodermal expression is detected throughout much of the embryo. (E, F) *Meis* is expressed strongly in the trunk ectoderm excluding the ciliated band and at the base of the proboscis at early developmental stages, which then subsequently refines to a strong dorsal domain. (G, H) At post gastrula stage *Lhx2/9* is expressed throughout the proboscis ectoderm. By one gill slit stage expression becomes restricted mainly to a strong stripe at the base of the proboscis. (I) A schematic combining these data with previously published expression data (Lowe et al., 2003) for *Dlx* and *BarH1* indicating the relative levels and anteroposterior extents of neuroectodermal expression of the appendage patterning genes. Dashed lines indicate expression in a subset of cells for the indicated anteroposterior domain.



- Deep Homology

- Cooption of preexisting system for a new function

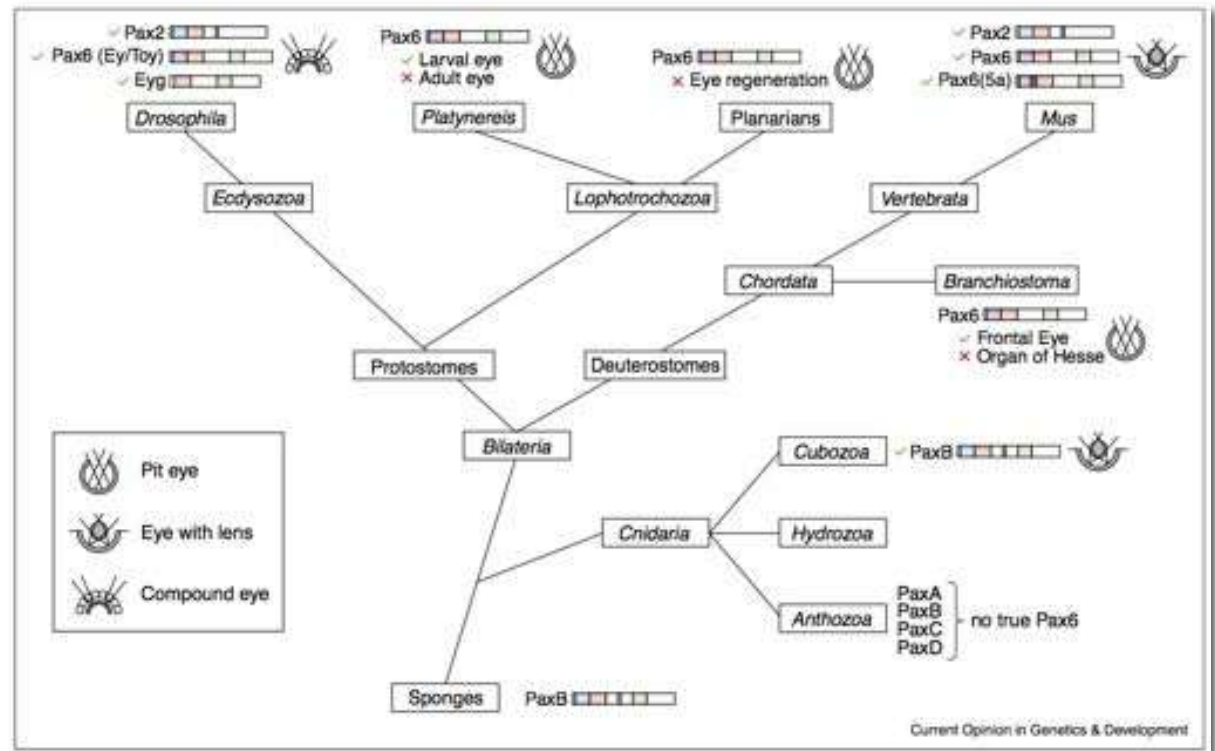
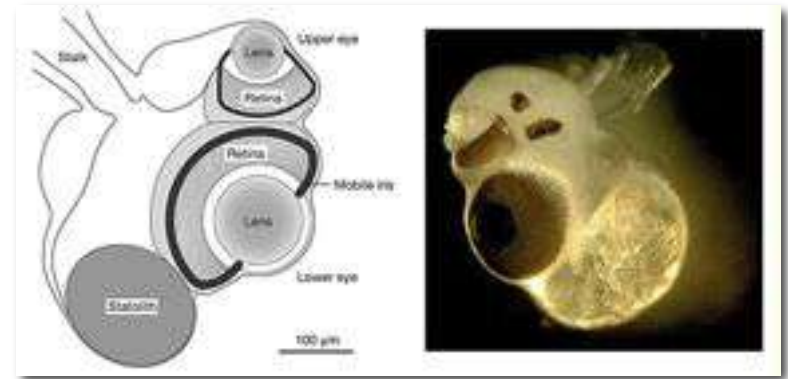
srv. modularity!

