



### “The Organism in Development” Robert C. Richardson, University of Cincinnati

Developmental biology has resurfaced in recent years, but often apparently without a clear central role for the organism. The organism is pulled in divergent directions: on the one hand, there is an important body of work that emphasizes the role of the gene in development, as executing and controlling embryological changes (cf. Gilbert 1991); on the other hand, there are more theoretical approaches under which the organism disappears as little more than an instance for testing biological theories (cf. Brandon 1997; Schank and Wimsatt 1976, and Kauffman 1993). I press for the ineliminability of the organism in developmental biology. The **disappearance of the organism is illusion. Heterochrony, or change of timing in development, assumes a central role in evolutionary developmental biology** (Gould 1977; McKinney and McNamara 1991), whether or not it deserves the role often accorded to it as the central developmental mechanism (cf. Raff 1996). Genetic studies of the basis of heterochrony in *C. elegans*, for example, display early appearance of adult structures, and deletion of early stages, both heterochronic changes. They nonetheless display the global basis of heterochronies (Ambros and Moss 1994), and leave a central role to the organism. More theoretical approaches treat heterochrony, or spatial patterning in development, as the consequence of more general and abstract processes of development (Kauffman 1993), or understand changes in timing in terms of general dependency relations (Schank and Wimsatt 1976). These more global, “emergentist,” approaches fit poorly with a broad range of cases in developmental biology. Classical transplantation experiments show a **degree of epigenetic (systemic and local) control for normal growth** (Bryant and Simpson 1984) which is not consistent either with more formal models or with developmental entrenchment. In studies of adult organisms (Maunz and German 1997), there are heterochronic patterns of growth which are displayed by particular organisms but which may not be general. **There are many sources of heterochrony, and it is important to determine which are prevalent in a given case.** Again, the **organism** turns out to be **central** in understanding the **evolution of development**.

## Čo je heterochrónia?

"...tým druhým procesom je heterochrónia...  
ak je zmena načasovania vývinových udalostí pre evolúciu  
dôležitá, potom sa musí vyskytovať veľmi často".

*(Gould, S.J., 1977: Ontogeny and Phylogeny)*

"...heterochrónia je jedným z hlavných, ale veľmi  
podceňovaných komponentov evolučnej teórie"

*(McNamara, K.J. 1995: Evolutionary change and heterochrony)*

"nie je vylúčené, že heterochrónia je vývinový fenomén,  
spôsobujúci všetky morfológické zmeny"

*(De Beer 1940, Gould 1977, McNamara 1988, Hall 1992, Reilly et al. 1996)*

## Čo je heterochrónia?

"morfológické zmeny vyplývajúce zo zmien v miere  
[rýchlosti] a načasovaní ancestrálnych vývinových znakov"  
(Shea 1998)

"narušenie relatívneho načasovania vývinových udalostí  
medzi ontogenézami predchodcov a potomkov"  
(Raft 1996)

"zmena v miere a načasovaní vývinu, ktorá môže v evolúcii  
spôsobovať novoty vynútené ancestrálnymi ontogenézami"  
(Zelditch a Fink 1996)

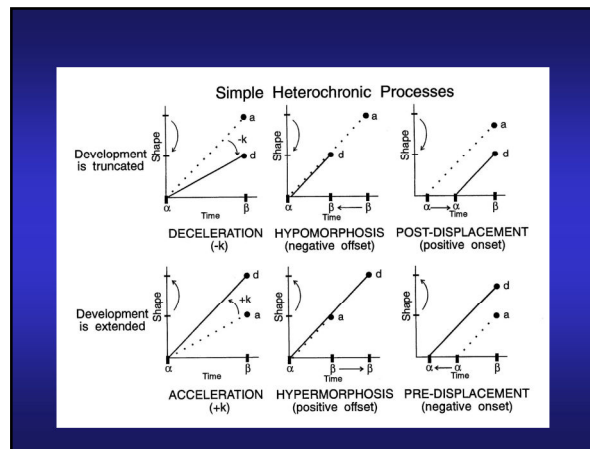
## Čo je heterochrónia?

Heterochrónia je o účinku zmien v načasovaní a miere vývinu určitých štruktúr a orgánov vo vzťahu k iným štruktúram a orgánom počas ontogenézy.

