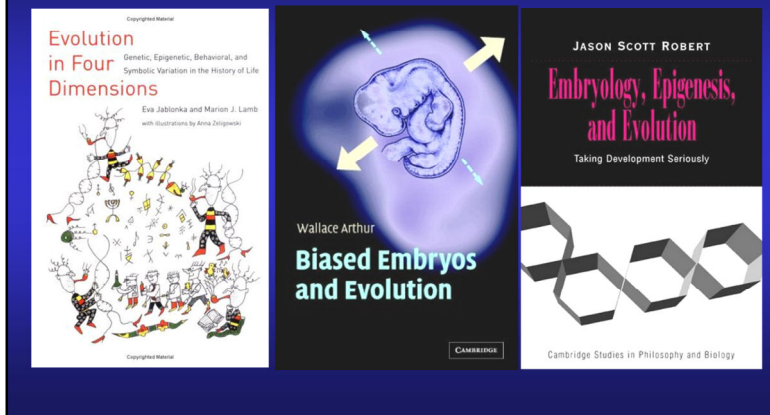


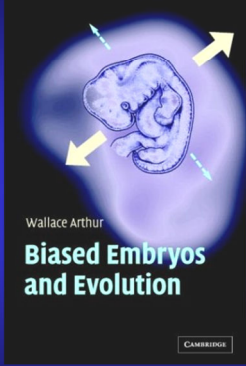
Ontogenéza - epigenéza – evolúcia:  
EVO-DEVO



Význam ontogenézy v evolučných procesoch si uvedomuje čoraz viac laboratórnych i terénnych biológov, a tak sa v posledných rokoch dostáva do popredia mladá vedecká disciplína – evolučná vývinová biológia, vo svete známa pod skratkou „evo-devo“. Je len prirodzené, že ani evo-devo nepredstavuje jednoliaty prúd myšlienkových smerov, ale tiež sa rozvetvuje a člení. Azda najpozoruhodnejšiu vetvu evo-devo predstavuje **epigeneticizmus**. Epigenéza je proces, ktorý sa odohráva takpovediac mimo dosahu genetického kódu, a podľa všetkého sa významne zúčastňuje na výstavbe každého mnohobunkového organizmu počas jeho ontogenézy. Viacerí významní vedci sa dnes domnievajú, že epigenéza zohráva jednu z rozhodujúcich úloh aj v evolúcii. To by však mohlo znamenať výrazný odklon od myšlienok neodarwinizmu – živé bytosti (a ich evolúcia) by totiž prestali byť hračkou v rukách viac či menej náhodných mutácií génov a prírodného výberu. Ťažkú ranu by tak dostala aj populárna teória sebeckého génu, veď epigenetika prisudzuje dôležitú úlohu v procese evolúcie aj fenotypu (fenotyp je typ organizmu, ktorý vznikol ako produkt genotypu – súbor znakov organizmu okrem génov samých), nielen genotypu, ako nás už roky presviedča Richard Dawkins.<sup>2</sup> Veľmi výstižne to napísal Wallace Arthur v knihe *Predpojaté embryá a evolúcia* (2004), ktorý sa dostal k evolučnej biológii štúdiom populačnej genetiky a molekulárnej biológie: „Evoluční teoretici by nemali vyhadzovať fenotypickú plasticitu len tak von oknom iba preto, že nie je dedičná.“<sup>3</sup> Jadrom tejto Arthurovej knihy je revolučná odpoveď na otázku, čo determinuje smerovanie evolučných zmien. „Od čias Darwina sa mnohí biológovia uspokojujú s odpoveďou: „prírodný výber“. Wallace Arthur však nie. Osvojil si kontroverzný názor, že v determinácii smerov, ktoré nabrala evolúcia – vrátane toho, čo viedol k vzniku človeka – má „predpojatost“ embryí k spôsobom, akými sa môžu pozmeniť, rovnaký význam ako prírodný výber.“<sup>4</sup>

Výskumu epigenetických mechanizmov a ich úlohy v procese evolúcie sa pomaly, ale isto venuje čoraz väčšia pozornosť, o čom svedčia aj najnovšie publikácie renomovaných vydavateľstiev (pozri obr.). Venujeme sa im aj na našom pracovisku, a to v rámci projektu VEGA 1/2341/05 (2005-2007) Epigenetická a ekomorfologická analýza invázných druhov rýb v povodí Dunaja.

W. Arthur: 5 zásadných medzier neodarvinistickej evolučnej teórie

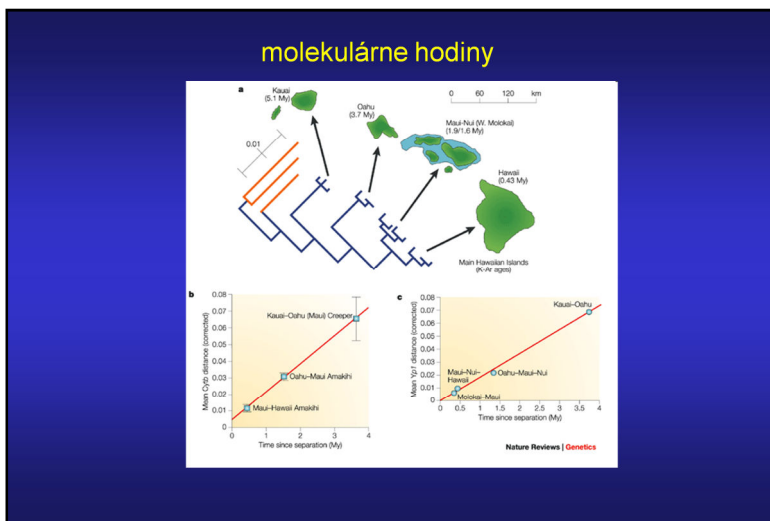


Wallace Arthur  
**Biased Embryos and Evolution**  
CAMBRIDGE

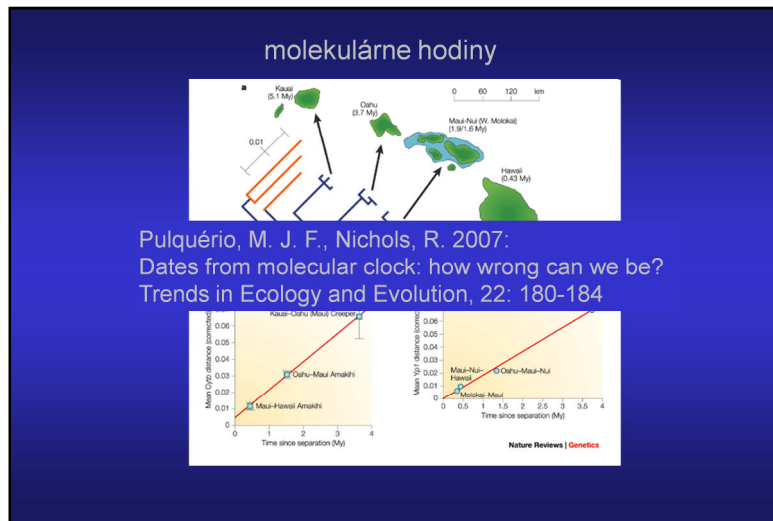
- 1) ignoruje kroky (vývinové) medzi mutáciou a pôsobením prírodného výberu
- 2) zameriava sa takmer výlučne na PV (ktorý je „deštruktívny“), zanedbáva možnosť tvorivého vzniku odchýlok (napr. počas ontogenézy)
- 3) neberie vždy do úvahy ontogenetickú stálosť a dáva prednosť [neprestajnej] evolučnej zmene,
- 4) pri riešení otázky, ako organizmy reagujú na problémy, ktoré pred nich stavia prostredie, zostáva na povrchu
- 5) vo svojich extrémnych vyjadreniach je výlučne gradualistická

Arthur píše o piatich zásadných medzerách neodarvinistickej evolučnej teórie: 1) neberie do úvahy všetky kroky (vývinové), ktoré sa odohrávajú medzi mutáciou a pôsobením prírodného výberu, 2) zameriava sa takmer výlučne na prírodný výber (ktorý je „deštruktívny“), a zanedbáva tak možnosť tvorivého vzniku odchýlok (napríklad počas ontogenézy), 3) neberie vždy do úvahy ontogenetickú stálosť a dáva prednosť [stálej] evolučnej zmene, 4) pri riešení otázky, ako organizmy reagujú na problémy, ktoré pred nich stavia prostredie, zostáva na povrchu a 5) vo svojich extrémnych vyjadreniach je výlučne gradualistická.

*Zdroj: Vladimír Kováč, 2007: Pánom života je čas. PT Albert Marenčin, Bratislava, s 130-131.*



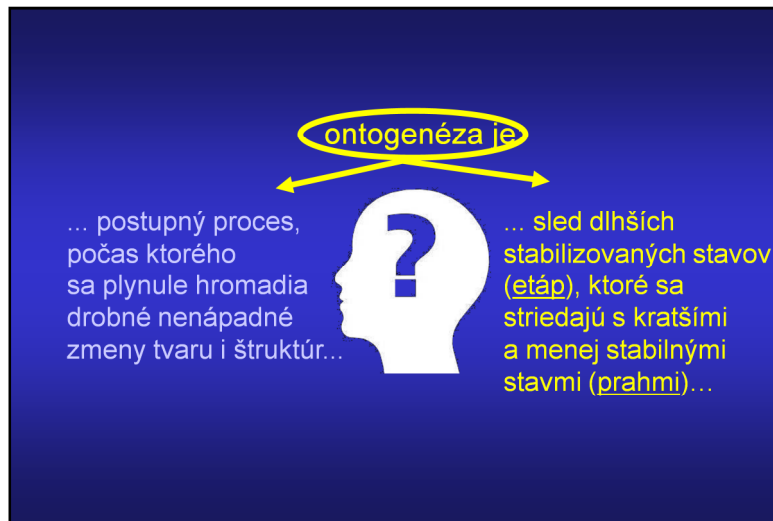
Hlavný prúd evolučnej biológie dnes tvorí neodarvinizmus, presnejšie **génocentrický** neodarvinizmus. Vedci patriaci k tomuto hlavnému prúdu sú presvedčení, že evolučné procesy možno zredukovať na tok génov v populácii, na premeny a obmeny hmoty na úrovni genetického kódu prostredníctvom mutácií a na všemohúci prírodný výber, ktorý ako jediný rozhoduje o tom, kto prežije a kto nie. Takýto geniálne zjednodušujúci – redukcionistický – pohľad dominuje v biológii práve od čias objavu DNA, čiže od začiatkov zlatého veku molekulárnej biológie. Jednoduché riešenia sú, samozrejme, veľmi lákavé, preto sa ani biológom nemožno čudovať, že by radi disponovali takými jednoduchými a pritom geniálnymi vysvetleniami prírodných javov, aké majú naporúdzi fyzici a matematici. Čím väčšie pokroky však biológia dosahuje, tým väčší sa presviedčame, že svet živej hmoty je mnohonásobne zložitejší, ako sme si kedysi predstavovali. Túto skutočnosť začína chápať čoraz viac prírodovedcov. Najnovšie poznatky z molekulárnej biológie napríklad vrhajú na tisíce neodarvinistických vedeckých publikácií zameraných na rekonštrukciu evolučných procesov – vrátane evolúcie človeka – tiež veľmi vážnych pochybností. Ukazuje sa totiž, že jeden z hlavných nástrojov génocentrického neodarvinistického prístupu k skúmaniu evolúcie – molekulárne hodiny – je taký nespoľahlivý, že ho prakticky nemožno brať vážne. Vedci z Londýnskej univerzity nedávno zistili, že v datovaní evolučných udalostí pomocou molekulárnych hodín sa objavujú obrovské rozpory. Keď sa v minulosti vek nejakej evolučnej udalosti určený na základe výpočtu z molekulárnych hodín nezhodoval so zisteniami vyplývajúcimi z fosílnych záznamov, sebavedomí génocentrici to často zvaľovali na zastaranosť metód paleontológie. Doslova šokujúco potom vyznieva správa, že „rôzne molekulárne metódy môžu priniesť datovanie, ktoré sa líši 20-násobne“.



Zrútenie hypotézy molekulárných hodín by však predstavovalo pre neodarvinistický (a predovšetkým géocentrický) výklad evolúcie ťažkú stratu. Táto hypotéza totiž vychádza z predstavy, že náhodné génové mutácie sa z dlhodobého hľadiska vyskytujú u všetkých druhov organizmov s približne rovnakou periodicitou. Na základe rozdielov v genóme sa potom údajne dá pomerne presne vypočítať (čiže odmerať molekulárnymi hodinami) vek, kedy sa skúmané organizmy od seba oddelili. Inými slovami, hypotéza molekulárných hodín predpokladá lineárnu závislosť výskytu náhodných mutácií od času. A to je presne to, na čom stojí neodarvinistická myšlienka evolúcie ako postupnej pomalej zmeny odohrávajúcej sa na báze náhodných génových mutácií, z ktorých prírodný výber preosieva najvhodnejšie bytosti. Ak sa definitívne ukáže, že tento proces je nelineárny (spomeňte si na nelineárnu termodynamiku z predchádzajúcej prednášky), hlavnému prúdu dnešnej evolučnej biológie vyschne jeden z najvýdatnejších prítokov.

