

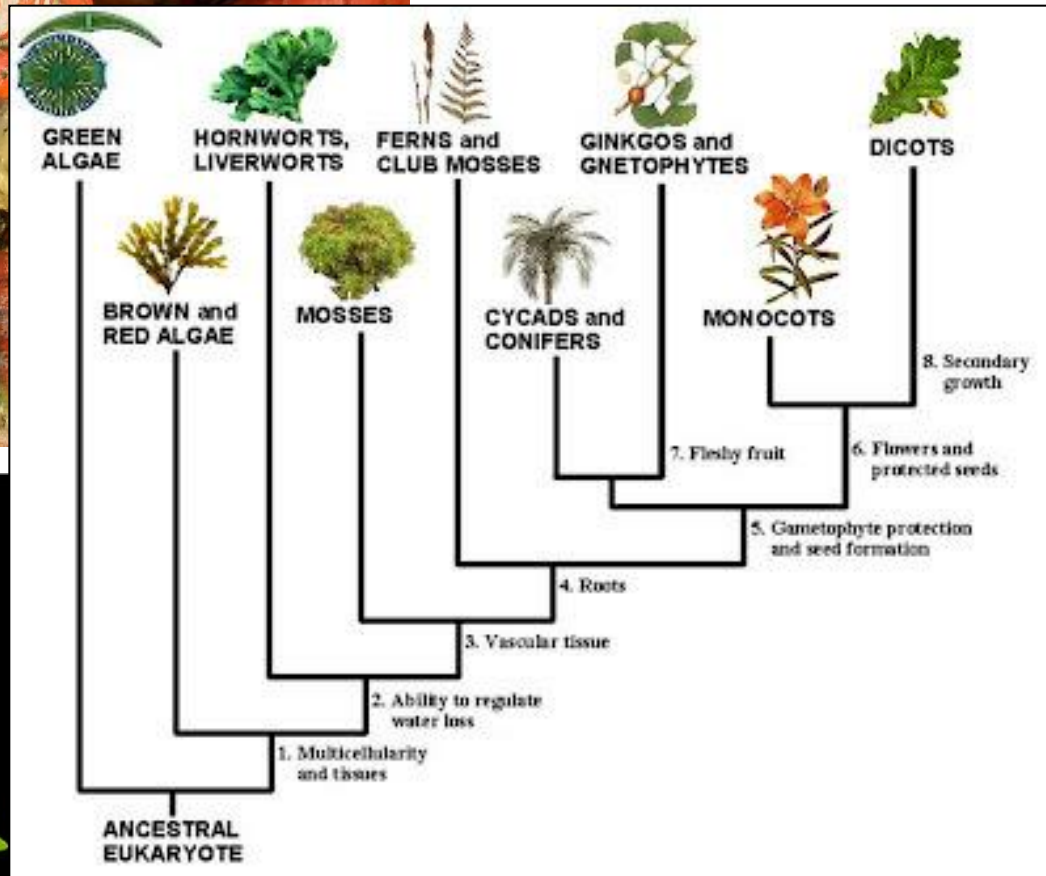
Proměnlivost a evoluce rostlin

Petr Smýkal

Katedra botaniky, PřF UPOL

2013/14

Proměnlivost a evoluce rostlin



Dostupná studijní literatura:

**Briggs D., Walters S.M. 2001. Proměnlivost a evoluce rostlin,
Vydavatelství UP, Olomouc**

Flégr J. 2005. Evoluční biologie, Academia, Praha

Campbell N.A., Reece J.B. 2006. Biologie. Computer Press, Brno

R.J. Henry 2005. Plant Diversity and Evolution: Genotypic and Phenotypic
Variation in Higher Plants. CABI

Martin Ingrouille, Bill Eddie 2006. Plants: Evolution and Diversity.
Cambridge University Press

Sylabus přednášek

1. Úvod, vývoj názorů na proměnlivost rostlin (J.Ray, C. Linne, Ch. Darwin, Lamarck a další).
2. Definice druhu, speciace, evoluce, vymírání.
3. Rozmnožovací systémy (samo-, cizosprašnost, apomixie, vegetativní), reprodukční bariéry mezi druhy.
4. Mutace a přírodní výběr.
5. Hybridizace a polyploidie.
6. Fenotypová plasticita.
7. Ostrovní speciace, endemismus.
8. Metody analýzy proměnlivosti genotypu i fenotypu.