Fig. 1. A schematic diagram comparing expression of core appendage patterning genes in limbs and anterior neuroectoderm. (A) Estimated ancestral expression patterns in embryonic anterior neuroectoderm (based on conserved domains of expression) is displayed on a generalized diagram of a chordate brain. (B) Expression of proximodistal appendage patterning genes is displayed on a diagram of an adult *Drosophila* leg (adapted from (Kojima, 2004)).

Modularita, hlubinná homologie, koopce, využívání stejných nástrojů

Evoluce pracuje jako dráteník (tinkering - Jacobs '77!), s tím, co má zrovna po ruce, tj. využívá stejných nástrojů, pakliže to jen trochu jde.

Protože už v minulosti se organismy setkaly s obměnami dnešních selekčních tlaků, dokáží na ně reagovat „předpřipravenými“ cestami (srv. *pre-adaptace*).



Modularita, „ontogenetická paměť“ a re-evoluce komplexních znaků



PROCEEDINGS
OF THE ROYAL
SOCIETY B



Proc. R. Soc. B
doi:10.1098/rspb.2009.0141
Published online

Spectacular morphological novelty in a miniature cyprinid fish, *Danionella dracula* n. sp.

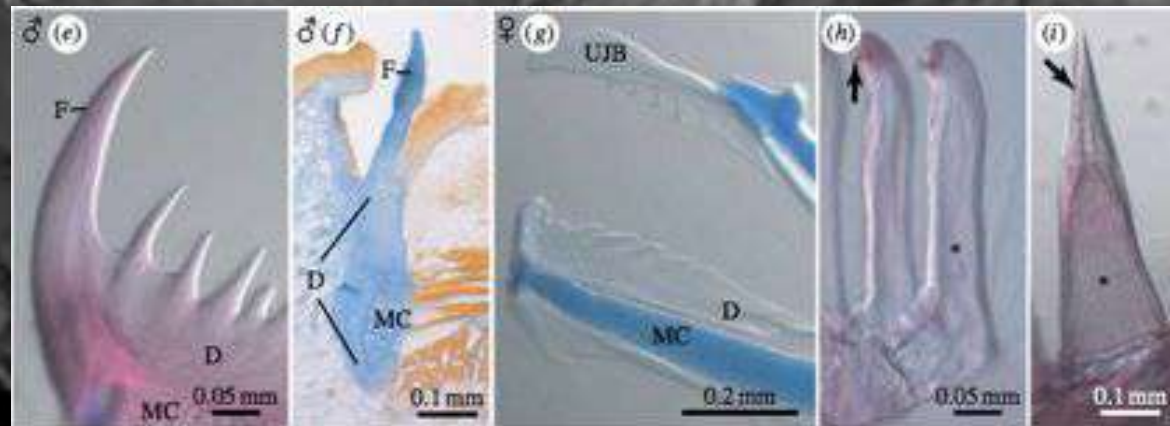
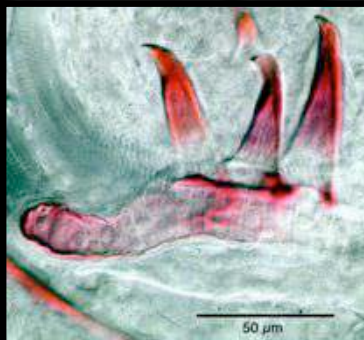
Ralf Britz^{1,*}, Kevin W. Conway² and Lukas Rüber¹

¹Department of Zoology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK

²Department of Biology, Saint Louis University, 3507 Laclede Avenue, St Louis, MO 63103-2010, USA

Danionella dracula is a new species of sexually dimorphic, miniature and highly developmentally truncated cyprinid fish. Compared with its close relative, the zebrafish *Danio rerio*, it lacks 44 bones or parts thereof and represents one of the most developmentally truncated vertebrates. Absence of the majority of bones appears to be due to developmental truncation via terminal deletion. In contrast to these larval-like features, *D. dracula* also shows several hyperossifications. Uniquely, among carp-like fishes, male *D. dracula* have a series of long, pointed odontoid processes on the jaws greatly resembling the jaw dentition of teleosts with true teeth. The anterior-most process in each jaw is extended as a canine-like fang projecting through the epithelium. True jaw teeth are absent from all 3700 species of cypriniforms and were lost at least in the Upper Eocene. It remains to be investigated, however, whether the conserved pathways to regulate tooth development in cypriniforms have been used in *D. dracula* to form and pattern the odontoid processes. This new species represents a remarkable example linking progenetic paedomorphosis via heterochronic change in developmental timing to the evolution of morphological novelties.