•začiatok  
•koniec (Alberch et al. 1979)  
•rýchlosť

pedomorfóza

peramorfóza

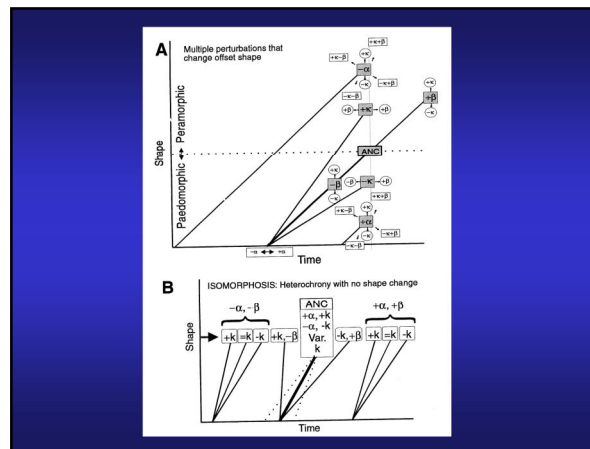


**Figure 1.** Six simple heterochronic processes identified by comparing ontogenetic trajectories of ancestral (a) versus descendant (d) ontogenies. Ontogenetic trajectories are defined by rate of shape development ( $k$ ) from age of onset of growth ( $a$ ) to the age when the offset shape is attained ( $p$ ). Arrows on the shape axis indicate patterns of truncated (top) or extended (bottom) development. The terms deceleration and hypomorphosis are formally proposed to replace the inappropriate terms neoteny and progenesis, respectively, used by Alberch *et al.* (1979). Although originally defined for comparing species (Alberch *et al.*, 1979) this scheme can be used to categorize both inter- and intraspecific heterochronic phenomena.

### Reilly *et al.* 1997: THE SIX SIMPLE DEVELOPMENTAL PERTURBATIONS

Alberch *et al.* (1979) and Fink (1982, 1988) discuss three developmental parameters: rate ( $k$ ), onset time ( $a$ ) and offset time ( $p$ ). Perturbations of these parameters can produce a change in ontogenetic timing relative to the ancestral condition (Fig. 1). Our model is operationally similar to the Alberch *et al.* Model. However, we present a revised set of terms that make clear certain conceptual points not considered by previous authors. For the present discussion, ontogenetic trajectories are drawn simply as straight lines connecting the onset and offset times of development of the trait of interest. In reality ontogenetic trajectories are rarely linear (Godfrey & Sutherland, 1995).

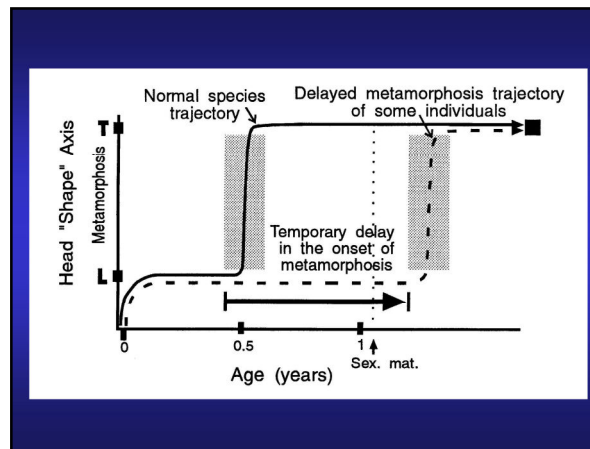
Positive or negative shifts in developmental rate, offset time, or onset time, comprise the six, simple developmental shifts that are possible (Fig. 1). These simple perturbations result in two possible patterns of heterochrony: the ontogeny of some trait in the descendant species can be truncated relative to the ancestral species (paedomorphosis, Fig. 1: y-axis down arrows), or extended relative to the ancestral species (peramorphosis, Fig. 1: y-axis up arrows). The interspecific pattern is deduced by comparing the ontogeny of the descendent species traits to the ontogeny of the ancestral species traits and determining the direction in which the shift occurs. Peramorphosis is produced by an increase in rate (acceleration), a later offset time (hypermorphosis), or an earlier onset time (pre-displacement). Conversely, paedomorphosis is produced by a slower rate (deceleration, new term), an earlier offset time (hypomorphosis, a term coined by Shea, 1983), or a later onset time (post-displacement).



**Figure 2.** Complex patterns of heterochrony. (A) Paedomorphosis and peramorphosis can result from multiple perturbations of the three developmental parameters, rate, onset and offset. Each of the simple perturbation trajectories (shaded boxes) can be shifted by one, the other, or both of the other two parameters (circles and rectangles). (B) Heterochrony can also occur without affecting the offset shape, which we term isomorphosis for interspecific comparisons. This occurs in a large number of cases (open boxes and light trajectory lines) involving combinations of two or more simple perturbations from the ancestral ontogeny (centre box and heavy trajectory). Shape of the ancestor and descendant is the same but the descendant arrived at the same shape via heterochronically different trajectory. Because there is no truncation or extension of shape in the descendant this cannot be termed paedomorphosis or peramorphosis.