Proměnlivost (variabilita) daná:

Genotypem



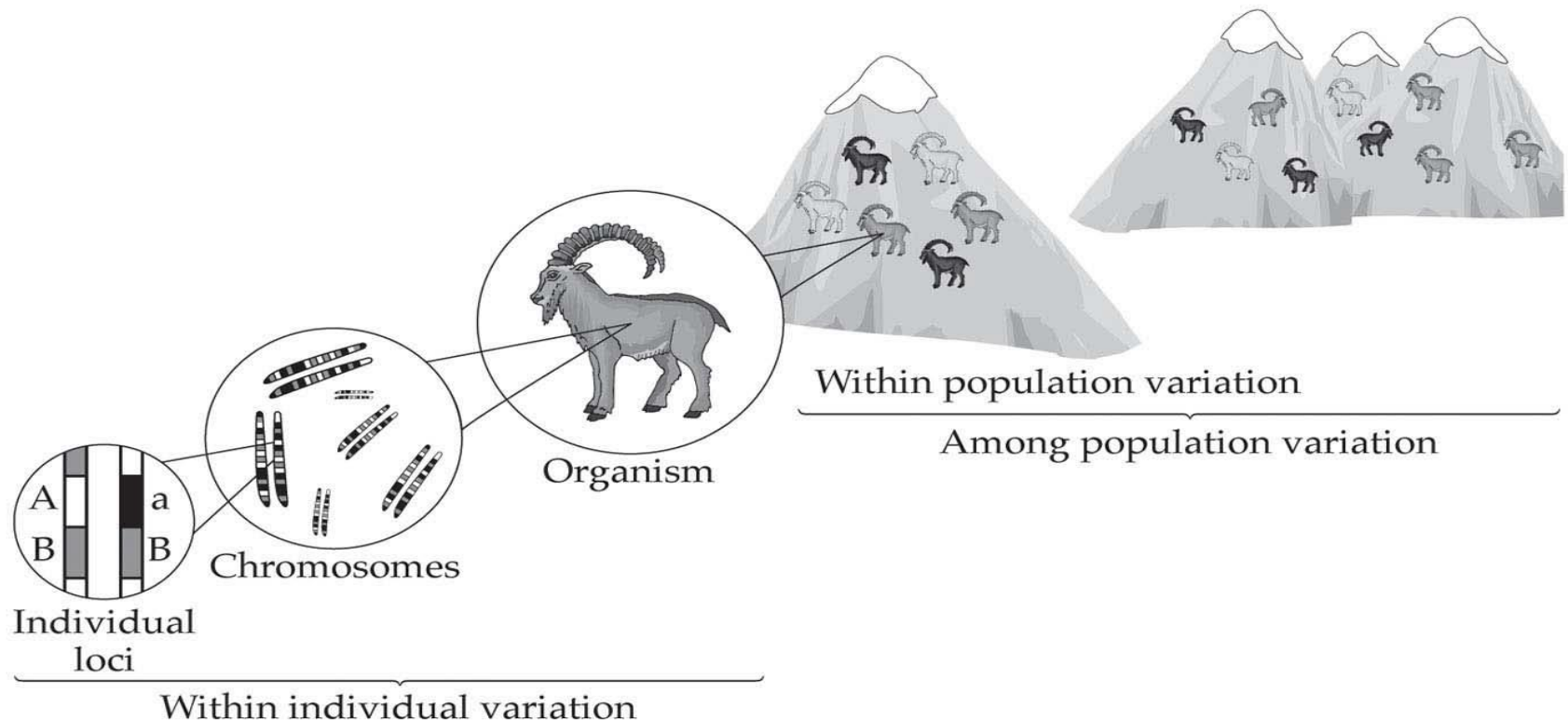
Prostředím



Vývojově