Keywords: *Danionella*; Cypriniformes; jaw teeth; miniaturization; developmental truncation; evolutionary novelty



Modularita, „ontogenetická paměť“ a hlubinná homologie

Evoluční novinky

Jak pracuje evoluce



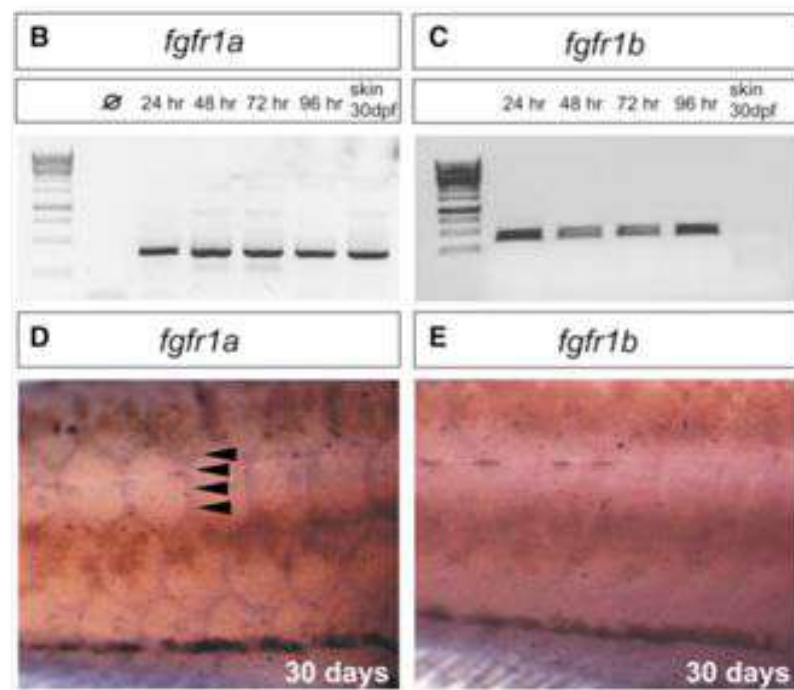
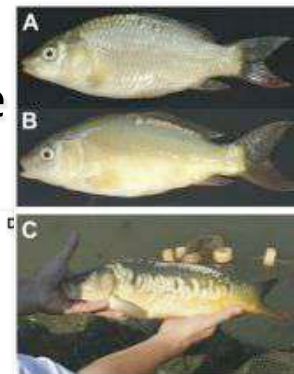
Tradičně to byly – a většinou stále jsou – hlavně bodové mutace. Záměna nukleotidu v sekvenci genu vede často k záměně aminokyseliny v proteinu. Tak se mění třeba barva povrchu těla. U dvou nepříbuzných druhů ptáků s polymorfismem ve zbarvení (husy sněžní a chaluhy příživné) jsou za jednotlivé barevné morfy odpovědné jednoduché záměny nukleotidů v sekvenci genu *Mclr*, který kóduje receptor pro hormon stimulující melanocyty. Mutace ve stejném genu odpovídají změnám v barvě srsti několika savců, peří dalších ptáků i míře melanismu u některých plazů. Proč ale za změnu zbarvení často může změna jediného konkrétního genu, když se na zbarvení obratlovců podílí nejméně sto genů? Nevíme. Pravděpodobným vysvětlením může být, že změna v tomto genu není příliš pleiotropní, to znamená, že neovlivňuje nijak zásadně jiné funkce organismu.

A proč bychom neměli očekávat předpřipravené cesty evoluce????

Evoluce je sled ontogenezí → jedinec se skládá z interagujících prvků, které už jako semi-nezávislé moduly mají za sebou ohromně dlouhou evoluci od vzniku života až po současnost → sled jednotlivých ontogenezí pak sumárně vytváří fylogenezi života a tato prošlá zkušenost je zapsána ve formě přednastavených interakcí.