Paedomorphosis and peramorphosis can result from multiple perturbations as well, and more often than not heterochrony may involve more than one simple perturbation (Klingenberg & Spence, 1993). Figure 2A illustrates some of this complexity. Note that by mapping ancestor/descendant trajectories in terms of onset time, offset time, and rate, multiple perturbations can be distinguished from simple perturbations as long as the offset shape of the trait of interest has been defined explicitly.

Heterochrony can also occur without affecting the offset shape in a large number of cases involving combinations of two or three of the simple perturbations (Fig. 2B). Shape of the trait in the ancestor and descendant is the same but the descendant arrived at the same shape via a different ontogenetic trajectory. Because there is no truncation or extension of shape in the descendant, this is not paedomorphosis or peramorphosis. We propose the term isomorphosis for cases in which heterochrony does not affect the offset shape. As noted above, we have modified the Alberch *et al.* (1979) terminology by using *deceleration* to describe the case of a shift to a slower rate (replacing their 'neoteny'), and *hypomorphosis* to describe the case of an early offset (replacing their 'progenesis'). For reasons discussed below, we prefer to retain neoteny and progenesis in their more traditional meanings and thus deceleration and hypo-morphosis, respectively, are not synonyms for these terms but new terms to supersede them.



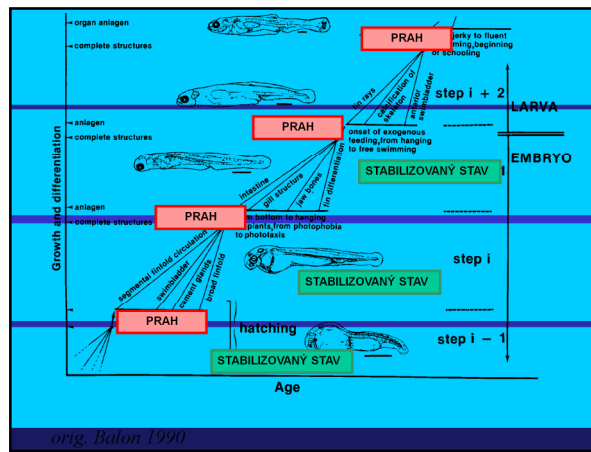
**Figure 5.** Intraspecific heterochrony in the Mole Salamander. Some individuals of *Ambystoma talpoideum* (dashed line) exhibit temporal plasticity (delay) in the onset of metamorphosis (large arrow) relative to the normal species trajectory of metamorphosis in the first year of life (solid line). Metamorphosis is delayed for one or more years but virtually all individuals eventually proceed through normal transformation to the terminal shape for this species (T on y-axis). Note that because there is no phyletic shape change the variant individuals cannot be termed paedomorphs.

In general, evolution is studied at two levels. On a phylogenetic (interspecific) level, variation among species is used to infer evolutionary relationships, as well as to study the effects that history, the environment, developmental constraints, and other factors have had on the evolution of interspecific variation. On a tokogenetic (intraspecific) level, variation is studied in an attempt to reveal the mechanisms by which intraspecific variation arises, as well as how such variation is influenced by various population-level phenomena. **At the phylogenetic level, the focus is on differences between species. At the tokogenetic level, the focus is on differences among individuals within species.** For reasons outlined below, it is important that the distinction between these two levels of analysis be maintained, especially in the context of heterochrony.

As used today, heterochrony almost universally refers to *phylogenetic* differences in the timing of development (Gould, 1977, 1992; Hall, 1984; Wake & Roth, 1989;

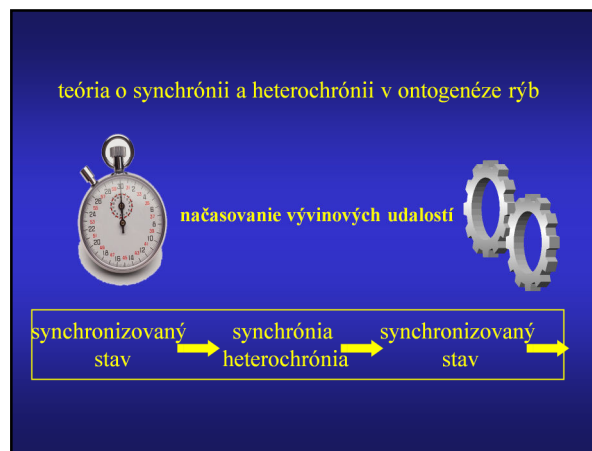
McNamara, 1986). The explicit phylogenetic nature of 'heterochrony' is clearly stated in the Alberch *et al.*, (1979) Model (Introduction, line 14), and has frequently been emphasized (Fink 1982, 1988, Wake & Roth, 1989; Gould, 1977, 1992; Hall, 1984). Thus, heterochronic analyses are generally used to understand how past phenomena have produced the ontogenetic differences observed among species. **However, heterochrony also occurs at the intraspecific level.** For example, it is well known that phenotypic variation in the timing of metamorphosis in salamanders is an important adaptive response to environmental perturbations (Istock 1967;

Wilbur, 1980).