Genetická diverzita

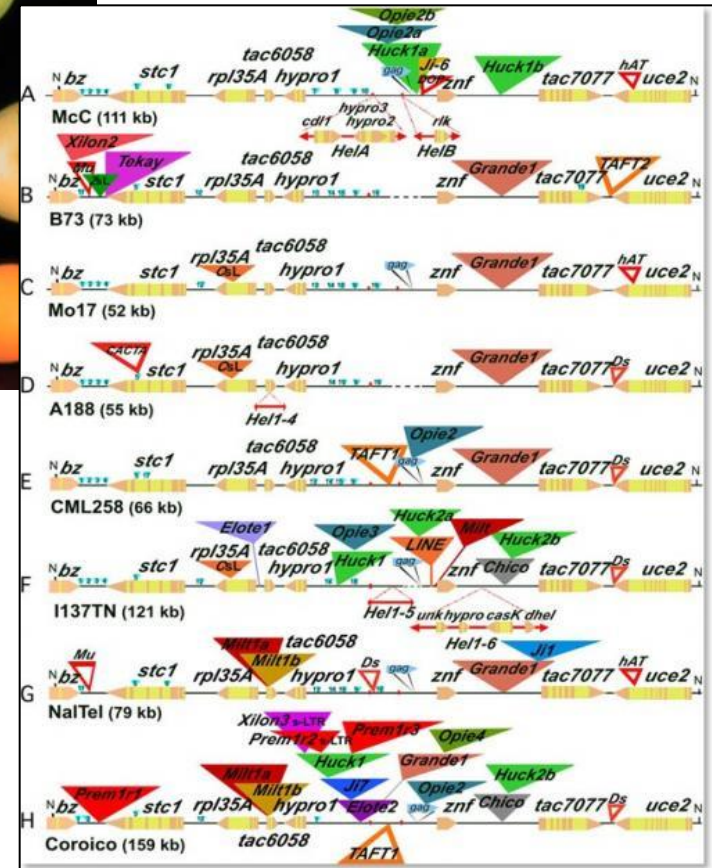
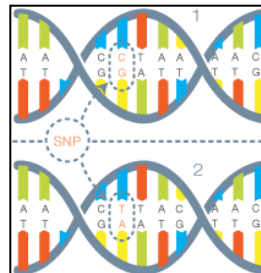