*Zdroj: Vladimír Kováč, 2007: Pánom života je čas. PT Albert Marenčin, Bratislava, s 130-131.*





Ešte predtým, ako sa pustíme do hĺbania nad EVO-DEVO a najmä epigenézou, zopakujme si niektoré základné myšlienky z predchádzajúcich prezentácií.

...Gradualisti sú presvedčení, že ontogenéza je postupný proces, počas ktorého sa plynule hromadia drobné nenápadné zmeny tvaru i štruktúr. Tieto zmeny sa potom prejavujú vo vývine a raste jedinca, pričom sú spojené aj so zmenami ekologickej pozície a úlohy daného jedinca. "Saltatoristi" naproti tomu vnímajú ontogenézu ako **sled dlhších stabilizovaných stavov** (etáp), ktoré sa striedajú s kratšími a menej stabilnými stavmi (**prahmi**). Podľa teórie o skokovitom charaktere ontogenézy počas stabilizovaných stavov prebieha diferenciácia buniek a tkanív, ako aj rast štruktúr (orgánov), a to rozličnou mierou, pričom ich vývin predstavuje **prípravu** na nasledujúci, **špecializovanejší** stabilizovaný stav (Balon 1990).



...V určitých intervaloch sa forma, aktivita aj schopnosti vyvíjajúceho sa individua musia pod tlakom okolností meniť. To znamená, že vyvíjajúci sa jedinec nemôže zostať počas neprestajného pribúdania a miznutia štruktúr konštantne stabilizovaný. Počas stabilizovaných stavov prebieha diferenciácia buniek a tkanív, ako aj rast štruktúr (orgánov), pričom ich vývin predstavuje prípravu na nasledujúci, špecializovanejší stabilizovaný stav. **Homeoretické procesy systému pritom “odolávajú” destabilizácii tak dlho, ako je to len možné.** To umožňuje štruktúram, aby sa skompletizovali, a funkciám, aby sa vyvíjali bez zásahu do stabilizovaných životných činností jedinca. Keď je organizmus pripravený na novú alebo doplnujúcu integrovanú akciu, rýchlo prejde prostredníctvom málo stabilného, ale krátko trvajúceho intervalu (prahu) do nového stabilizovaného stavu. Organizmus sa sám pokúša prekonať menej stabilné stavy čo najrýchlejšie, pretože tieto prirodzené hranice medzi stabilizovanými stavmi môžu predstavovať najzraniteľšie intervaly jeho života...

## Čo je epigenéza?

tvorba nových fenotypov podľa inštrukcií,  
ktoré nepochádzajú iba od genómu  
interakcia elementov vývinu, ktorá vedie  
k vytvoreniu fenotypu

DNA je síce nutnou, nie však  
**postačujúcou** informáciou na výstavbu organizmu

(Sapp 1987)

### Epigenetická dedičnosť

V bunke sa nachádza proteínová sieť, ktorú niektorí biológovia prirovnávajú k neurónovej sieti. D. Bray: sieť interagujúcich proteínov funguje podobne ako neurálne siete. Proteínová sieť je podľa neho „operačnou pamäťou“ bunky. Dokáže sa učiť, zabúdať, adaptovať sa, vytvárať pamäťové stopy, atď. To znamená, že DNA nie je dostatočnou informáciou na „zostrojenie“ organizmu. Ona sama je sieťou proteínov riadená, predstavuje len miesto, z ktorého proteíny získávajú informácie o svojej štruktúre, a samy ju pozmeňujú, preto je DNA nutnou, nie však **postačujúcou** informáciou na výstavbu organizmu. Významnú úlohu zohráva práve stav siete proteínov.

### **genotyp**

súbor génov organizmu, ktorý  
narába s programovými informáciami zaznamenanými  
v pamäti z predchádzajúcich prostredí a ontogenéz, ako  
aj ich vzájomnej asimilácie (Waddington 1961)

### **fenotyp**

typ organizmu, ktorý vznikol ako produkt genotypu  
súbor znakov organizmu okrem génov samých  
tvorí sa interakciou so súčasným prostredím,  
pričom súčasne sa nové informácie z vývinu  
pridávajú do inštrukcií obsiahnutých v  
programových informáciách  
(Riedl 1975, 1988, Balon 1983, Arthur 2004)

Epigenéza vytvára nové fenotypy podľa “inštrukcií”, ktoré nepochádzajú iba od genómu (Sapp 1987). Ten funguje na základe programovej informácie zaznamenatej v “pamäti” minulých prostredí, vývinov a ich genetickej asimilácie (Waddington 1961, Hall 2001), ale fenotyp sa vytvára interakciou so súčasným prostredím, pri ktorej dochádza k zabudovaniu vývinovej informácie do inštrukcií založených na programovej informácii (Riedl 1975, 1988, Balon 1983).

Balon 2001, s. 8 rukopisu



Eugen Balon, University of Guelph  
univerzalita dichotómie v biológii  
**alprehost: Teória**  
**alternatívnych ontogenéz a evolúcie**

nepriama ontogenéza	↔	priama ontogenéza
r-stratégia	↔	K-stratégia
generalizované formy	↔	špecializované formy
altriciálne ontogenézy	↔	prekociálne ontogenézy

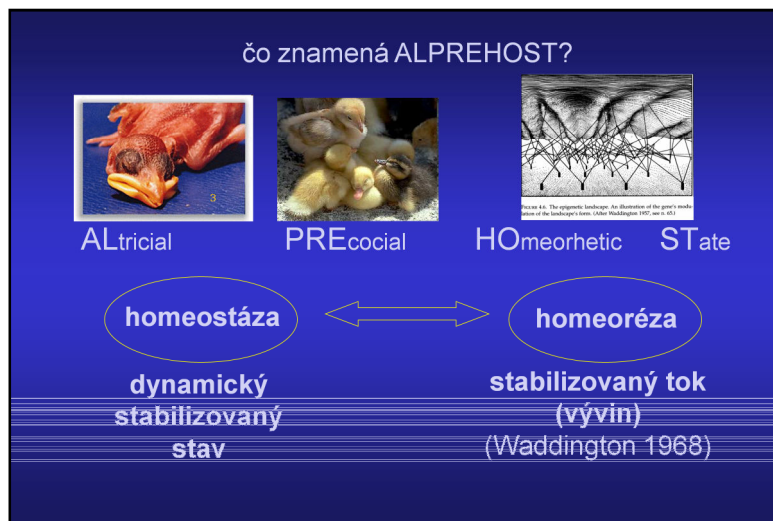
Eugen Balon je ichtyológ, rodák zo Sliezska, vyštudoval UK v Prahe, pracoval v Laboratóriu rybárstva a ichtyológie v Bratislave, aby napokon zakotvil na University of Guelph (Ontario, Kanada). Zaoberal sa najmä ontogenézou rýb, získané poznatky ho priviedli k teórii s mysterióznym (a prapodivným) menom **alprehost**. Je to skratka štyroch anglických slov

#### **altricial-precocial homeorhetic state**

Teória vychádza z filozofických základov **taoizmu**. Podľa nej fenomény bifurkácie v epigenéze a dichotómie v evolúcii (spojené s koncepciou sebaorganizácie hmoty) vytvárajú paralelu veľmi blízku taoistickému ponímaniu prírodného poriadku čiže dynamickým vzťahom medzi *yin* a *yang*. Prejavy bifurkácie, ktoré sú obrazom mechanizmov na dosiahnutie alternatívnej stability v organizovanej zmene, sa odrážajú napríklad v:

- nepriamych a priamych ontogenézach
- r- a K- stratégiách
- udržiavaní a rozptyľovaní fenotypov
- generalizovaných a špecializovaných formách
- altriciálnych a prekociálnych ontogenézach a trajektóriách

Keď to situácia vyžaduje, životné procesy (organizmy) riešia problémy generované prostredím tak, že prostredníctvom **bifurkácií** vytvárajú novoty a alternatívne reakcie (podobne ako je to vo fyzike v prípade vlnovo-časticového dualizmu), a to v ktoromkoľvek intervale ontogenézy a evolúcie.



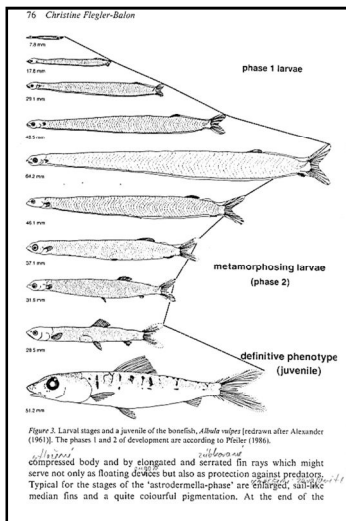
AL-PRE-HO-ST

**Altricial-Precocial-Homeorhetic-State**

...Two sets of terms are found in the literature [writes Nice 1962, p. 18]: precocial and altricial; nidifugous and nidicolous. *Praecox* means ripened beforehand; *altrix* means a nurse, from *alere*, to nourish. The first word gives a generalized picture of the state at hatching, while the second refers to the necessity for parental feeding...

**Homeoréza: stabilizácia progresívneho systému je to, že zmeny systému prebiehajú takým istým spôsobom, akým prebiehali v minulosti.**

Homeoréza je proces, ktorý zabezpečuje pokračovanie určitého typu zmeny (Waddington 1977).



čo sú priame  
a nepriame ontogenézy?

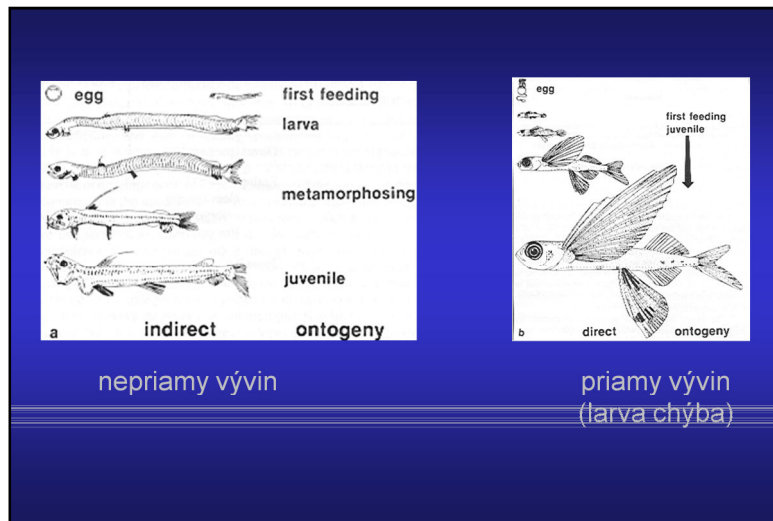
embryo  
endogénna výživa

larva  
exogénna výživa  
najzraniteľnejšia perióda  
dočasné orgány  
metamorfóza  
“feeding machine”

Behind the mask of a larva (Flegler-Balon 1989) the 'feeding machine' acquires some tissue very different to that of definitive organs and so it has to be remodeled through the process of cataclysmic **metamorphosis**. Some fishes even **shrink** (like in elopomorphs) during this process and so **lose the survival advantage of larger size**. With completion of metamorphosis the fish acquire the definitive phenotype and look like small adult; but their gonads are not mature — they are juveniles. Most of the time the end of metamorphosis and the beginning of the juvenile period coincide with a change of habitat. On coral reefs, for example, the freshly metamorphosed juveniles depart from the plankton and settle in their permanent territories (e.g. Victor 1986, Harmelin-Vivien 1989, Danilowicz 1997) or, as in amphidromous gobies (e.g. Balon & Bruton 1994) or catadromous eels (Tesch 1977), ascend the rivers from the sea. Metamorphosis, therefore, is more than a change in form as the name may suggest. The consequences of metamorphosis are changes of anatomy, physiology, behavior and ecology, 'altogether a profound change of life, a *metabiosis*' (Wald 1981, p.1).