Current Biology 19, 1642–1647, October 13, 2009 ©2009 Elsevier Ltd All rights reserved

Duplication of *fgfr1* Permits Fgf Signaling to Serve as a Target for Selection during Domestication



Ztráta šupin u kaprovitých ryb → duplikace *fgfr1* → subfunkcionalizace lokusu *fgfr1a1* byla opakovaně využita při ztrátě šupin (2x u kapra + zfish; u kaprovitých nezávislá ztráta šupin min. 13x v 6 čeledích!

Modularita, „ontogenetická paměť“ a hlubinná homologie

Evoluční novinky

Jak pracuje evoluce



Tradičně to byly – a většinou stále jsou – hlavně bodové mutace. Záměna nukleotidu v sekvenci genu vede často k záměně aminokyseliny v proteinu. Tak se mění třeba barva povrchu těla. U dvou nepříbuzných druhů ptáků s polymorfismem ve zbarvení (husy sněžní a chaluhy příživné) jsou za jednotlivé barevné morfy odpovědné jednoduché záměny nukleotidů v sekvenci genu *Mclr*, který kóduje receptor pro hormon stimulující melanocyty. Mutace ve stejném genu odpovídají změnám v barvě srsti několika savců, peří dalších ptáků i míře melanismu u některých plazů. Proč ale za změnu zbarvení často může změna jediného konkrétního genu, když se na zbarvení obratlovců podílí nejméně sto genů? Nevíme. Pravděpodobným vysvětlením může být, že změna v tomto genu není příliš pleiotropní, to znamená, že neovlivňuje nijak zásadně jiné funkce organismu.

A proč bychom neměli očekávat předpřipravené cesty evoluce????

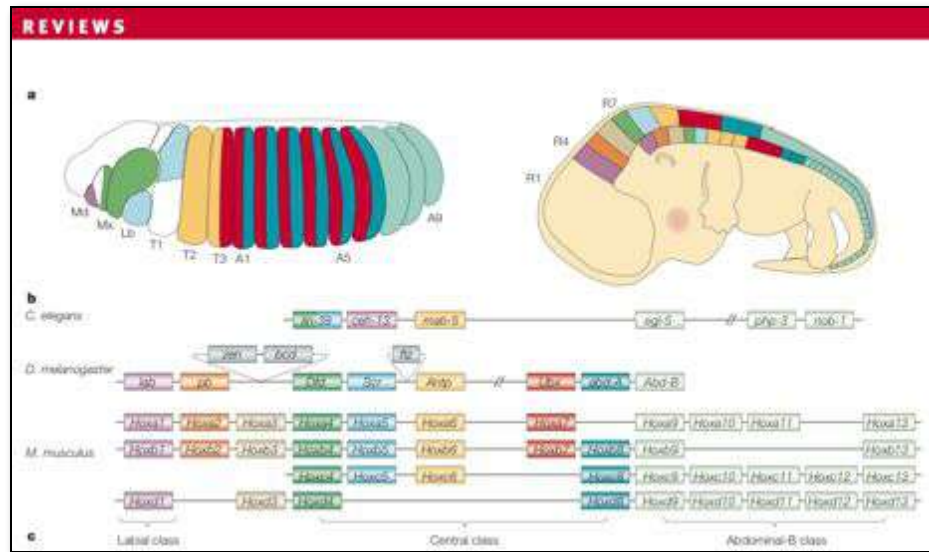
Evoluce je sled ontogenezí → jedinec se skládá z interagujících prvků, které už jako semi-nezávislé moduly mají za sebou ohromně dlouhou evoluci od vzniku života až po současnost → sled jednotlivých ontogenezí pak sumárně vytváří fylogenezi života a tato prošlá zkušenost je zapsána ve formě přednastavených interakcí.

Tedy JAK pracuje evoluce???

- viz od náhodných bodových mutací, přes poznání jejich nenáhodnosti, až k přednastaveným interakcím a předpřipraveným cestám evoluce !