Popis biologické diverzity jedince

Fenotypový: barva, velikost, morfologické znaky, chování



Genotypový: DNA sekvence
geny / alely - proteiny

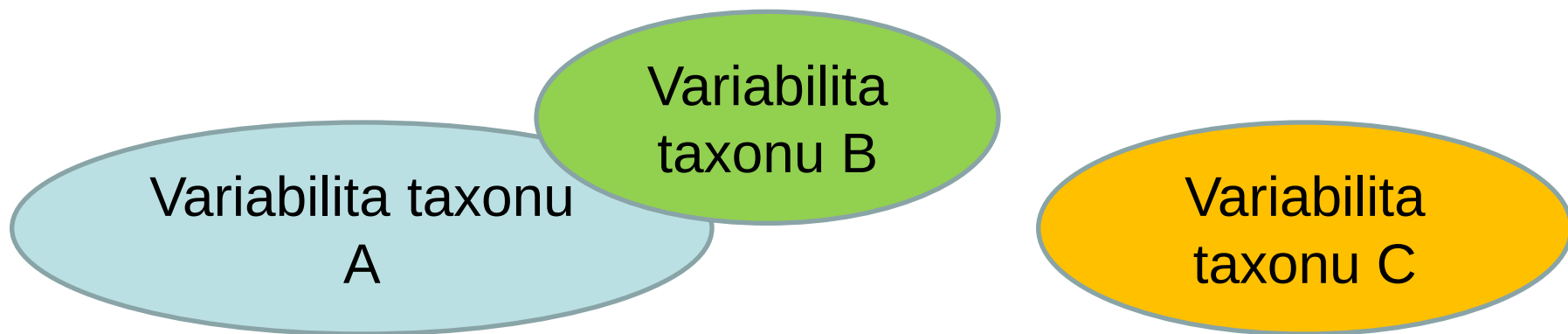


Taxonomie

(z řec. taxis – uspořádání, nomos – zákon) je v užším slova smyslu vědní obor, který **se zabývá teorií a praxí klasifikace organismů**.

Jejím cílem je klasifikovat všechny známé biologické skupiny (taxony) podle určitých pravidel do jednotlivých hierarchicky uspořádaných biologických kategorií.

V širším slova smyslu se **taxonomie překrývá s biologickou systematikou**, tedy vědou, která studuje nejen **klasifikaci**, ale i **obecné principy variability (diverzity)** jednotlivých druhů nebo vyšších taxonů a zabývá se i **příčinami a důsledky této variability**.



Druh – species

Latinské slovo znamenající „typ, vzhled, vzezření“

Organismy – přirozená seskupení fenotypově podobných jedinců,

lze je uspořádat do hierarchicky uspořádaného systému, tj. taxonomického systému

Otázka: Existují druhy v přírodě objektivně, nebo je vymezuje až taxonom ?

Neexistuje univerzální definice druhu !

Definice druhu

John Ray (1628-1705) – pravděpodobně první pokus o definici druhu

„Druhy jsou skupiny rostlin, které v mezích své proměnlivosti, plodí shodné potomstvo“.

Pojetí druhu – vychází z detailního studia morfologických znaků.

Cíl taxonoma – přehledná a snadno použitelná klasifikace materiálu.

Mezinárodní kód botanické nomenklatury (počátek 20. století)

Zavedení přesných pravidel v botanickém názvosloví

Revize každých 5 let projednávány na kongresech.

Pojetí druhu:

- **Nominalistické**

- **Realistické**

- historické
- esencialistické
- strukturalistické
- kohezní

Nominalistické pojetí

- Předpokládá, že **druhy v přírodě objektivně neexistují**, a že je uměle vymezuje až taxonom
- Reálně existující jsou pouze jedinci, ne taxony
- Hranice mezi druhy je určena konvencí
- Variabilita je přirozenou vlastností, někteří jedinci jsou si více podobní než jiní
- Dceřiný druh vzniká víceméně plynulým vývojem z mateřského druhu, okamžik vzniku nového druhu je určen konvencí

Realistické pojetí

Druhy a hranice mezi nimi existují v přírodě objektivně

Jednotlivá pojetí se liší tím co považují za příčinu odlišnosti druhu.

Historické

Existence odlišných druhů je výsledkem historické náhody.

Ve vývoji určitého druhu se střídají kratší období evoluční plasticity s delšími obdobími evoluční stability.

Esencialistické

Předpokládá, že příslušníkům stejného druhu je společná určitá vnitřní kvalita (esence), jíž se odlišují od jiných druhů.

Počet druhů i hranice mezi nimi jsou pevně určeny.

Vnitrodruhová variabilita je výsledkem nestejně míry vyjádření této esence, která má původ ve vlivech okolí.

Strukturalistické

Předpokládá , že **druhy existují objektivně** a že jejich existence a **vzájemná odlišnost vyplývá z vlastností jejich strukturálních prvků.**

Fenotyp je určován především deterministickými procesy vyplývajících z jejich stavebních prvků a mechanismy uplatňujícími se v ontogenezi.

Druhotná role je přisuzována faktorům vnějšího prostředí.

Rozhodující při určení fenotypu a evoluci nového druhu mají vývojová omezení.

Vzhledem k fenotypu složitějších organismů, je málo pravděpodobné, že by strukturalistické zákonitosti rozhodovaly o vzniku nových druhů.