Balon (2001)





...In short we can say that indirect development is a consequence of poor vitellogenesis which leaves the embryo with insufficient nutrients to develop directly into a definitive phenotype. Little, low density yolk in usually very small ova produced in large quantities requires external acquisition of additional nutrients and so the larva period is as if inserted into the life history after or shortly before embryos exhausted their endogenous food supply (Balon 1986b). Larvae, with their special temporary organs that enable them to use concentrations of prey in other than adult habitats, are efficient 'feeding machines' capable of absorptive acquisition of dissolved organic matter besides oral ingestion of food particles which are digested in the intestine. Most larvae, therefore, thrive in the sea within the planktonic soup. I suspect, however, that **dispersal is their primary function**. **Direct development is otherwise far safer, without the cost of metamorphosis, and the cost of forming temporary organs.**

Balon (1999)



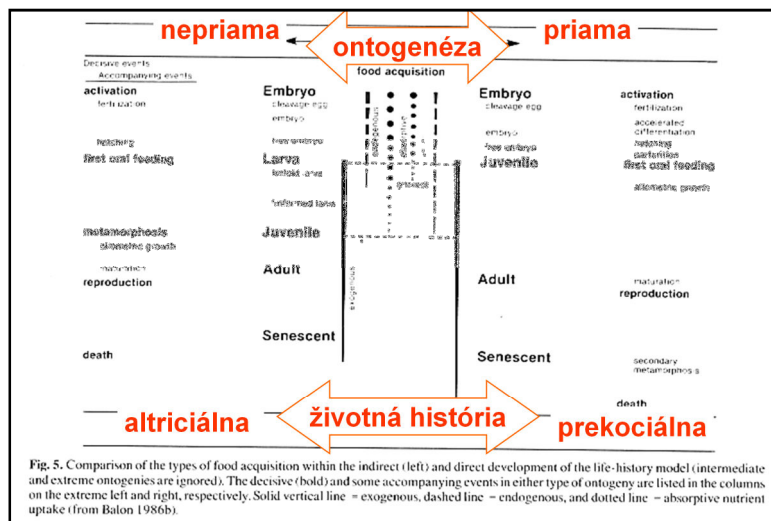
Fishes are part of all organisms inhabiting our planet, part of their evolutionary history and the result of the same formative processes. Their ontogenies are comparable especially among vertebrates. Yet most often their life histories are studied as if entirely unrelated. This way the explanatory values of comparison are lost (e.g. placental mammals and fishes, Wourms 1981, Wourms et al. 1988). As already mentioned a fish larva and its interval in the ontogeny of a fish is comparable to that of a tadpole in frogs and - to some extent - a caterpillar in butterflies. Caterpillars, larvae and tadpoles are sometimes referred to as 'feeding machines' (Wassersug 1975) which deliver orally ingested and an intestinally digested food when not enough endogenous nutrients (yolk) are available to complete the definitive phenotype. Larvae metamorphose into juveniles.

Balon (1999)



Vráťme sa ale k ontogenéze. Ryby tvoria súčasť organizmov obývajúcich našu planétu, zdieľajú s nimi spoločnú evolučnú históriu a podliehajú tým istým vývinovým procesom. Ich ontogenézu teda možno porovnať s ontogenézou akéhokoľvek iného organizmu, najmä čo sa týka stavovcov. Rybia larva je teda interval ontogézy ryby porovnateľný napríklad so žubrienkou skokana, ale aj s húsenicou motýľa.

Balon (1999)

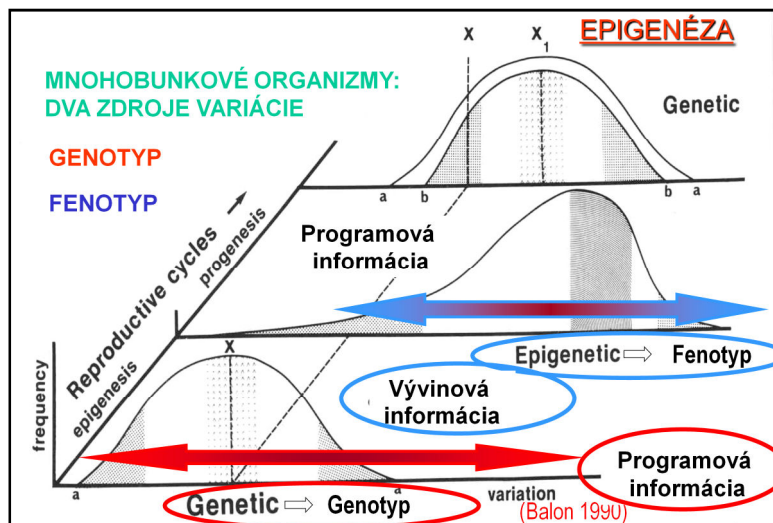


## Altriciálne a prekociálne ontogenézy

Flegler-Balon (1989):

Pre larvy rýb, sú tak ako pre larvy všetkých živočíchov, charakteristické **dočasné orgány** a niekedy aj zjavne rozdielne telesné proporcie - niektoré sa svojim zjavom natolko líšia od dospelých jedincov, že pôvodne boli považované za samostatné druhy (pozri tiež predchádzajúci obrázok). Na dosiahnutie viac-menej definitívneho fenotypu musia tieto larvy podstúpiť metamorfózu. Takýto **nepriamy vývin** je typický pre ryby s veľkým počtom ikier, malým množstvom žltka a vo väčšine prípadov aj absenciou rodičovskej starostlivosti. S rastúcou mierou rodičovskej starostlivosti - od druhov, ktoré vypúšťajú ikry voľne na substrát alebo do prostredia, po druhy, ktoré si chránia potomstvo, sa obsah žltka v ikrách zvyšuje, ale počet ikier klesá. Veľké množstvo a hustota žltka umožňujú potomstvu dorásť do väčších rozmerov a ďalej sa diferencovať ešte predtým, ako začnú samostatne prijímať potravu a súčasne im to umožňuje vyvíjať sa priamejšie k **definitívnemu fenotypu**, v krajnom prípade celkom bez larvy. Ryby, ktoré nestrážia ikry, iba ich vypúšťajú voľne na substrát alebo do prostredia, sa vyznačujú spoločnými črtami s **altriciálnymi** vtákmi (napr. dravé vtáky): malé vajíčka, málo žltka a malé, menej vyvinuté mláďatá (u vtákov pri liahnutí, u rýb pri začiatku prijímania exogénnej výživy). Naproti tomu ryby, ktoré si chránia potomstvo, majú spoločné znaky s **prekociálnymi** vtákmi (kur domáci) - veľké vajíčka, s veľkým množstvom hustého žltka a väčšie, vyvinutejšie potomstvo. Vďaka týmto spoločným črtám medzi organizmami možno tiež rozlišovať **altriciálne a prekociálne životné histórie**.

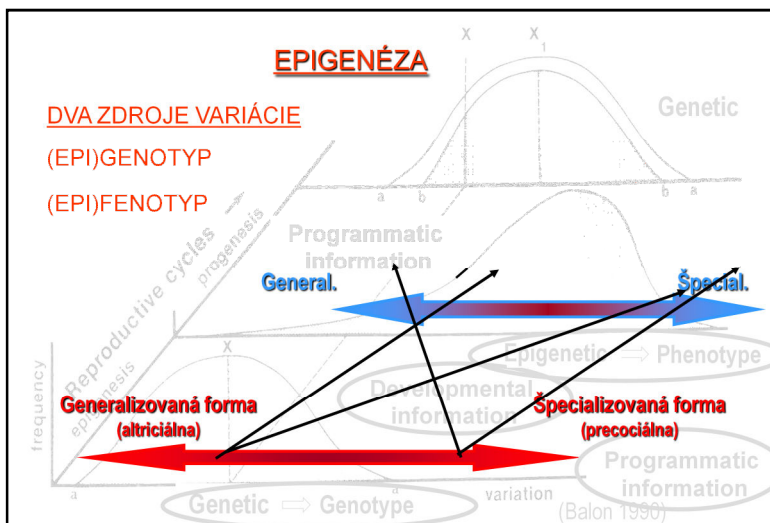
Some have tried to identify a similar dichotomy in life histories, like the r- and K-selection concept (e.g. Pianka 1978) using arbitrary population variables as size and age at maturity and fecundity. The main reason, however, against using the r- and K-selection concept instead of **altricial and precocial states** is that these states reflect the epigenetic processes responsible for their formation, the character of the entire life history, and not merely life-history variables of arbitrary or unknown origin (e.g. as in Constantz 1979, Felsenstein 1979, Luckinbill 1979, Stearns 1980).



**Obr:** Zjednodušené porovnanie dvoch zdrojov premenlivosti - **náhodného genetického** a **riadiaceho epigenetického** - pod vplyvom epigenetickej špecializácie. V rámci reprodukčného cyklu epigenéza využíva najmä **vývinovú informáciu**, zatiaľ čo progenéza (tvorba pohlavných buniek) **programovú informáciu**. Počas každého cyklu sa časť genetickej premenlivosti stratí (a - b) v dôsledku špecializácie a odchýli ( $x - x_1$ ), a to v dôsledku „asimilácie“ epigenetickej informácie.

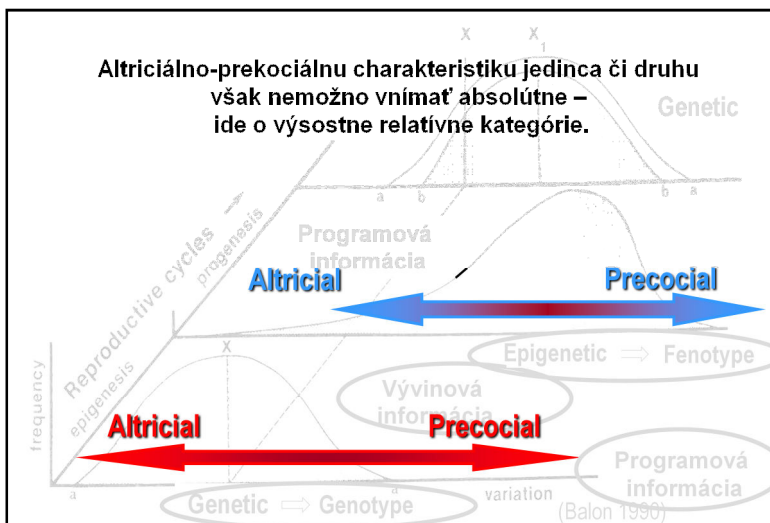
**Fenotyp predstavuje časť reprodukčného cyklu (ontogenézu)** organizmu. Od aktivácie gamety (oplodnenia *sensu lato*) po smrť predstavuje aj generáciu (líniu) a zahŕňa - od nadobudnutia pohlavnej dospelosti po vypustenie gamet - **gametogenézu** čiže **progenézu**. Z praktických dôvodov teraz považujeme progenézu za predstaviteľa **epigenotypu** - pokiaľ do toho zahrnieme aj zárodočné bunky. Genotyp je naprogramovaný, ako továreň, na výrobu stavebného materiálu. Keď vyrába veľké množstvo „tehál“, nemôže z toho vzniknúť drevený zrub ani kamenná stavba (t.j. iný druh organizmu). Genetický program zakódovaný v DNA musí ale byť aj dostatočne flexibilný, aby nevznikol nedostatok materiálu, ak si situácia pri výstavbe tehlového domu vyžaduje určité modifikácie. Táto flexibilita tvorí genetickú premenlivosť. Gamety však dostávajú počas progenézy či gametogenézy aj ďalšiu extranukleárnu informáciu, ktorá je za hranicou DNA kódu - napríklad rozličné množstvá žltka, cytoplazmy či polarity - a tak už od aktivácie vzniká **vývinová informácia**, ktorá sa podieľa na tvorbe epigenotypu.

Interakcie počas epigenézy organizujú stavebný materiál do konečnej štruktúry - epifenotypu.



Podľa Balonovej teórie alprehostu živé systémy vlastne fungujú na podobnom princípe ako počítače – na princípe **dychotómie** či **bifurkácie**. Každá operácia počítača je založená na sérii krokov, pri ktorých vždy ide o výber z dvoch možností (0 alebo 1). To isté platí v krátkodobom meradle pre ontogenézu (život jedinca) a v dlhodobom aj pre evolúciu (život na Zemi). Všetky organizmy sa vyznačujú *potenciálom* reagovať počas svojej ontogenézy na podnety vnútorného a vonkajšieho prostredia dvoma spôsobmi – “0”, alebo “1”. Vďaka tomu môžu vznikať rozličné formy (jedince) toho istého druhu, i rozličné formy organizmov (druhy). Preto, keď sa ocitnú dva geneticky identické jedince v dvoch výrazne odlišných prostrediach, vyvíjajú sa odlišne a vytvoria dva rozdielne fenotypy. Ak ani jeden z faktorov prostredia neprekročí hranice tolerancie daného druhu, oba fenotypy môžu byť životaschopné. Po určitom čase môžu rozdielne ontogenetické trajektórie (generalizované v. špecializované) celých generácií viesť k vzniku nového samostatného druhu s odlišnými vlastnosťami. Bifurkácia v evolúcii sa potom prejavuje v podobe existencie príbuzných druhov s odlišnými ontogenézami. Niektoré cicavce napríklad vrhajú mláďatá, ktoré sú už niekoľko minút po príchode na svet pripravené postaviť sa vlastné nohy a dostáva sa im len málo rodičovskej starostlivosti (napríklad zajac), iné sa rodia slepé, bez srsti a bez niekoľkotýždňovej rodičovskej starostlivosti sú celkom bezmocné (králik). Podobné dvojice možno nájsť aj medzi vtákmi (nidifúgne a nidikolné druhy), rybami a mnohými inými organizmami – vrátane človeka.