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





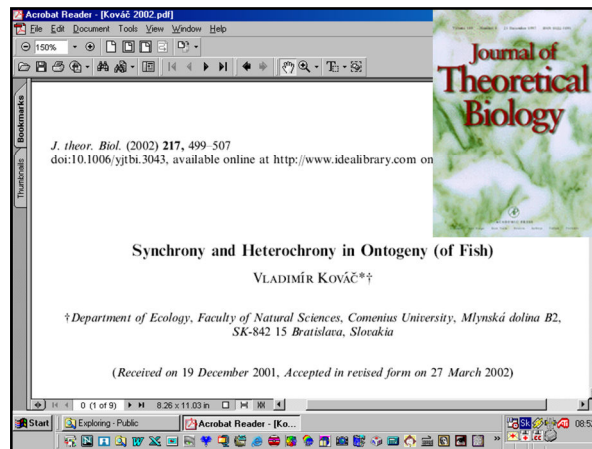
Heterochrony plays an important, if not, central role in producing the morphological plasticity and variation observed among individuals within populations (Hall, 1992; Reilly, 1994). Thus, heterochrony can be thought of in terms of differences among species, *or* differences among individuals within species (whether ecophenotypic or heritable).

### **Teória o synchronii a heterochronii v ontogenéze rýb**

Teóriu o skokovitom charaktere ontogenézy považujem za veľmi účinný a užitočný nástroj, ktorý nám umožňuje nielen prehľadne, systematicky a nedvojznačne opisovať vývin skúmaných druhov rýb, ale aj porovnávať medzidruhové rozdiely (napr. Kováč 1994), uvažovať o ekologických súvislostiach ontogenézy (napr. Kováč 1995, Copp a Kováč 1996, Kováč a Copp 1996, Kováč et al. 1999) či zamýšľať sa nad evolučnými trajektóriami jednotlivých taxónov (napr. Kováč 1994). Napriek tomu, že sa s mnohými jej myšlienkami plne stotožňujem, cítim potrebu vyjadriť sa k niektorým jej aspektom.

V nasledujúcich riadkoch sa preto pokúsím ponúknuť doplnkovú interpretáciu “skokovitých” procesov v ontogenéze rýb, ktorá vznikla modifikáciou teórie o skokovitom charaktere ontogenézy.

(neupravené texty z habilitačnej práce Kováč 2000)