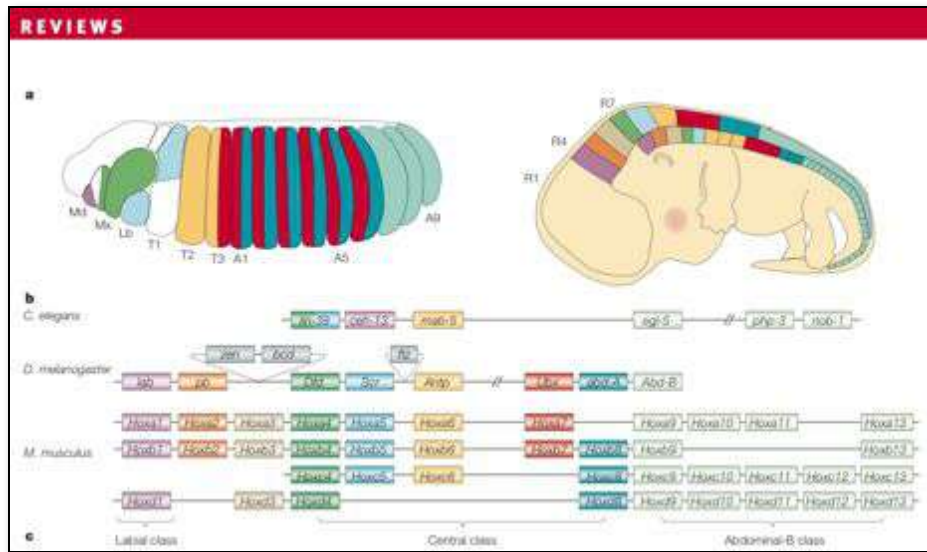
srv. dále homeotické transformace a nadějná monstra,
či přepínání v rámci již existujících Genet. Reg. Sítí (GRN)



Hox geny a modulace tělních plánů

"Hox proteiny jsou odpovědné za morfologickou diversitu na organismální i evoluční úrovni"...

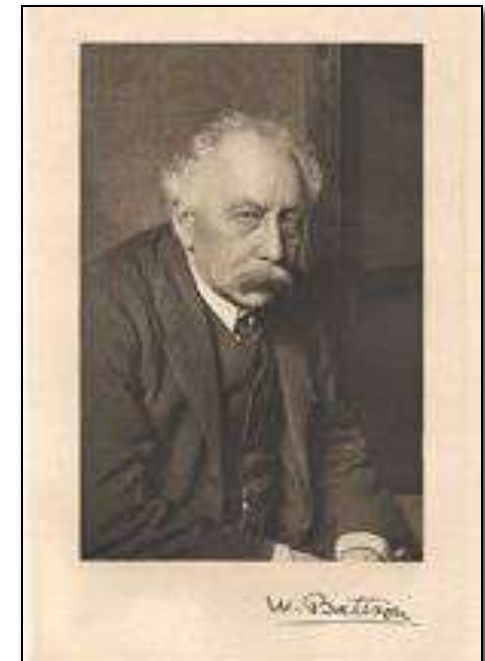
... Důkaz?
Homeotické transformace!



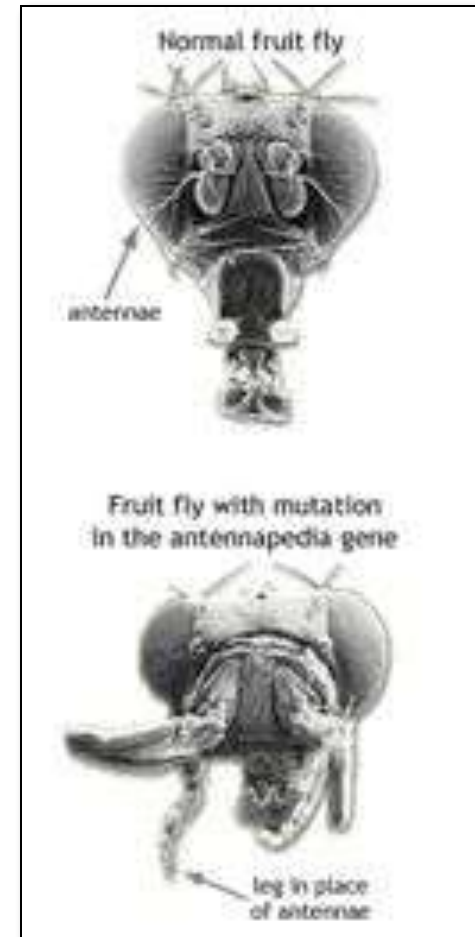
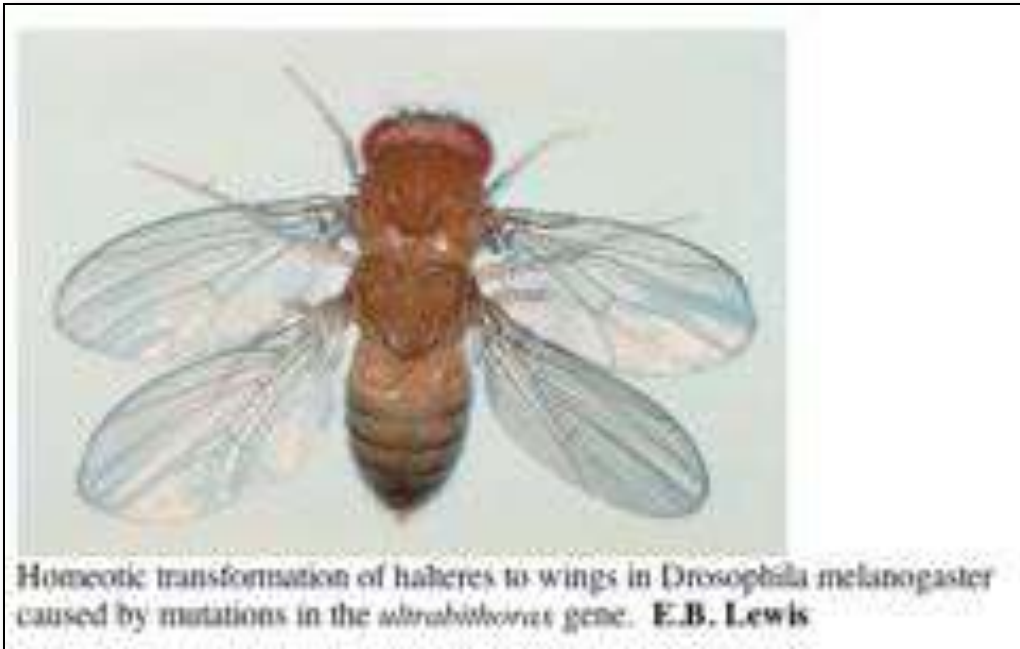
Homeotické transformace