Zdroj: Vladimír Kováč, doslov v knihe Edward J. Larson, *Evolúcia - Neobyčajná história jednej vedeckej teórie*. Slovart 2006 (upravené).



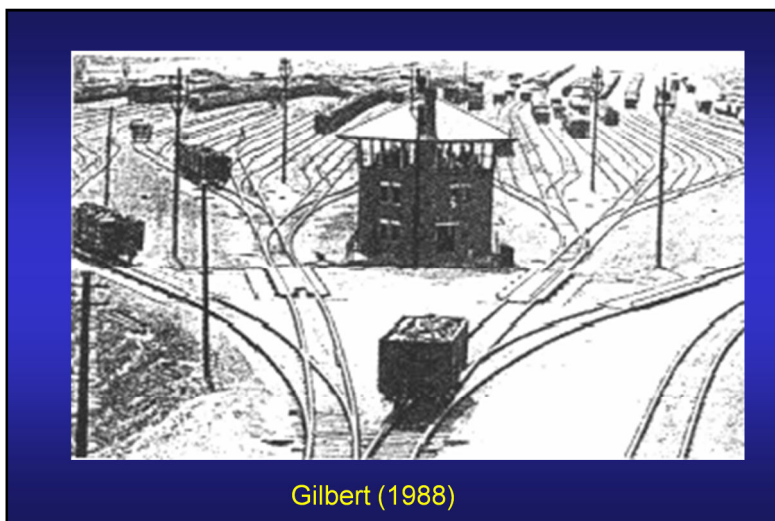
Existencia všetkých mnohobunkových foriem života sa odohráva v rámci škály medzi krajnou altriciálnou a krajnou prekociálnou polohou. Interval medzi týmito dvoma polohami vymedzuje ich variabilitu. Platí to ako pre jedinca v rámci populácií (krátkodobá existencia – altriciálno-prekociálne ontogenézy), tak aj pre druhy (dlhodobá existencia – altriciálno-prekociálne evolučné trajektórie). Altriciálno-prekociálnu charakteristiku jedinca či druhu však nemožno vnímať absolútne – ide o výsostne relatívne kategórie. Inými slovami, napríklad tvrdenie, že ten a ten jedinec (druh) je altriciálny, má zmysel iba vtedy, ak máme na mysli jeho vzťah (porovnanie) k nejakému inému jedincovi (druhu) a nemožno za ním hľadať nijaké absolútne, napr. číselné, vyjadrenie.





Alprehost, no nielen alprehost, ale celý **koncept evolúcie epigenézou**, čerpá z modelu epigenetickej krajiny, ktorým sa preslávil C. H. Waddington.

Model epigenetickej krajiny (Waddington, 1940) zobrazuje možný pohyb guľôčky v členitom teréne s viacerými rozvetveniami. Model predstavuje osud bunky (jej možné cesty diferenciácie) v priebehu ontogenézy. Bunka prechádza rozmanitými dráhami (typy génových aktivít), pričom mimobunkové signály (zvnútra organizmu, alebo tiež z vonkajšieho prostredia = environmentálne stimuly) v mieste vetvenia dráh usmerňujú bunku do určitých ďalších dráh, pričom **sa zapínajú, resp. vypínajú odlišné gény**.



...A tá istá myšlienka znázornená trochu iným spôsobom...



### Epigenéza: altriciálna či prekociálna ontogenéza jedinca

etapa – stabilizovaný stav, organizmus (živý systém) je stabilný

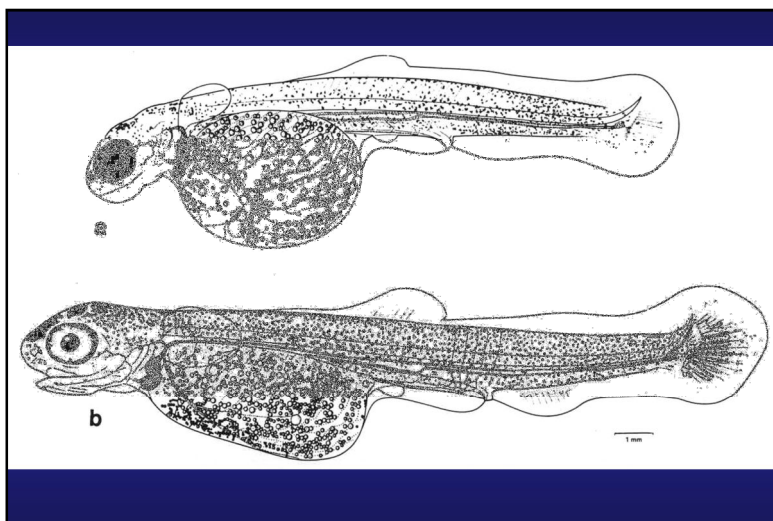
prah – stabilita organizmu, čiže jeho odolnosť voči zmenám, je znížená

**epigenetické** vplyvy sa realizujú počas prahov medzi etapami, keď je stabilita systému znížená

Princíp **dichotómie** či **bifurkácie** (pozri predchádzajúcu prezentáciu - 04/21) spočíva v tom, že jediným účinným spôsobom, ako môže byť organizmus pripravený na neznáme otázky, je zachovať si schopnosť odpovedať **1** alebo **0** súčasne (Balon 1988a, b).

Inými slovami:

**jediným riešením, ako sa organizmus môže pripraviť na neznáme otázky vyplývajúce z koevolúcie odohrávajúcej sa v ekosystémoch, je schopnosť vytvárať generalizované a špecializované formy súčasne (Balon 1990)**



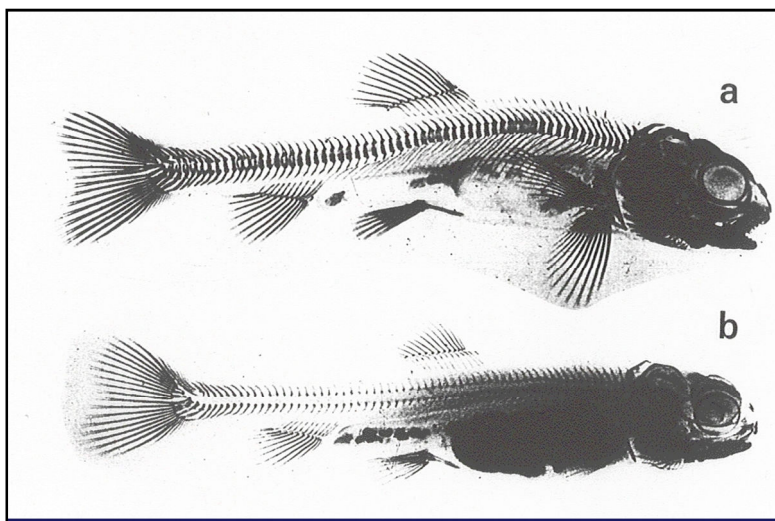
Ako sa v praxi prejavujú altriciálno-prekociálne stavy?

Embryá sivoňa *Salvelinus alpinus oquassa* pochádzajúce od tých istých rodičov. Jedinec na hornom obrázku bol inkubovaný pri teplote 9,5°C, kým jedinec na spodnom obrázku pri teplote 4,4°C.

Jedinec inkubovaný pri vyššej teplote sa vyľahol skôr a meral 15,9 mm, jedinec inkubovaný pri nižšej teplote sa vyľahol neskôr a meral 19,8 mm.

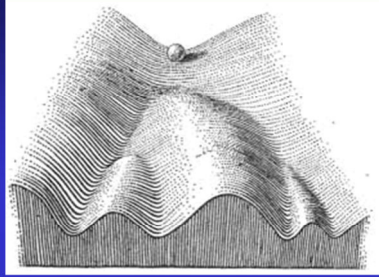
*Prevzaté z Balona (1980)*

Rozdiely vznikajú tak, že každý jedinec pri prechode z jednej etapy na druhú (z jedného stabilizovaného stavu na druhý) odpovedá počas prahu (nestabilný interval vývinu) na otázky prostredia (v tomto prípade teplotu vody) inak. Tak sa prejavuje princíp **dichotómie** a **altriciálno-prekociálny** charakter ontogenézy. Jedinec inkubovaný pri vyššej teplote sa zjavne vyvíja väčšmi prekociálne, jedinec inkubovaný pri nižšej teplote väčšmi altriciálne.



Altriciálno-prekociálny mechanizmus (princíp dichotómie) sa prejavil aj v ďalšom priebehu ontogenézy týchto jedincov:

Rozdielny stupeň kalcifikácie kostrových štruktúr tých istých jedincov sivoňa *Salvelinus alpinus* inkubovaných v teplej vode (a, celková dĺžka 39 mm) a v studenej vode (b, celková dĺžka 39 mm). Inkubácia v studenej vode oddľuže kalcifikáciu a spomaľuje vývin kostry, v dôsledku čoho majú takéto jedince obmedzený výber potravy a obmedzenú pohyblivosť. Tieto jedince sa vyvíjajú do altriciálneho fenotypu.

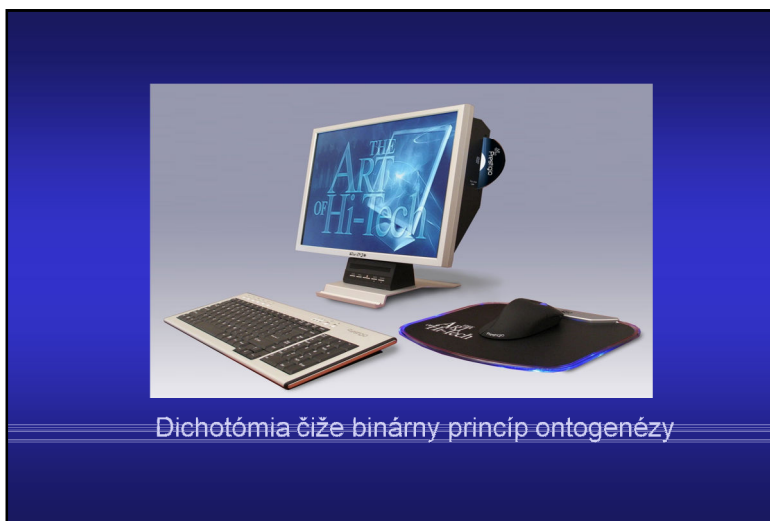


Vývinovú „krajinu“ (sensu Waddington) môžeme teraz redefinovať ako proces **bifurkácie** a **saltácie**, čo poskytuje vhodný „substrát“ pre zmeny a epigenetickú premenlivosť.

Balon teda z Waddingtonovho modelu brilantne odvodzuje priebeh ontogenézy mnohobunkových organizmov a odtiaľ je už len krôčik k zmenám na úrovni evolúcie, pretože akákoľvek fenotypová evolučná zmena sa môže odohrať výlučne počas ranej ontogenézy. Balonova teória alprehostu stavia na poznaní, že budovanie dospelého jedinca každého mnohobunkového organizmu (t. j. jeho ontogenéza) si vyžaduje dva zdroje informácií: genetický a epigenetický. Genetický zdroj pochádza z genotypu, ktorý poskytuje vyvíjajúcemu sa organizmu *programovú informáciu*, kým epigenetický zdroj zabezpečuje zasa fenotyp, ktorý dodáva tomu istému vyvíjajúcemu sa jedincovi *vývinovú informáciu*. Vývinová informácia je presne to, čo spomína Waddington – to sú tie signály, ktoré v mieste vetvenia umerňujú bunku do jednej z dvoch dráh.

Ak vám preblyso myslou, že sa to podobá bifurkáciám v teórii chaosu, ste na dobrej stope, ale o tom o čosi neskôr. Teraz ešte chvíľu zostaneme pri tej veľkej záhade biológie: ako sa z jednej jedinej bunky vybuduje komplexný mnohobunkový jedinec. Už vieme, že na to treba dva zdroje informácií. V tejto súvislosti treba upozorniť na často zakorenené falošné predstavy o DNA, podľa ktorých táto fascinujúca štruktúra obsahuje akýsi genetický „program“, ktorý riadi vývin a aktivity organizmu. V skutočnosti je však DNA sama osebe celkom bezmocná. Na to, aby mohla pri bunkovej sebareplikácii fungovať ako šablóna pre sekvenciu aminokyselín nejakého proteínu, potrebuje trojrozmernú štruktúru bunky – sama osebe je nefunkčná a z ontogenetického hľadiska bezvýznamná.