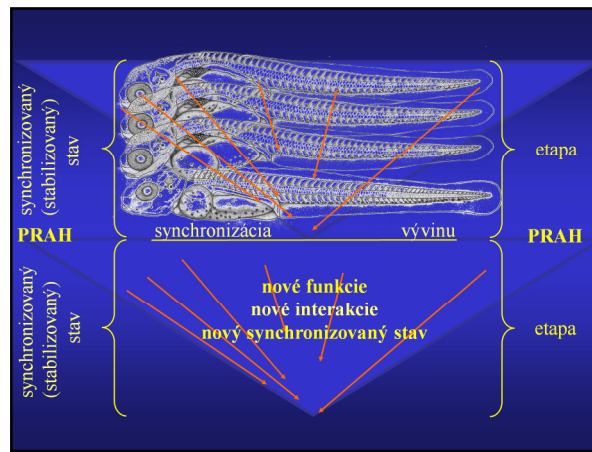


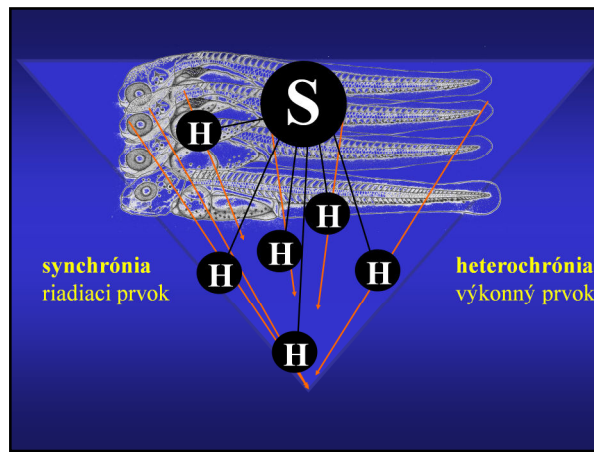


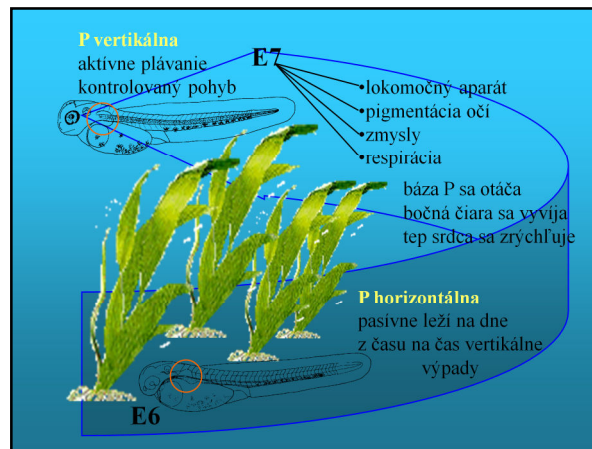
...modifikácia teórie o skokovitom charaktere ontogenézy, ktorú si tu dovoľujem navrhnúť, spočíva v zdôraznení a vyzdvihnutí skutočnosti, že pre ontogenézu, ktorá sa ako každý proces odohráva v čase, je jedným z najrozhodujúcejších faktorov načasovanie jednotlivých vývinových udalostí. Na skutočnosť, že štruktúry, ktoré spolu tvoria systém (orgán), zladujú mieru vývinu tak, aby sa skompletizovali v rovnakom čase, a inicializovali tak vznik novej vitálnej funkcie upozorňuje síce aj Balon (1990; obr. 26), dôraz však kladie skôr na to, že ontogenéza je “sekvencia dlhších stabilizovaných stavov (etáp) a rýchlych zmien v ‘integratívnych akciách’ (prahov)“, pričom myšlienka o časovom zosúladení zostáva v teórii o skokovitom charaktere ontogenézy v pozadí.

Zladovanie miery vývinu jednotlivých štruktúr sa síce môže odohrávať aj počas stabilizovaného stavu organizmu, to znamená počas dlhšieho trvajúceho vývinového intervalu (etapy), v určitých časových úsekoch však jednotlivé vyvíjajúce sa štruktúry nemôžu byť celkom zladené, lebo sa nachádzajú na rozličnom stupni vývinu, takže nemôžu ešte spolu tvoriť funkčný systém. Inými slovami, synchronizovaný stav štruktúr tvoriacich organizmus, ktoré sa ešte len vyvíjajú, nemôže jestvovať počas celého trvania ontogenézy, v určitých intervaloch vývinu sa však musí vytvoriť, inak by **funkčnosť celého živého systému bola ohrozená**. K zosynchronizovaniu ale dochádza vždy iba v čase prechodu do nového stabilizovaného – čiže synchronizovaného – stavu, ktorý zaručuje organizmu nové funkcie či nové schopnosti zvyšujúce jeho vyhliadky na prežitie. Pokiaľ ide o funkcie, ktoré organizmus potrebuje po celý ďalší zvyšok života, raz nadobudnutý synchronizovaný stav týchto funkcií sa stabilizuje a v ďalšom priebehu ontogenézy sa už nemení.

(neupravené texty z habilitačnej práce Kováč 2000)







Mechanizmy synchronie a heterochronie sa, pochopiteľne, experimentálne dokazujú dosť ťažko, pretože nie je také jednoduché odmerať rýchlosť vývinu jednotlivých štruktúr či celku (Hall a Miyake 1995). Nerobím si preto ilúzie a predpokladám, že časť skeptikov sa bude na všetky teórie rozlišujúce vývinové etapy a prahy aj naďalej pozerat' s nedôverou. Rád by som však uviedol príklad, ako synchroniu a heterochroniu v ontogenéze rýb "odhalit". Pri štúdiu raného vývinu všetkých troch druhov dunajských hrebačiek (Kováč 1992, 1993a, 1993b) som narazil na rovnaký fenomén, ktorý mi pomohol celkom jasne identifikovať prechod medzi E6 a E7. Vývin orgánov v E6, počas ktorej sa embryá všetkých troch druhov liahli, smeroval k adaptáciám podmieňujúcim schopnosť kontrolovaného pohybu embryí. Vyliahnuté embryá už mali sformovaný plutvový lem a základy prsných plutiev s horizontálnou bázou. V priebehu etapy sa spočiatku nepohyblivé prsné plutvy zväčšovali a postupne menili svoje postavenie na šikmé a napokon vertikálne. Po dosiahnutí vertikálnej polohy sa stali pohyblivými, čo sa prejavilo nápadnou zmenou schopností a správania embryí. Pokiaľ boli bázy prsných plutiev v horizontálnej alebo šikmej polohe, embryá drvivú väčšinu času ležali pasívne na boku a len veľmi zriedka podnikali krátke vertikálne výpady. Súčasne s prvými pohybmi už vertikálnych prsných plutiev zmenili dovedy na boku ležiace embryá svoju polohu na polohu bruchom dole. Zároveň začali aktívne plávať, pričom boli schopné plávať už aj v horizontálnej rovine a tiež meniť smer. Ich zvýšená miera aktivity musela byť, pochopiteľne, podmienená aj rozvojom zmyslov a dýchania. Zo zmyslov sa intenzívne vyvíjal zrak, a podľa experimentálnych pozorovaní sa v tomto období intenzívne vyvíja aj bočná čiara (Smirnov 1969, Disler a Smirnov 1977). S rozvojom bočnej čiary pritom súvisela aj ďalšia zmena v správaní embryí. Zatiaľ čo na začiatku E6 pasívne ležiace embryá reagovali výlučne na podráždenie priamym dotyk, na začiatku E7 už bystro reagovali aj na poklep na sklo akvária. V priebehu E6 sa zvyšovala aj miera pigmentácie očí. Dýchanie sa na začiatku E7 stalo účinnejším v dôsledku prítomnosti erytrocytov obsahujúcich farbivo a zvýšenia frekvencie tepu srdca. Začala fungovať pečeň.