homeotická transformace (homeoze):

upomínka na práci **Williama Batesona** (1894), který popisoval přirozeně se vyskytující varianty jak u obratlovců tak u hmyzu, kdy jeden segment byl morfologicky transformován v jiný.



Homeotické transformace aneb nadějná monstra (opět) na scéně!



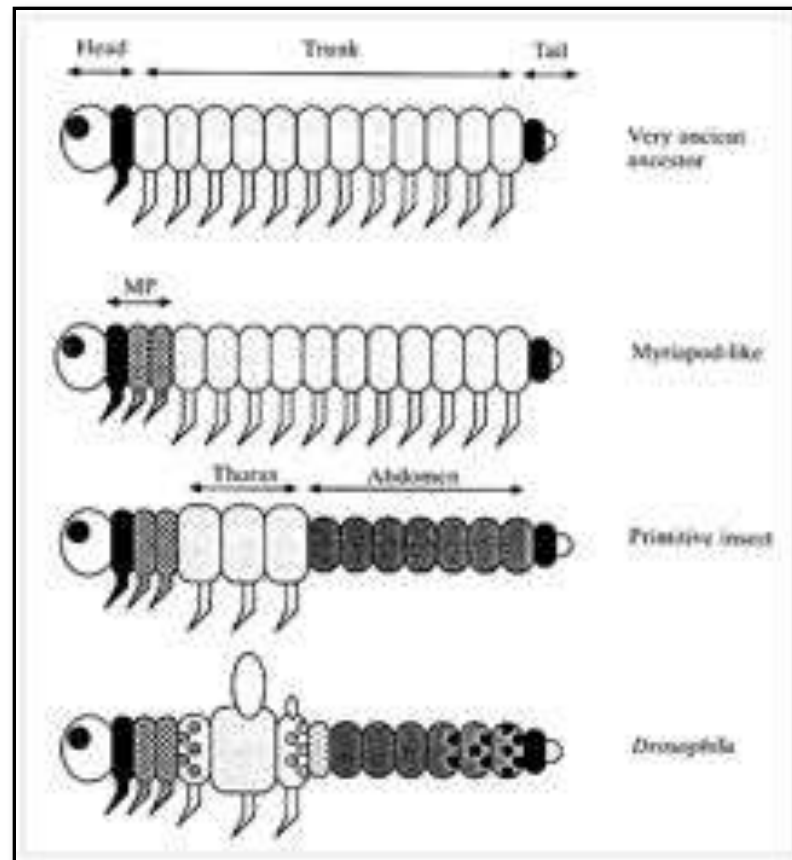
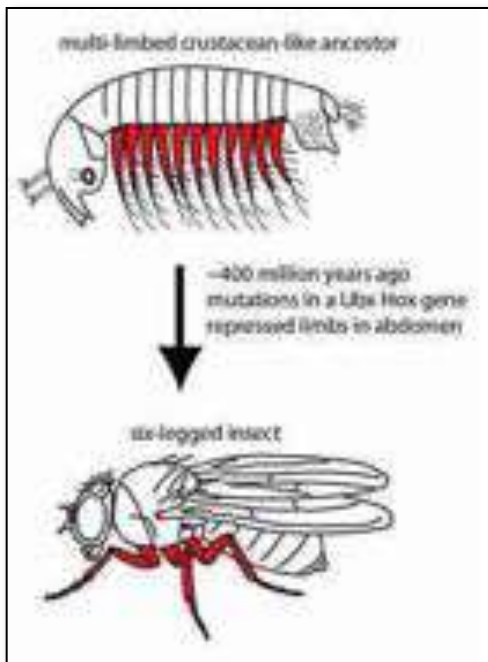
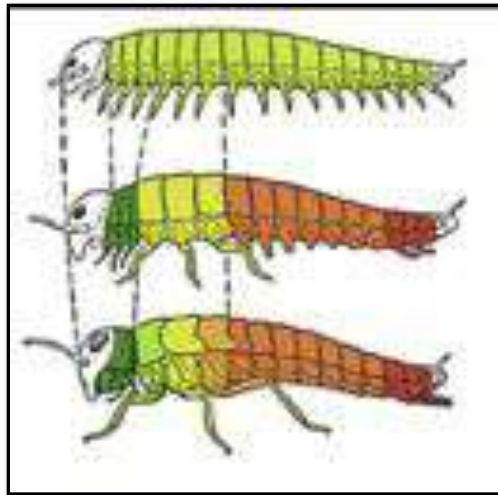
Homeotické transformace aneb nadějná monstra na scéně!