*Zdroj: Vladimír Kováč, 2007: Pánom života je čas. PT Albert Marenčin, Bratislava, s 127-144.*



Dichotómia čiže binárny princíp ontogenézy

Programová informácia teda vzniká až v súčinnosti DNA s trojrozmernou štruktúrou bunky. Jej poslanie je v tom, že obsahuje podrobný návod, aký druh organizmu (a v základných rysoch aj to, aký jedinec) sa má počas ontogenézy vybudovať, zatiaľ čo vývinová informácia poskytuje jedincovi spätnú väzbu, a to na základe interakcií medzi vyvíjajúcimi sa štruktúrami či na základe interakcií organizmu s vonkajším prostredím. Vďaka tejto spätnej väzbe vzniká komplexný program (niečo ako autoreplikačný „softvér“), ktorý dokáže priebeh ontogenézy korigovať a usmerňovať ju tak, aby sa výsledkom celého procesu stal životaschopný jedinec. Podľa Balonovej teórie alprehostu fungujú živé systémy na podobnom princípe ako počítače – na princípe bifurkácie.

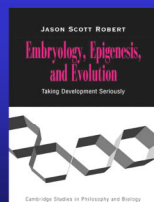
Dnes už takmer každý trocha skúsený používateľ osobného počítača vie, že akákoľvek operácia počítača je založená na sérii krokov, pri ktorých vždy ide o výber z dvoch možností (0 alebo 1). To isté platí v krátkodobom meradle pre ontogenézu (život jedinca) a v dlhodobom aj pre evolúciu (život na Zemi). Všetky organizmy sa vyznačujú *potenciálom* reagovať počas svojej ontogenézy na podnety vnútorného a vonkajšieho prostredia dvoma spôsobmi – „0“ alebo „1“. Vďaka tomu môžu vznikať rozličné formy (jedince) toho istého druhu, i rozličné formy organizmov (druhy). Táto predstava nadobúda zreteľné kontúry najmä v súvislosti s teóriou saltatorickej ontogézy, ktorá vníma individuálny vývin mnohobunkového fenotypu ako sekvenciu stabilizovaných stavov. Tak sa veľkým oblúkom dostávame k tomu, o čom sme sa bavili pri riešení otázky, ako nazerať na ontogenézu, no je tiež čas, aby sme k tomu všetkému pridali aj poznatky z matematiky, fyziky a chémie: najmä procesy sebausporiadania hmoty, nelineárnej nerovnovážnej termodynamiky, komplexity a teórie chaosu.

V zmysle teórie alprehostu sa ontogenéza mnohobunkového organizmu odohráva tak, že počas stabilizovaného stavu (vývinovej etapy) sa organizmus čoraz väčší vzdáľuje od rovnovážneho stavu, až napokon – presne tak ako v bruselátore – dosiahne prah atraktora, a ocitne sa tak v bode bifurkácie. Vývinová etapa sa zavŕšila, organizmus vyčerpá svoj potenciál existovať v danom stabilizovanom stave, ktorý mu dočasne – na ceste k dosiahnutiu definitívneho fenotypu – zabezpečoval prežitie. To znamená, že ak neprejde do ďalšej vývinovej etapy, a tým aj do vyššieho stupňa usporiadania, čaká ho rýchly koniec. Prechod do ďalšej vývinovej etapy je však možný jedine cez bifurkáciu. Organizmus stojí pred „rozhodnutím“, ktorú cestu, čiže ktorú z dvoch možností si vyberie – bude to „0“ alebo „1“? Možno už tušíte, aká bude odpoveď. Nájdete ju v teórii chaosu – o výbere jednej z týchto dvoch možností rozhodne fluktuácia, ktorá vychýli ďalšiu ontogenézu jedinca tým či oným smerom. Tá fluktuácia vznikne v interakcii medzi vyvíjajúcim sa organizmom a jeho prostredím alebo vo vnútornej interakcii medzi jednotlivými orgánmi či štruktúrami jedinca.

*Spracované podľa: Vladimír Kováč, 2007: Pánom života je čas. PT Albert Marenčin, Bratislava, s s 127-144.*



## Ontogenéza: modulárny a hierarchický proces

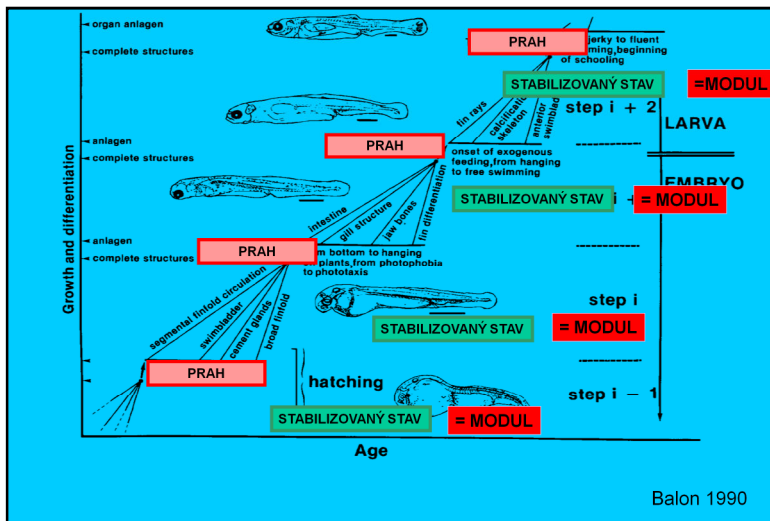


"Osobitný význam má pritom skúmanie epigenetických interakcií v rámci modulov, ale aj medzi modulmi počas morfogénézy"

moduly: semi-autonómne komponenty organizmu existujúce na rozličných úrovniach biologickej hierarchie

(Robert, 2004)

Modern biology views the ontogeny of multicellular organisms as a process with modular structure and hierarchical arrangement (Schlosser & Wagner, 2004). This generates very important implications for our approach to developmental processes, because "the hierarchical nature of development and evolution necessitates the study of emergent properties inexplicable from lower (or higher) hierarchical levels" (Robert, 2004). Most developmental biologists also agree that if we wish to understand ontogenetic processes, then we need to focus on the interactions between genotype and developing phenotype, which draws our attention to the fundamental ontogenetic importance of epigenetics.



Hierarchický model ontogenézy opäť - na osvieženo pamäte (pozri tiež predchádzajúce prezentácie)

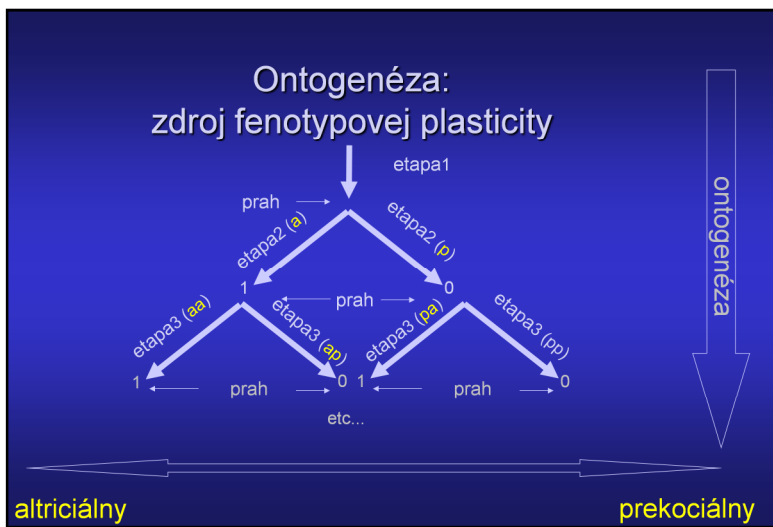
## Ontogenéza: modulárny a hierarchický proces

„Hierachické usporiadanie pritom vylučuje možnosť pochopiť prírodu na základe redukcionistického prístupu či **génocentrizmu**.“

Naopak, jednoznačne „vyžaduje štúdium emergentných vlastností, ktoré nie sú vysvetliteľné z nižších (alebo vyšších) hierarchických úrovní.“

(Schlosser & Wagner, 2004; Robert, 2004)

Modern biology views the ontogeny of multicellular organisms as a process with modular structure and hierarchical arrangement (Schlosser & Wagner, 2004). This generates very important implications for our approach to developmental processes, because “the hierarchical nature of development and evolution necessitates the study of emergent properties inexplicable from lower (or higher) hierarchical levels” (Robert, 2004). Most developmental biologists also agree that if we wish to understand ontogenetic processes, then we need to focus on the interactions between genotype and developing phenotype, which draws our attention to the fundamental ontogenetic importance of epigenetics.





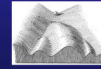
This plasticity appears to be a function of epigenetic mechanisms (Pérez *et al.*, 2006), which are expressed in the creation of either altricial (less specialised) or precocial (specialised; in terms of Balon, 1990, 2004) forms within and/or among populations.

## Ontogenéza a epigenéza:

“o génoch sa predpokladalo, že prostredie ich iba aktivuje, aby vytvorili fenotyp, a to z čohosi, čo malo byť latentne prítomné v genotype”



(Robert, 2004)



Until recently, biologists believed (and most mainstream biologists still believe) that these two sources of information are not equal, i.e. that the role of genes is primary, and the role of developmental environment is secondary. In other words, “genes have been supposed to be environmentally activated to produce the phenotype from what is thought to be latent in the genotype” (Robert, 2004: 62).

## Epigenesis vs. Preformation



Anaxagoras



Homunculus

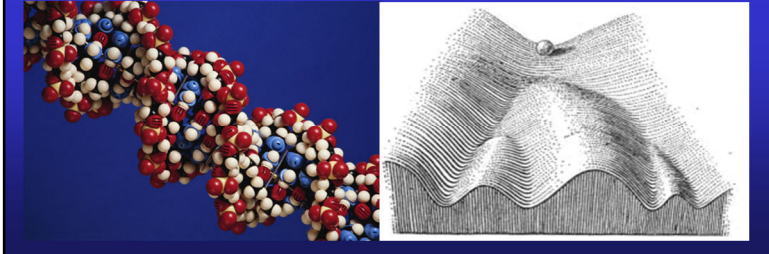


credit: Ming Ta Hsu



## Ontogenéza a epigenéza:

Nedávne výskumy však odhalili, že vývinové procesy sú oveľa komplikovanejšie...

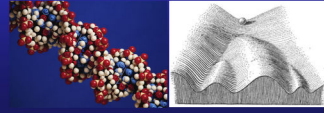


However, recent insights have revealed developmental processes to be much more complicated, whereby genes themselves do not contain information sufficient to build up a phenotype of a multicellular organism, and that successful formation of the definite phenotype requires interactions not limited to gene activation but rather implicates positive and negative loops at a variety of levels (Balon, 2004; Robert, 2004; Jablonka & Lamb, 2005).

## Ontogenéza a epigenéza:

...gény samé o sebe neobsahujú informáciu dostatočnú na vybudovanie fenotypu mnohobunkového organizmu... Úspešné vytvorenie definitívneho fenotypu vyžaduje interakcie, ktoré nie sú limitované iba na aktiváciu génov, naopak, zahŕňa pozitívne a negatívne spätnoväzobné slučky na rozmanitých úrovniach

(Balon, 2004; Robert, 2004;  
Jablonka & Lamb, 2005)



However, recent insights have revealed developmental processes to be much more complicated, whereby genes themselves do not contain information sufficient to build up a phenotype of a multicellular organism, and that successful formation of the definite phenotype requires interactions not limited to gene activation but rather implicates positive and negative loops at a variety of levels (Balon, 2004; Robert, 2004; Jablonka & Lamb, 2005).

## Epigenesis vs. Preformation



Anaxagoras



Homunculus



Aristotle



Vitalism



Hardware

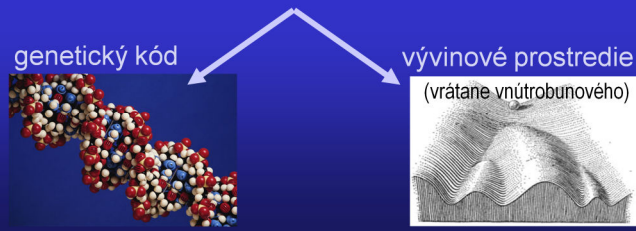
Emergence;  
Self-Organizing  
Principle

Software

credit: Ming Ta Hsu

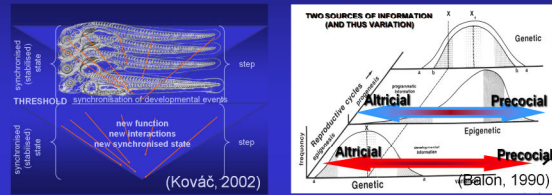
## Ontogenéza a epigenéza:

Proces ontogenézy prebieha pod kontrolou  
“informačného systému”,  
ktorý čerpá z dvoch zdrojov:



This process runs under the control of something we can metaphorically denote as an “information system”, which derives from two sources: genetic code and developmental (including cellular) environment.