Pokračovanie na nasledujúcej strane...



Pokračovanie zo s. 14

Vývin všetkých týchto štruktúr, orgánov či orgánových sústav prebiehal počas etapy bez toho, aby bol zosynchronizovaný. Aby však embryá úspešne začali plávať, a nadobudli tak nové schopnosti, musela na ich vývin pôsobiť synchronia, ktorá prostredníctvom heterochronie (spomalenia či zrýchlenia vývinu vyššie uvedených štruktúr, orgánov a orgánových sústav) v krátkom časovom intervale zosúladiť vývin celého organizmu tak, aby sa z jedného synchronizovaného stavu charakterizovaného pasívnym ležaním na dne (E6) dostal do ďalšieho synchronizovaného stavu charakterizovaného aktívnym plávaním (E7), a po celý čas si pritom zachoval funkčnosť.

Mechanizmy synchronie a heterochronie, samozrejme, pôsobili vo vývine hrebenačiek aj pred týmto prahom aj po ňom. Hovieť si v “pohodlí” synchronizovaného stavu E6 a ležať viac-menej pasívne na dne umožňovali embryám endogénne zásoby živín, ktoré dostali do vienka od svojich rodičov v podobe žltka a tukovej kvapky. Schopnosť efektívne ich čerpať nadobudli embryá vďaka pôsobeniu synchronie a heterochronie v predchádzajúcich etapách a prahoch. Živiny a energia sa v priebehu E6 postupne spotrebúvali, a to aj na vyššie opísané vývinové procesy. Dosiahnutie určitej miery vyčerpania však už neumožňovalo embryám zostať dlhšie v bezpečí synchronizovaného stavu E6 a nútilo ich pripraviť sa na prechod do nového synchronizovaného stavu (E7), pretože iba nový synchronizovaný stav zahŕňajúci nové funkcie a nové schopnosti im umožňoval ďalšie prežitie. Veď úplné vyčerpanie živín už bolo nadohľad a iba aktívne a kontrolované plávanie umožňovalo embryám pripravovať sa v synchronizovanom stave na nadobudnutie ďalších funkcií a schopností nevyhnutných na prežitie – na schopnosť využívať exogénne zdroje výživy (napr. Hunt von Herbing a Boutilier 1996).



Pokračovanie zo s. 15

Zlyhanie mechanizmov synchronie a heterochronie má pritom pre vyvíjajúce sa jedince fatálne následky (a nemám na mysli iba teratologické dôsledky). Neschopnosť zosúladiť vývin jednotlivých štruktúr tak, aby v správnom čase vznikli nové funkcie a schopnosti, zabráni totiž vyvíjajúcim sa jedincom prejsť do nového synchronizovaného stavu a to napokon vedie k predčasnému ukončeniu ontogenézy čiže k smrti jedinca. Ak sa napríklad nenačasuje správne vývin niektorej zo štruktúr či orgánových sústav potrebných na prechod z E6 do E7, embryá hrebenačiek nikdy nenadobudnú schopnosť plávať vo vodnom stĺpci a následne ani schopnosť uloviť korisť. V dôsledku toho po vyčerpaní endogénnych zdrojov výživy zahynú. Podobná situácia nastáva aj v opačnom prípade – keď sa jedince predčasne pokúšajú o využívanie niektorých funkcií, na ktoré ešte nie sú pripravené. Predčasné pokusy jedincov *Seriola quinqueradiata* o prechod na piscivornú výživu, ktorá je zjavne efektívnejšia ako výživa planktónom, viedli k ich zaduseniu a smrti (Sakakura a Tsukamoto 1999). Aj v tomto prípade ide o zlyhanie mechanizmov synchronie a heterochronie, resp. o zlyhanie správneho načasovania a zosúladenia morfológických, fyziologických a behaviorálnych funkcií uhynutých jedincov.