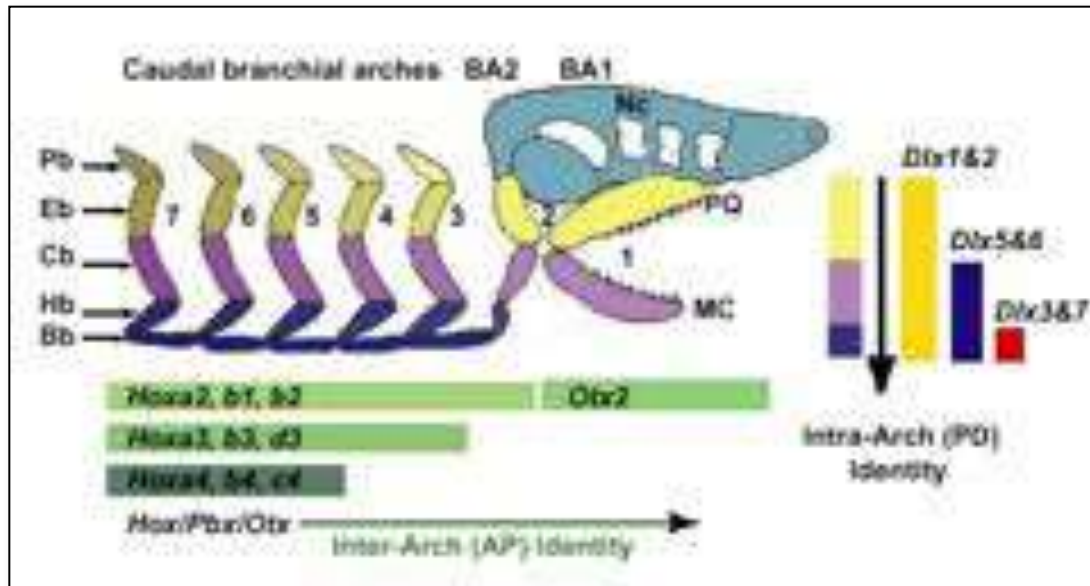
Hox genes determine the form, number, and evolution of repeating parts, such as the number and type of vertebrae in animals with backbones. In the developing chick (left), the Hoxc-6 gene controls the pattern of the seven thoracic vertebrae (highlighted in purple), all of which develop ribs. In the garter snake (right), the region controlled by the Hoxc-6 gene (purple) is expanded dramatically forward to the head and rearward to the cloaca.

Homeotické transformace & evoluční novinky (sic!)

srv. “náhodnost” mutací vs. “přednastavenost”
podobné homeotické transformace !