## Ontogenéza a epigenéza:



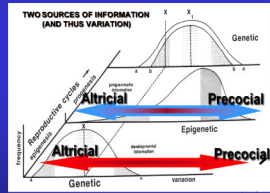
“**Epigenéza** je mechanizmus ontogenéz, ktorý v každej generácii vytvára alternatívne odchýlky, umožňujúce organizmom prežívať v meniacich sa prostrediach, a to buď podobe altriciálnej alebo prekociálnej formy”

(Balon, 2004)

At the same time, both of these sources of information are also sources of variation, which enter the process at each transition from one developmental module (interval) to another (in terms of the theories of saltatory ontogeny; Balon, 1990; and synchrony and heterochrony in ontogeny; Kováč, 2002). As a result, the life history of each population and/or species can vary back and forth, from generation to generation, along a trajectory between the most altricial and the most precocial extremes. “Epigenesis, the mechanism of ontogenies, creates in every generation alternative variations in a saltatory way that enable the organisms to survive in the changing environments as either altricial or precocial forms” (Balon, 2004)

# Ontogenéza a epigenéza:

Teória alternatívnych ontogenéz



(Geist, 1978; Balon, 2004)

## Bioinvázie: globálny problém



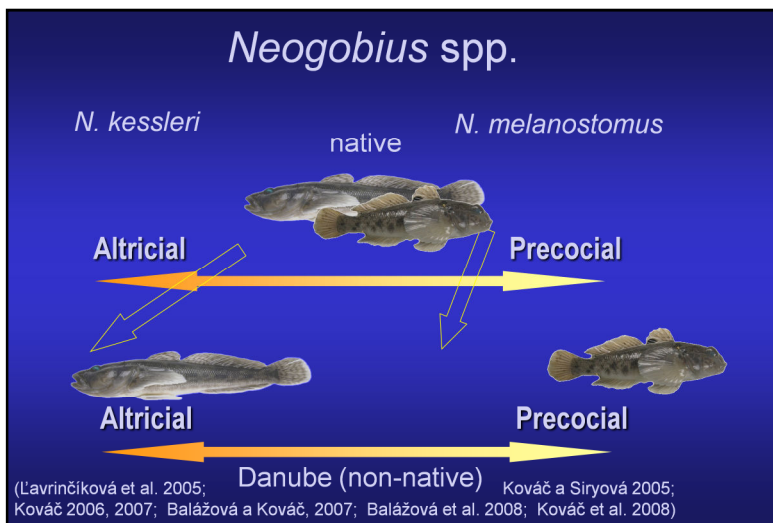
Biological invasions have recently accelerated to such extent that this phenomenon has become a global problem (Ciruna *et al.*, 2004). The range of negative consequences of biological invasions encompass issues at the local, national and international levels, including species extinctions (especially of endemic species), serious economical losses and threats to human health.

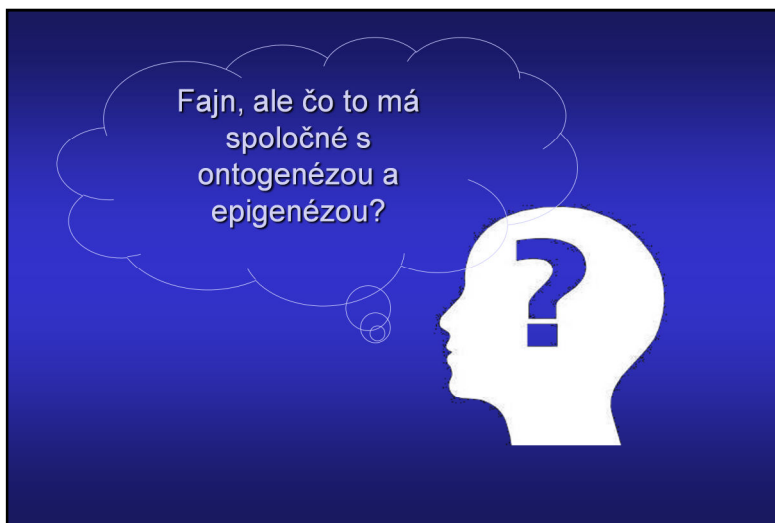
## Bioinvázie: laboratóriá *in situ*



Nevertheless, biological invasions also offer the potential for positive use, in particular the expansion of our knowledge of biological processes. There have been countless studies devoted to biological invasions, focusing on many aspects of the problem. Fishes are no exception. Indeed, fishes represent a particularly suitable model for biologists at every level of biological organisation, from molecules and genes to individuals and populations through to complex ecosystems. If taken from the right point of view, biological invasions also represent sophisticated, *in-situ* laboratories for studies at all levels in this biological hierarchy.







## Alternatívne ontogenézy a plasticita fenotypov

Vďaka rozvinutej schopnosti generovať alternatívne ontogenézy a stratégie životných cyklov je scenár úspešných inváderov rovnaký



## Alternatívne ontogenézy a plasticita fenotypov

Pokiaľ sú podmienky stabilné (ako v prípade natívneho areálu inváderov), ontogenézy produkujú špecializované formy, ak sú však, podmienky nepredvídateľné (ako v prípade neznámeho prostredia v invadovaných oblastiach), nastáva posun smerom ku generalizovaným alternatívam.



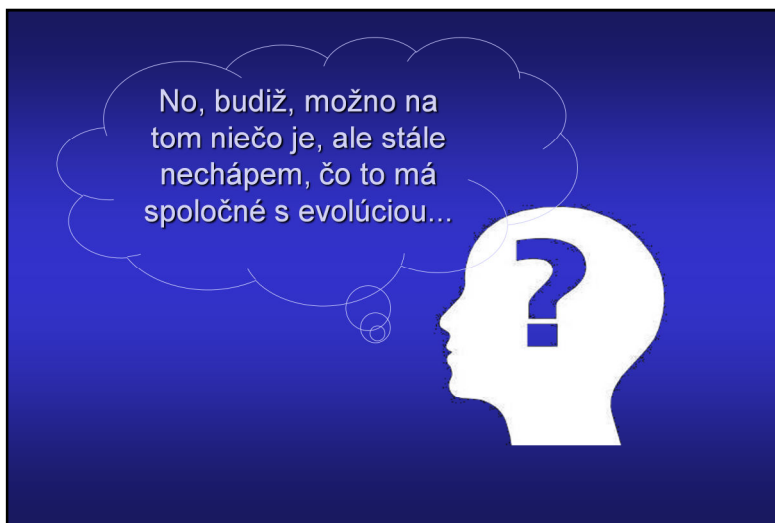


Closer examination of data on their age and growth revealed that growth rates of the earliest year class were faster than those of subsequent year classes (Fig. 2), which arrived just after the population density exploded (Jurajda *et al.*, 2005). Growth in fish normally declines in later years of life, and the continued rapid growth of 4+, relative to slower-growing, younger fish of subsequent year classes, gives the overall impression (Fig. 1) of accelerated late growth, when in fact the age 3-to-4 growth increment of this early year class is slightly slower than that of the age 2-to-3 increment (Fig. 2).



Closer examination of data on their age and growth revealed that growth rates of the earliest year class were faster than those of subsequent year classes (Fig. 2), which arrived just after the population density exploded (Jurajda *et al.*, 2005). Growth in fish normally declines in later years of life, and the continued rapid growth of 4+, relative to slower-growing, younger fish of subsequent year classes, gives the overall impression (Fig. 1) of accelerated late growth, when in fact the age 3-to-4 growth increment of this early year class is slightly slower than that of the age 2-to-3 increment (Fig. 2).

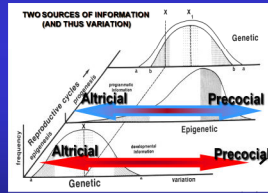






# Ontogenéza a epigenéza:

Teória alternatívnych ontogenez...



...a evolúcie

(Geist, 1978; Balon, 2004)

Ontogenéza:  
modulárny a hierarchický proces  
sekvencia stabilizovaných stavov  
individuálneho fenotypu

Individuálne fenotypy mnohobunkovcov  
predstavujú iba dočasnú  
existenciu živých foriem, pretože sú smrteľné...

...ak je dočasná existencia individuálneho fenotypu výsledkom  
ontogenézy, potom sa na dlhodobú existenciu druhu možno  
pozerať ako na sekvenciu individuálnych ontogenéz.

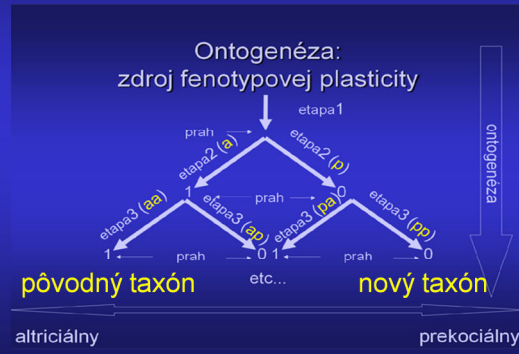
Ontogenéza:  
modulárny a hierarchický proces  
sekvencia stabilizovaných stavov  
individuálneho fenotypu

Evolúcia:  
modulárny a hierarchický proces  
sekvencia individuálnych ontogenéz

Evolúcia:  
modulárny a hierarchický proces  
sekvencia individuálnych ontogénéz

„V časovej škále generácií môžu rozdielne ontogenetické  
trajektórie  
(od generalizovaných po špecializované)  
za vhodných podmienok (alebo v izolácii)  
vyústiť do vytvorenia nového taxónu“  
(Balon, 2004).

# Teória alternatívnych ontogenéz a evolúcie

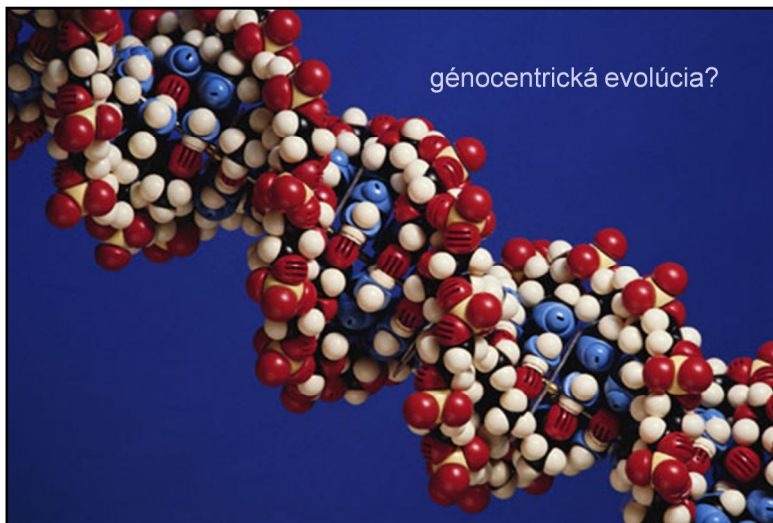


(Balon, 1990, 2004)



Z uvedeného vyplýva najsedujúci významný dôsledok: „akúkoľvek, aj zdanlivo zámernú, účelovú metamorfózu orgánu či akýkoľvek fylogenetický trend možno teraz pochopiť v rámci pôsobenia **spätnoväzobných slučiek vytvorených v samotnom organizme**; čo znamená, že environmentálne podmienky **nemôžu priamo priviesť informácie do genómu** (Riedl 1988, p. 24).

Inými slovami, potvrdzuje sa, že **Lamarckova koncepcia evolúcie** postavená na myšlienke **dedičnosti získaných vlastností** (spomeňme si na príklad žirafy natáhajúcej krk za čoraz vyššie položenými konármi s mladými výhokami), **je mylná**, hoci jej nemožno uprieť racionálny základ. Idea vplyvu prostredia na evolúciu organizmov je správna, nesprávna je domnienka, že prostredie vplýva na evolúciu priamo (žirafa). V zmysle alprehostu vplýva prostredie na evolúciu organizmov nepriamo, prostredníctvom **epigenetických mechanizmov**.



Z toho všetkého vyplýva dôsledok, že „organizmy nie sú [iba] produktom epigeneticky spúšťaných predpripravených genetických programov. Pretože ontogenéza ako tvorivý proces je niečo viac, skutočne niečo iné ako diferenciálna expresia génov. Je to proces chaotický, nelineárny, čiže emergentne epigenetický. [...] Vývin nie je záležitosťou ‚gény plus niečo‘, ale skôr vecou semiautonómnej sebakonštitúcie organizmu z celej palety ontogenetických surovín.“ To je inými slovami povedané, čo už vieme: diametrálne odlišný pohľad génocentrického neodarvinizmu a epigenetickej evo-devo biológie na organizmy (pasívne tvory v rukách náhodných mutácií a prírodného výberu vs. flexibilné funkčné systémy).





Oba zdroje premenlivosti sú limitované a navzájom sa dopĺňajú.

Genetická premenlivosť má sklon udržiavať stabilnejší súbor informácií, čo je dôležité pre zachovanie schopnosti autoreprodukcie.

konzervatívny zdroj premenlivosti

(jeho vyčerpanie znamená koniec)

Samozrejme, oba zdroje variability majú svoje hranice a navzájom sa dopĺňajú.