(neupravené texty z habilitačnej práce Kováč 2000)



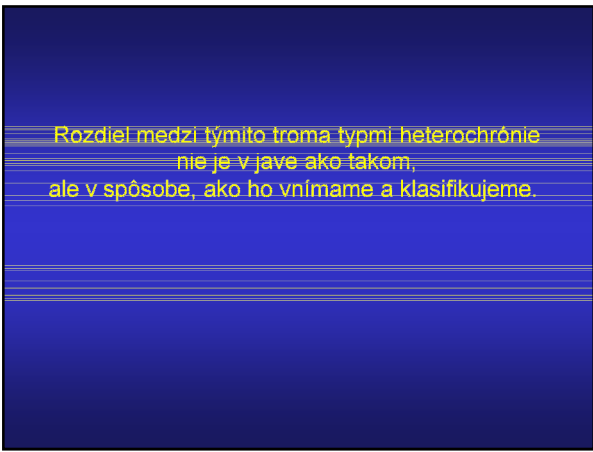


Pojem heterochrónia sa chápe rozmanito, napríklad ako "morfologické zmeny vyplývajúce zo zmien v miere [rýchlosti] a načasovaní ancestrálnych vývinových znakov" (Shea 1989), "narušenie relatívneho načasovania vývinových udalostí medzi ontogenezami predchodcov a potomkov" (Raff 1996), "zmena v miere a načasovaní vývinu, ktorá môže v evolúcii spôsobiť novoty vynútené ancestrálnymi ontogenezami" (Zelditch a Fink 1996). Oveľa zriedka-vejšie sa o heterochrónii uvažuje ako o jave, ktorý nemusí mať vždy priamu súvislosť s evolúciou (Raff a Wray 1989). V každom prípade jestvuje riziko nejednoznačnosti výkladu pojmu heterochrónia, preto treba rozlišovať medzi interspecifickou heterochróniou čiže mechanizmom pôsobiacim na úrovni fylogény a intraspecifickou heterochróniou, ktorá pôsobí na úrovni ontogenézy a spôsobuje vývinové rozdiely medzi jedincami (Reilly et al. 1997).

Skutočnosť, že heterochrónia nie je v ontogenéze nijako výnimočná, naznačil Gould (1977) konštatovaním "ak je zmena načasovania vývinových udalostí (čiže heterochrónia) pre evolúciu dôležitá, potom sa musí vyskytovať veľmi bežne". Ako príklad heterochrónie majúcej prinajmenšom rovnaký význam v ontogenéze ako vo fylogéze môže slúžiť trebárs zrýchlené dospievanie vošiek alebo kliešťov, ku ktorému dochádza v prípade nadbytku zdrojov potravy (Gould 1977), alebo metamorfóza hmyzu, ktorú podmieňuje vylučovanie dvoch hormónov (McKinney a McNamara 1990), ale najmä podiel heterochrónie (a zlyhanie synchronie) na vzniku ľudských chorôb, napríklad Downovho syndrómu (Wilson 1988).

Pokračovanie na nasled. strane

(neupravené texty z habilitačnej práce Kováč 2000)



Rozdiel medzi týmito tromi typmi heterochrónie  
nie je v jave ako takom,  
ale v spôsobe, ako ho vnímame a klasifikujeme.

Pokračovanie zo s. 17

Podľa môjho názoru teda heterochrónia nie je iba mechanizmom, ktorý občasne pôsobí ako jeden z nástrojov evolúcie, ale **nevyhnutnou súčasťou každého ontogenetického procesu**. Chcem pritom zdôrazniť, že nemám na mysli “iba” intraspecifickú heterochróniu, ktorá je chápaná najmä ako významnú adaptívnu reakcia na environmentálnu premenlivosť – napríklad u obojživelníkov (Reilly 1994). Takéto chápanie sa totiž obmedzuje na pôsobenie selekcie, t.j. ekologických čiže externých faktorov, na organizmus či živú hmotu. Navyše vyžaduje stanoviť si nejaký vzorový priebeh ontogenézy za “štandardných” environmentálnych podmienok čiže etalón, s ktorým potom možno porovnávať odchýlky priebehu ontogenézy skúmaného organizmu. Odhliadnuc od toho, že takéto stanovovanie vzorovej ontogenézy vždy zahŕňa riziko subjektivismu a jej existencia vôbec je sporná, pri tomto prístupe sa heterochróonii prisudzuje iba úloha mechanizmu, ktorý zabezpečuje premenlivosť fenotypu v závislosti od zmien ekologických faktorov. Podľa môjho názoru však heterochrónia spolu so synchroniou kontroluje vývin organizmu bez ohľadu na to, či sa externé podmienky signifikantne menia, alebo nie. Tieto dva mechanizmy sú jednoducho prirodzenou (vnútornou) a nevyhnutnou vlastnosťoulivej hmoty vyplývajúcej z diktátu času. Ak uznáme, že živé entity môžu jestvovať iba v priestore a čase, nevyhnutným predpokladom ich jestvovania musí byť okrem priestorového usporiadania aj časové zosúladenie vývinových procesov tak, aby vznikol funkčný fenotyp, a to pri zabezpečení životaschopnosti individua počas celej ontogenézy.