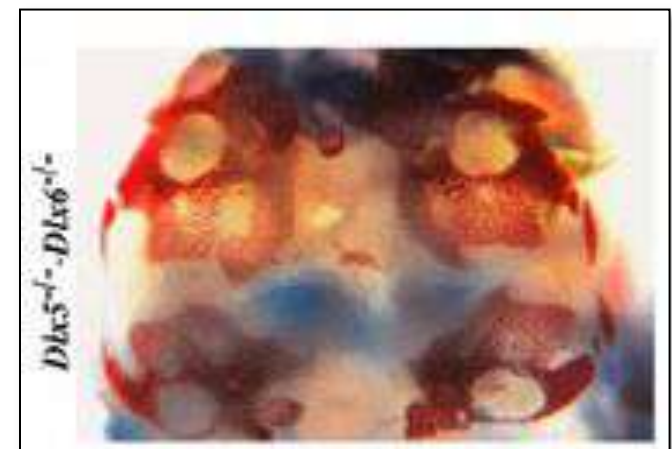
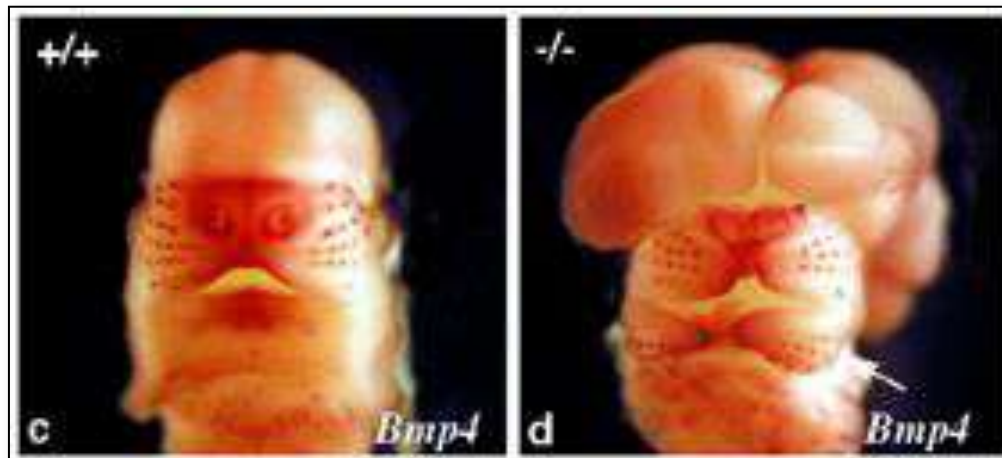


Homeotické transformace čelistí obratlovců



Dlx geny:

homeotická transformace svrchní čelisti do podoby čelisti spodní po inaktivaci genů *Dlx5* + *6*



Jsou geny následovníky změny fenotypu? - „Baldwinův efekt“:

neodarwinistický pohled: genetické mutace jsou primární, trefují se do prostředí

vs.

geny jako následovníci změny fenotypu - „Baldwinův efekt“ („organic selection“):

- 8) interakce s prostředím vyústí ve změnu organismu (fenotypová plasticita), některé z těchto změn jsou adaptivní
- 2) objeví se genetická mutace vedoucí ke stejné adaptivní změně fenotypu
- 3) přírodní výběr upřednostňuje nový fenotyp, mutace se šíří v populaci, původně prostředím indukovaný fenotyp je nyní kontrolován geneticky



Plastická

Lukáš Kratochvíl

Baldwin

Úloha fenotypové plasticity v makroevoluci



REVIEW ARTICLE

Adaptive evolution without natural selection

KALEVI KULL*

Department of Semiotics, University of Tartu, Jakobi St. 2, 51014 Tartu, Estonia

Received 31 December 2012; revised 10 April 2013; accepted for publication 10 April 2013

A mechanism of evolution that ensures adaptive changes without the obligatory role of natural selection is described. According to this mechanism, the first event is a plastic adaptive change (change of phenotype), followed by stochastic genetic change which makes the transformation irreversible. This mechanism is similar to the organic selection mechanism as proposed by Baldwin, Lloyd Morgan and Osborn in the 1890s and later developed by Waddington, but considerably updated according to contemporary knowledge to demonstrate its independence from natural selection. Conversely, in the neo-Darwinian mechanism, the first event is random genetic change, followed by a new phenotype and natural selection or differential reproduction of genotypes. Due to the role of semiosis in the decisive first step of the mechanism described here (the ontogenic adaptation, or rearrangement of gene expression patterns and profile), it could be called a semiotic mechanism of evolution. © 2013 The Linnean Society of London, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2013, **••**, ••–••.