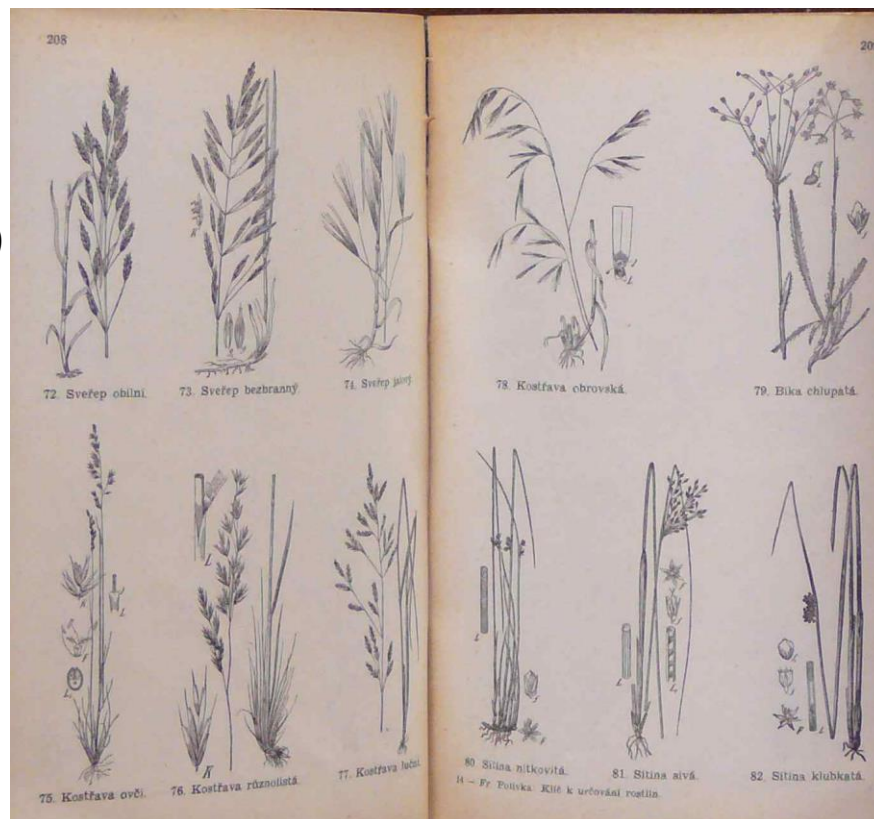
Morfologická (typologická) koncepce druhu

Druh je skupina jedinců, kteří se sobě navzájem morfologicky podobají (morphospecies).

Praktičnost: určovací klíče, atlasy

Rozpoznávání v rámci/mezi druhy

Arabidopsis thaliana – ekotypy (genotypy)