Genetický zdroj premenlivosti má sklony udržiavať stabilnejší súbor informácií, čo je esenciálne dôležité pre zachovanie vernosti vlastnej reprodukcie. Ak sa **programová informácia** (genetická variabilita) vyčerpá, flexibilita nevyhnutná na prežitie organizmu v neprestajne sa meniacich podmienkach prostredia (nie nevyhnutne klimatické zmeny, ale predovšetkým koevolúcia) sa znižuje za prípustnú hranicu a **vyhynutie druhu** je neodvratné. Genetický zdroj informácie je konzervatívny (t.j. „bráni sa zmenám“).

Epigenetická premenlivosť  
pohotovo reaguje na podnety  
prostredia, a to prostredníctvom  
binárneho princípu.

```

      /  \
     /    \
    /      \
   /        \
  /          \
 /            \
/              \
ano            nie
 /  \         /  \
/    \       /    \
/      \     /      \
/        \   /        \
/          \ /          \
ano         nie ano       nie

```

sekvencia organizácie

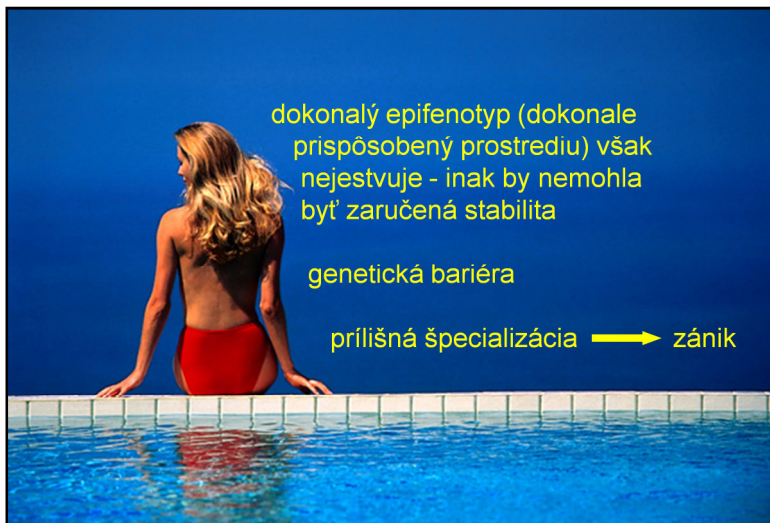
ak prekročí hranice, spôsobí  
zlyhanie ontogenézy

liberálny zdroj premenlivosti

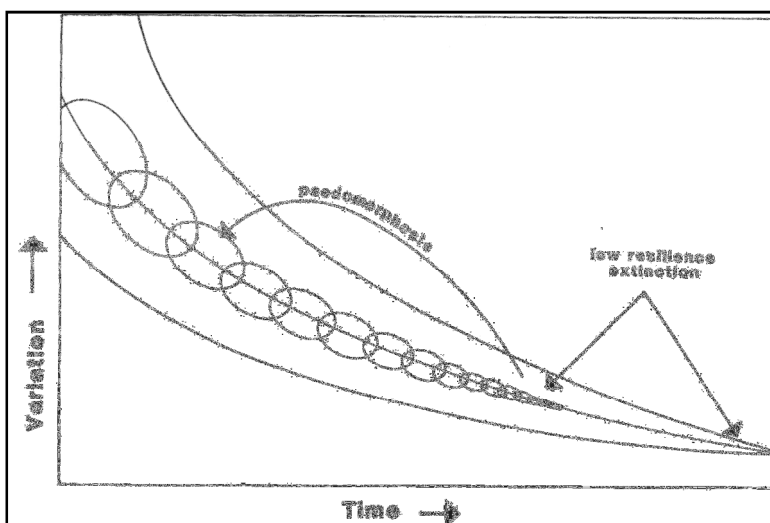


Epigenetická variabilita predstavuje **liberálny** zdroj informácie. Reaguje pružne, a to prostredníctvom **binárneho** princípu (**dichotómia**), pričom odráža komplexnú a dynamickú povahu vnútrobunkových interakcií. Epigenetický zdroj premenlivosti má niekedy sklony „neposlúchnuť“ programovú informáciu (genetický zdroj), prekonáva reštrikcie genómu a rozširuje rozsah variability požadovaným smerom.

Pochopiteľne, aj epigenetická premenlivosť je limitovaná. Ak prekročí stanovené hranice, najčastejšie to znamená, že epigenetické procesy nevedú nikam a výsledkom je zlyhanie celej ontogenézy (Lovtrup 1974, p. 425). V tomto zmysle je metafora o „neposlušnosti“ zámerne prehnaná, s cieľom zvýrazniť schopnosť epigenetických procesov vytvárať alternatívu k **presným kópiám** podľa želania „**replikátora**“ (Dawkins 1976, 1982).



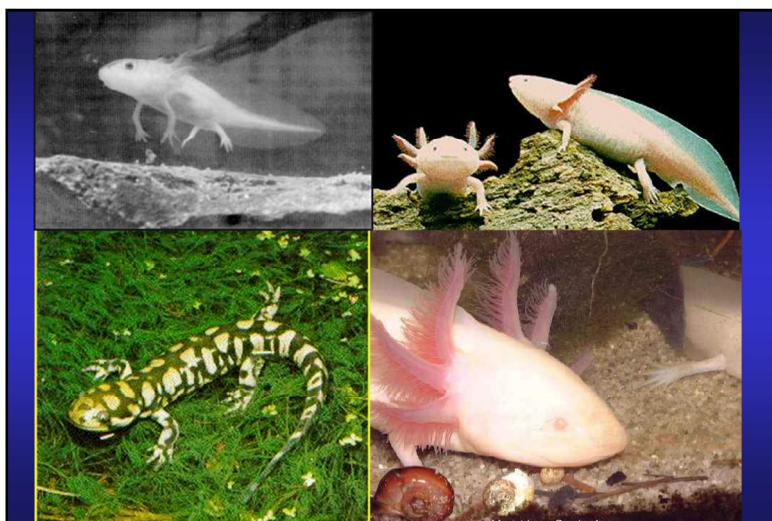
Epifenotyp, ktorý by bol **dokonale prispôsobený svojmu prostrediu** však nikdy nevznikne (Darlington 1977, Holm 1985). Keby to tak nebolo, **dlhodobá existencia života by bola ohrozená**. V dôsledku konzervatívneho zdroja genetickej premenlivosti (zmeny spôsobené náhodnými alebo indukovanými mutáciami) sú excesy liberálnej epigenetickej premenlivosti obmedzované, čo súčasne znamená aj obmedzovanie optimalizácie. Konzervatívny genetický zdroj premenlivosti tiež pôsobí proti tendencii špecializácie organizmov, čo je inak inherentnou súčasťou epigenetických procesov. Treba si pritom uvedomiť, že **prílišná špecializácia je v rozpore s prežívaním**. Bariéra, ktorá bráni „lamarckovskému“ typu dedičnosti (t.j. dedičnosti získaných vlastností), chráni sústavu génov pred priveľmi rýchlou zmenou, ktorú by mohli vyvolať „rozmarne“ požiadavky prostredia (Bateson 1979, p. 22).



**Obr:** Príklad stabilizovanej trajektórie genetickej and epigenetickej premenlivosti v dlhodobom slede generácií (reprodukčných cyklov). Neprestajné znižovanie premenlivosti (pri každom prenose na ďalšiu generáciu sa premenlivosť aspoň nepatrne znižuje, pretože organizmy sa musia nevyhnutne špecializovať a vývoj sa nedá vrátiť späť; pozri predchádzajúce texty a obrázky) smeruje k **špecializácii**, ktorá je však nevyhnutne spojená so zníženou schopnosťou pružne reagovať na zmeny. To musí pochopiteľne časom nevyhnutne viesť k takej úrovni špecializácie, ktorá už ohrozuje samotnú existenciu druhu (spomeňme si na „slepé uličky“ Juliana Huxleyho). Proces sa môže zvrátiť prostredníctvom **pedomorfózy** (juvenilizácie), čiže epigenetického návratu do menej špecializovanej ontogenézy.

The existence of an organism as a sequence of dynamic states can be maintained only by a steady creation of variations. A decline of variation in an ageing system will spell the death rattle and approaching extinction (Lovtrup 1986). **Paedomorphosis can, in part, delay extinction by eliminating the most specialized part of the epiphenotype.**

Elsewhere (Balon 1983, 1985) I have proposed that the endless re-establishment of variation through reproductive 'cycles' in order to maintain saltatory dynamic states should be called the Chen Principle. At that time I based the name on Chinese 'chen' which Bloodworth (1967, p. 188) associated with the meaning 'to stand still' but also 'to gallop at full speed'. In the spirit of the two primordial forces **yin** and **yang** I would now add some more meaning from the Book of Changes. Chen, called the Arousing, which also means the creative force symbolized by thunder (Wilhelm 1967, p. 284), is one of the primary trigrams, or a nuclear trigram. Because of the Chen Principle, by which life is organized and perpetuated, **organisms cannot be immortal and must spiral endlessly until extinction or change.**



Príklad pedomorfózy - juvenilizácie

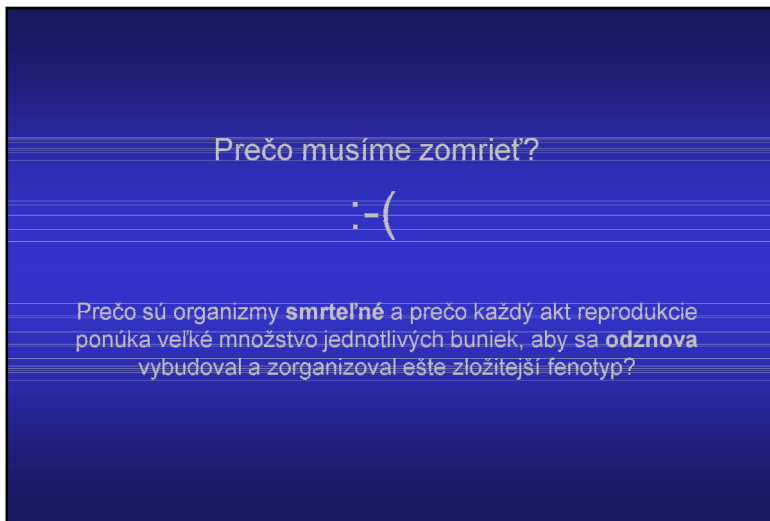
neoténia niektorých mlokotvarých obojživelníkov

vľavo hore larva axolotla škvrnitého (*Ambystoma tigrinum*)

vľavo dole dospelý jedinec axolotla škvrnitého

vpravo dospelé jedince axolotla mexického (*Ambystoma mexicanum*)

Dospelé axolotly mexické majú zjavný **larválny znak** - prítomnosť dočasného orgánu, t.j. kríčkovitých vonkajších žiaber (ostatné dospelé mlokotvaré dýchajú pľúcami). Čo sa teda stalo? Nič zvláštne. Jedince na vývinovej úrovni lariev nepokračovali vo vývine svojho fenotypu k pôvodnému definitívnemu adultnému fenotypu, ako ich predchodcovia (aký má napr. axolotl škvrnitý), ale **predčasne** (oproti svojim predchodcom) nadobudli **pohlavnú dospelosť**... To je v skratke **juvenilizácia (pedomorfóza)**, ktorá je mimochodom prejavom **heterochronie**, ale o tej bude reč neskôr. Vďaka nej získali nové schopnosti, začali využívať iné (vodné) prostredie a vyhli sa vyhynutiu v dôsledku nadmernej špecializácie.

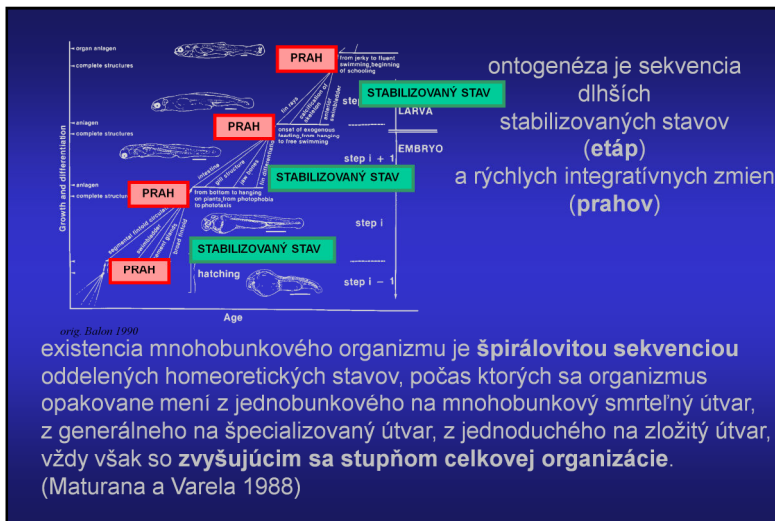


**Fungovanie epigenetických mechanizmov dáva odpoveď aj na azda najzákladnejšiu otázku nášho bytia:**

Prečo sú organizmy **smrteľné** a prečo každý akt reprodukcie ponúka veľké množstvo jednotlivých buniek, aby sa **odznova** vybudoval a zorganizoval ešte zložitejší fenotyp?