Pokračovanie zo s. 18

Heterochróniou sa veľmi často vysvetľujú evolučné zmeny, ba dokonca sa jej potenciálne prisudzuje význam javu, ktorý produkuje všetky morfológické zmeny (De Beer 1940, Gould 1977, McNamara 1988, Hall 1992, Reilly et al. 1997). Aj takéto, interspecifické či fylogenetické chápanie heterochronie však nič nemení na skutočnosti, že tieto zmeny sa odohrávajú počas ontogenézy (pozri tiež Klingenberg 1998), lebo fylogenetický vývoj sa vždy môže uskutočniť iba na kontréktnych jedincoch, teda počas ontogenézy (v tomto prípade počas ontogenézy ancestrálnej formy). Intraspecifická heterochronia je zdrojom premenlivosti, ktorá môže za istých okolností vyústiť do interspecifickej heterochronie. Medzidruhové prejavy heterochronie, ktoré pozorujeme, sú teda interakciou intraspecifickej heterochronie a fylogenézy (Reilly et al. 1997).

neupravené texty z habilitačnej práce Kováč 2000)

**If ontogeny is viewed within the context of structure-to-structure, organ-to-organ and/or organism-to-environment relationships, then its saltatory pattern emerges at each transition from one level of synchronisation (stabilised state, step) to another. In ontogeny, two timing mechanisms – synchrony (coordinating) and heterochrony (implementing) – are essential. At least three levels of heterochrony should be distinguished: interspecific, intraspecific and intra-individual. Widely accepted heterochrony, which appears as evolutionary changes in morphology that result from shifts in the rate or timing of ancestral developmental pattern, is the same heterochrony that is the source of individual intraspecific variation, and the same heterochrony that is essential to each individual phenotype, so that it can survive within the relative safety of stabilised states throughout its ontogeny (as a single cleaving cell, as a multicellular embryo and/or as a reproducing adult). The difference between these three types of heterochrony is not in the phenomenon itself but in the way we perceive and classify it.**

(Kováč 2002)

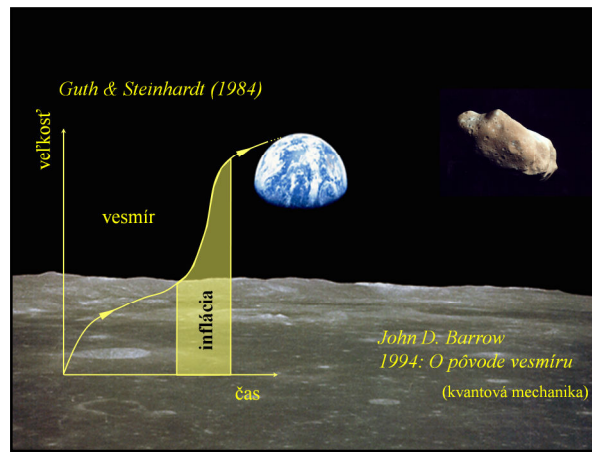
## Ako organizmy merajú čas?

Embryá merajú čas vo vzťahu k bunkovému cyklu a kauzálnym sekvenciám kritických vývinových udalostí.

Ak si človek vymyslel na meranie času hodiny, embryá merajú čas biologickými parametrami – bunkovými autonómnymi oscilátormi, a to prostredníctvom mechanizmov replikácie DNA

(Hall a Miyake 1995).

Zostáva ešte odpovedať na otázku, ako vlastne synchronia a heterochronia fungujú – ako embryá či larvy merajú čas? Odpoveď na túto otázku nebude jednoduchá, zdá sa však, že väčšina vedcov uznáva existenciu “biologických hodín”. Doterajšie výsledky bádania naznačujú, že tieto hodiny môžu fungovať na princípe replikácie DNA, na princípe bunkových cyklov alebo na molekulárnej báze, pričom sa hovorí aj o existencii takzvaných heterochrónnych génov (pozri Hall a Miyake 1995). Podľa posledne menovaných autorov dokonca “embryá merajú čas vo vzťahu k bunkovému cyklu a kauzálnym sekvenciám kritických vývinových udalostí.”



A napokon heterochrónia vo vesmíre...