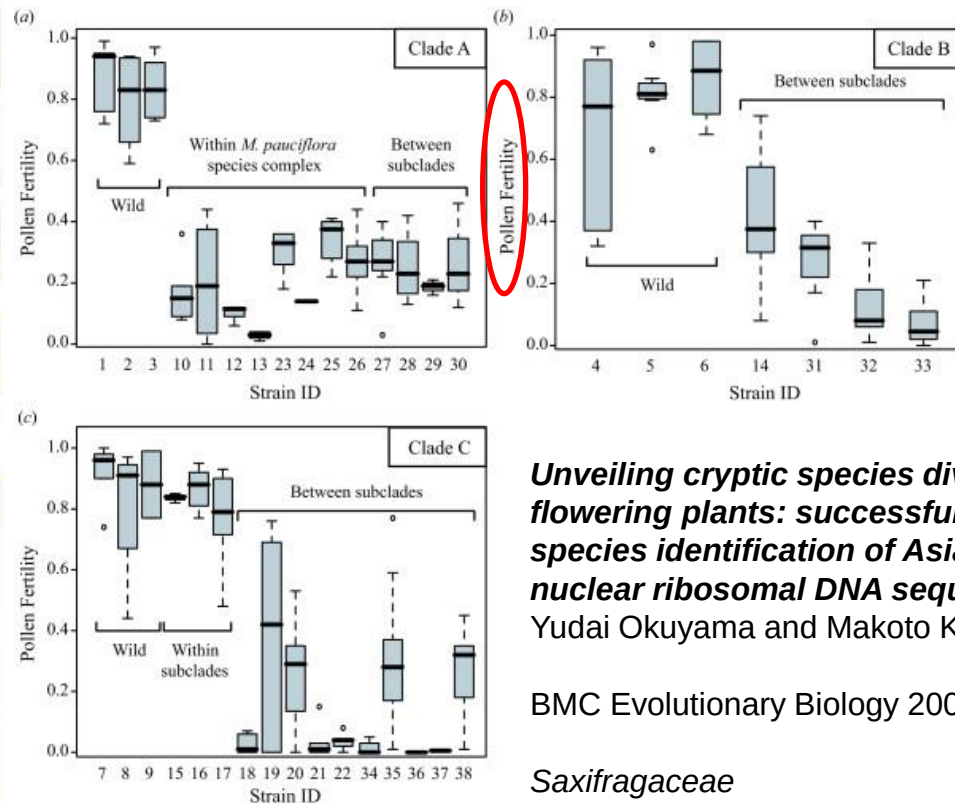
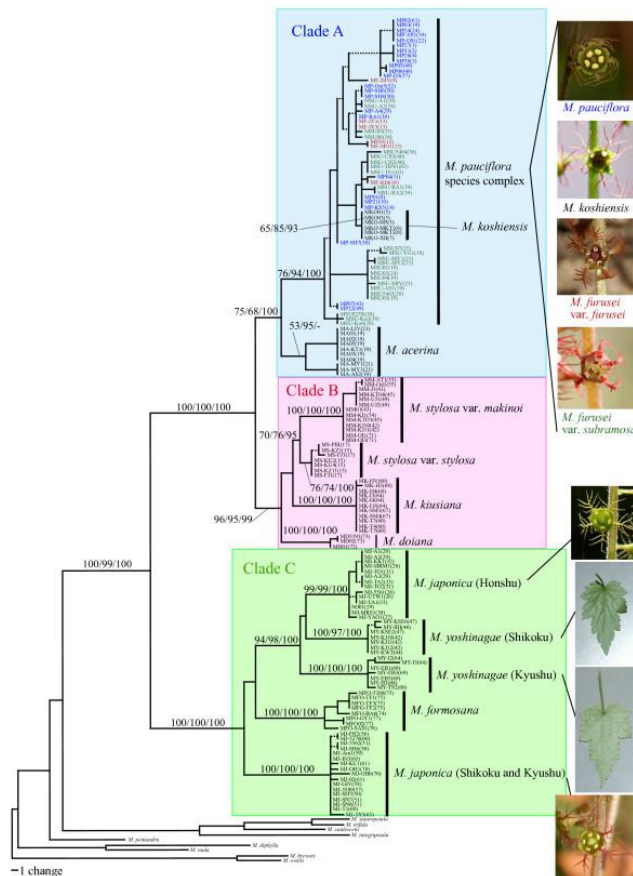


Kryptické druhy

Vzájemně reprodukčně izolované populace, které často koexistují sympatricky, aniž by se křížili.

Podle tradičních taxonomických znaků je však nelze odlišit.

Odlišení pomocí molekulárních metod (sekvencí DNA).



Unveiling cryptic species diversity of flowering plants: successful biological species identification of Asian *Mitella* using nuclear ribosomal DNA sequences
Yudai Okuyama and Makoto Kato

BMC Evolutionary Biology 2009, 9:105

Saxifragaceae

Obecný koncept druhů

Liniový – evoluční koncept

Linie je definována jako **sekvence předchozích a následných populací, vyvíjející se odděleně** od ostatních (Simpson 1951).