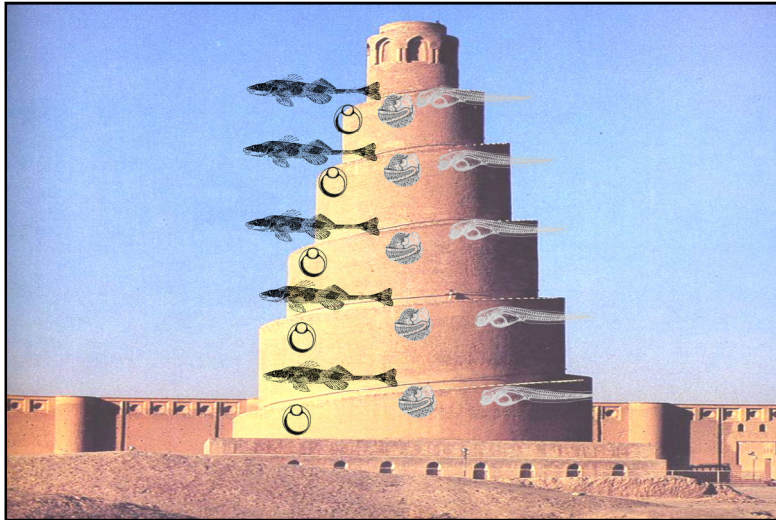
„From activation to death, **again and again**, an **epiphenotype is created and allowed to perish**. Can so much ado be about nothing?“

Balon (1990)



ontogenéza je sekvencia dlhších stabilizovaných stavov (**etáp**) a rýchlych integratívnych zmien (**prahov**)  
(Balon 1990)





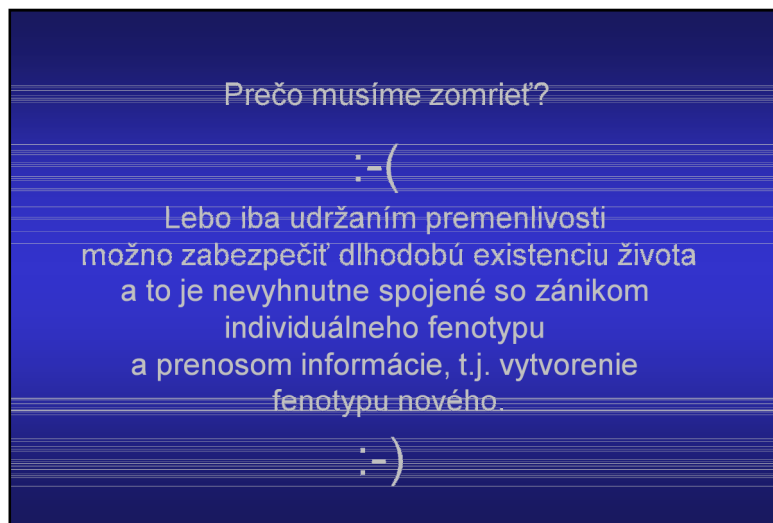
...existencia mnohobunkového organizmu je **špirálovitou sekvenciou** oddelených homeoretických stavov, počas ktorých sa organizmus opakovane mení z jednobunkového na mnohobunkový smrteľný útvar, z generálneho na špecializovaný útvar, z jednoduchého na zložitý útvar, vždy však so **zvyšujúcim sa stupňom celkovej organizácie**.

(Maturana a Varela 1988)

...”System, ktorý má vykonávať prácu, musí postaviť štruktúru na vykonávanie práce, v dôsledku čoho sa vytvára cyklus, resp. závitnica (pretože se nevracia na to isté miesto), a tak sa systém sám štruktúruje.”

Stuart Kauffman

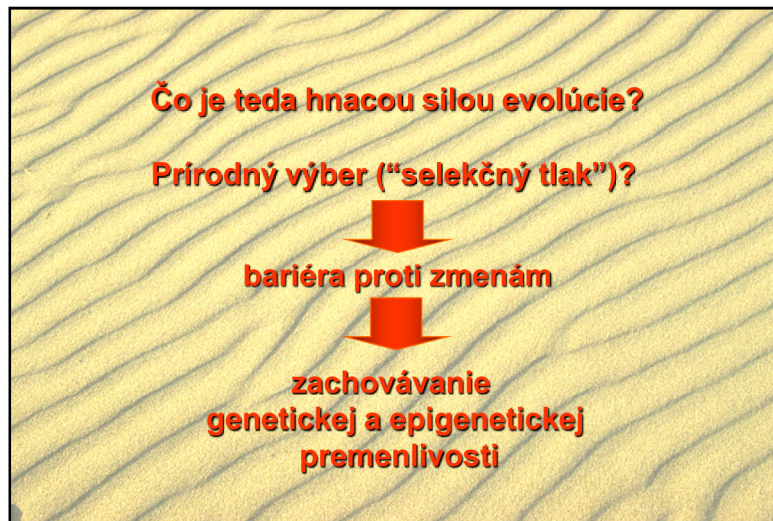




Organizmy nemôžu byť nesmrteľné z jedného dôvodu, ako uviedol Jantsch (1980, p. 41): „Pre dynamickú existenciu štruktúr v stave ďaleko od rovnováhy (také sú živé všetky systémy) je charakteristická nielen nepretržitá oscilácia (spomeňme si na oscilačnú reakciu Belousov-Žabotinskij) a sebaobnova, ale aj nemožnosť dosiahnuť absolútnu stabilitu.“ **Udržiavanie premenlivosti** je preto nevyhnutnou podmienkou pre **bifurkáciu** vývinových udalostí, aby sa mohol v prostredí, kde sa všetko stále a **súbežne** vyvíja, zakaždým vytvoriť nový súbor epifenotypov. Tento potenciál premenlivosti sa môže premietnuť do nových sekvencií, zavádzaných pri rozličných prahoch, čo zvyšuje flexibilitu systému a poskytuje mu nový súbor binárnych odpovedí vždy, keď je to potrebné.

'By extrapolation, the homeostatic mechanisms must have reserve capacity to deal with fluctuations in essential variables rather than to be in all-out activity all the time, which might preserve the desired equilibrium of the whole, but would leave it vulnerable to further change' (Reid 1985, p. 305). '... **what evolution seems to maximize is not efficiency or productivity, but flexibility to persist**' writes Jantsch (1976, p. 4) and later concludes:

'A "healthy" system at the same time effectively resists and copes with qualitative change; its flexibility in dealing with the unexpected makes life possible on both sides of the boundary, separating two stable regimes'



The real question would seem to be: how can we compare, here and now, the effectiveness with which two populations will probably be able to cope with a future which is essentially not completely foreseeable?

C.H. Waddington (1968) in *The Basic Ideas of Biology*

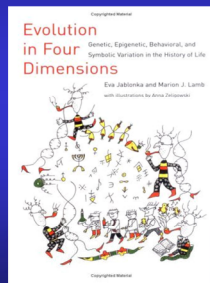
Budúcnosť sa nedá predvídať, ako si teda majú organizmy zabezpečiť svoju existenciu? Podľa Balonovho **alprehostu** jestvuje jediný účinný spôsob, ako byť pripravený na riešenie úloh, ktoré nás ešte len čakajú, a teda ani nevieme, aké budú: byť pripravený odpovedať „1“ aj „0“ súčasne. O tom je princíp **dichotómie** vo fungovaní živých systémov. Realizuje sa počas ontogenézy prostredníctvom epigenetických mechanizmov, a to pri prechode z jedného stabilizovaného stavu (vývinovej etapy - pozri hierarchický model ontogenézy rýb) do druhého.

Ešte inými slovami: **Jediným riešením zabezpečujúcim schopnosť reagovať na otázky kladené ekosystémom, v ktorom prebieha koevolúcia, je schopnosť vytvárať generalizované a špecializované formy súčasne.**

This dichotomy causes some confusion, especially if treated from the 'adaptationist' point of view (see Holm 1985). In the Popperian spirit I refuse to define either its ecological or evolutionary meaning and hope that the significance of generalistic and specialistic, and especially altricial and precocial, will emerge clearly from the context. 'Popper's scheme proposes that **organisms are fundamentally problem-solvers**, proceeding by testing new reactions, structures, functions, behaviours and ultimately hypotheses.

Here the individual organism is the spearhead of evolution, and the solution „of one problem through the success of a new approach brings it to the next problem“ (Reid 1985, p. 340). The idea of generic and perfect stationary states of Kauffman (1984) may be just another aspect of the same problem.

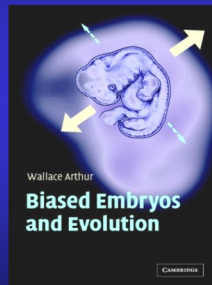
## Epigenetické dedičné systémy



- 1) pamäť génových aktivít  
(tzv. sebaudržiavacie slučky)
- 2) štruktúrálna dedičnosť  
(pamäť architektúry)
- 3) chromozómová pamäť  
(systémy chromatinových značiek)
- 4) **interferencia RNA**  
(tzv. **umlčovanie génov**)

(Jablonka & Lamb, 2005)

## Fenotypová plasticita a evolúcia



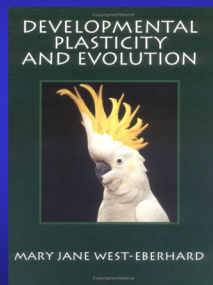
“Evoluční teoretici by nemali vyhadzovať fenotypovú plasticitu len tak von oknom iba preto, že nie je dedičná”...

...pretože „prejavy plasticity ako také sú dedičné...”

...a typická populácia sa v tomto smere vyznačuje variabilitou.”

(Arthur, 2004)

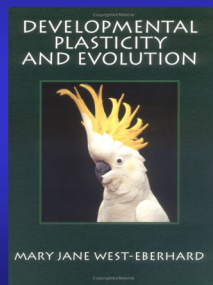
## Fenotypová plasticita a evolúcia



“Prejavy vývinovej plasticity často veľmi dobre korešponujú s hlavnými prejavmi evolučných zmien. Podporuje to názor, že lídrom evolučnej parády nie je genóm, ale flexibilný fenotyp –

(West-Eberhard, 2003)

## Fenotypová plasticita a evolúcia



“Prejavy vývinovej plasticity často veľmi dobre korešpondujú s hlavnými prejavmi evolučných zmien. Podporuje to názor, že lídrom evolučnej parády nie je genóm, ale flexibilný fenotyp – **a to je silný argument v prospech viacúrovňového prístupu pri našom úsilí pochopiť makroevolučné zmeny**”

(West-Eberhard, 2003)

O čom je vlastne celý spor?

Čo bolo skôr: vajce, alebo sliepka?



Detailnú analýzu doterajších poznatkov o epigenéze i ďalšie reflexie na túto tému ponúka kniha Jasona S. Roberta *Embryológia, epigenéza a evolúcia* (2004), ale teraz je asi čas, aby som prezradil, v čom je teda ten zásadný rozdiel medzi mainstreamovým neodarwinizmom a alternatívnym epigeneticizmom. Ak to s istou dávkou humoru zjednodušíme na samú podstatu, ide vlastne o spor, čo bolo skôr: vajce, alebo sliepka? Zásadný rozdiel je totiž v tom, akú rolu prisudzujeme v evolúcii organizmom. Neodarwinizmus pasívnu (náhodné mutácie a prírodný výber), epigeneticizmus aktívnu (reakcia živej hmoty „0“, alebo „1“ pri každom ontogenetickom kroku, a to na základe vyhodnotenia všetkých informácií).

Pravda, až také jednoduché to zasa nie je. Svet nie je čierno-biely, a tak ani spor medzi neodarwinizmom a neolamarckistickým epigeneticizmom nemožno vnímať takto čierno-bielo. V skutočnosti sú postoje evolučných biológov, a biológov či prírodovedcov vôbec, k niektorým podrobnostiam skôr nevyhranené, takže niekedy je ťažké rozlíšiť, aký „izmus“ daný bádateľ vlastne obhajuje. Priznám sa, že mne sa škatuľkovanie názorových prúdov evolučnej biológie do rôznych „izmov“ vôbec nepozdáva, hoci som sa mu nedokázal vyhnúť ani ja... Najdôležitejšie je však niečo iné: napriek búrlivým debatám a nezmieriteľným postojom k jednotlivým otázkam evolučnej biológie všetkých týchto ľudí predsa len niečo spája. Je to poznanie, že evolúcia živých bytostí na našej planéte je vedecky overiteľný fakt.

*Zdroj: Vladimír Kováč, 2007: Pánom života je čas. PT Albert Marenčin, Bratislava, s 127-144.*