Populace představuje skupinu jedinců stejného druhu, vzájemně se křížících organismů, zaujímajících určitý geografický prostor a vykazující reprodukční kontinuitu mezi generacemi.

Problémem je však určit co jsou druhy, dříve než je vymezena populace.

Problém definice druhu je přesunut na problém definovat co je populace. Důležité hledisko „odděleně se vyvíjejících se jednotek“ je zde neobjasněno. Oblíbený v systematice.

Biologický koncept

Druh je definován jako skupina aktuálně nebo potenciálně (?) se křížících populací (jedinců) , které jsou reproduktivně izolovány od jiných (Ernst Mayr 1942).

Klíčovým krokem speciace je reprodukční izolace.

Test sympatrie – schopnost růstu ve vzájemné blízkosti aniž by se následkem hybridizace ztrácela druhová identita.

Zjistilo se však, že reproduktivní bariéry mohou být polopropustné k toku genů a také že druhy se mohou diferencovat navzdory probíhajícímu křížení.

Původně tento koncept byl formulován pro oboupohlavní organismy.

Problémy s jeho použitím na jednopohlavní prokaryotické organismy, včetně partenogenetických druhů.

Van Valen LM (1976)

Obohacení o ekologický prvek.

Druh je rodina (nebo skupina blízce příbuzných rodin), jenž ve svém areálu obsadila adaptivní zónu alespoň minimálně odlišnou od jiných zón, které obsadily jiné rodiny, a jež se vyvíjela odděleně ode všech rodin mimo její areál.

V mnoha směrech to nejreálnější, co biologie nabídla. **Ekologický koncept v zásadě říká, že "druhy by se měly definovat samy"** (Mishler 1999) - k jakým organizmům se daný jedinec chová jako ke stejnému druhu a k jakým jako k jinému druhu?

Formálněji by šlo eko-druh definovat jako vývojovou linii nebo blízce příbuznou sadu linií, která sdílí stejnou ekologickou niku a vyvíjí se izolovaně od všech obdobných skupin.

Fylogenetický koncept

Druh je identifikovatelný shluk individuí, u nichž je zjistitelný vztah původu - posloupnosti (předci a potomci) a který vykazuje vzor fylogenetického původu mezi těmito jednotkami (Eldredge and Cracraft 1980). **Unikátní společný předek.**

Problémy s jednopohlavnými organismy, které nemají nebo jen malý genový tok, a také každý klon s novou mutací by tak mohl být definován jako nový druh.

Je problematický také vzhledem k časté existenci hybridizace mezi blízkými druhy, kde navzdory tomu probíhá speciace. Polyfyletické druhy vzniklé paralelní speciací, nevykazují „parental patterns of ancestry and descent“.

Genotypový shluk

Druh je shluk genotypů, které se mohou vzájemně překrývat bez fúze se svými potomky (Mallet 1995)

Genový koncept

Zohlednění genetických procesů probíhajících během speciace (Wu 2001)

Dle tohoto modelu celý proces závisí především na genech zodpovědných za diferenciální adaptaci k různým přírodním a sexuálním podmínkám („speciačních genech“)

Druh = diferenciálně adaptované skupiny, které v případě kontaktu nejsou schopny si vyměňovat geny kontrolující tyto adaptivní znaky, jak přímo tak prostřednictvím intermediálních hybridních populací

Kritizován pro přílišný důraz na diferenciální adaptaci způsobenou genovými mutacemi

Vývoj názorů na variabilitu rostlin a její klasifikaci

John Ray (1628-1705)

Anglický kněz, přírodovědec, botanik

Synopsis Methodica Stirpium Britannicarum – první flóra britských ostrovů.

Methodus Plantarum Nova (1682) - až 18 000 druhů !

Historia Plantarum (1696-1704) – s využitím přirozeného systému uspořádal rostliny dle podobnosti vybraných znaků (květů, plodů, semen, listů), měl zvláštní kategorie pro mechy, lišejníky a houby.

- hledal kritéria pro rozlišení druhu
- odmítal transmutace
- připouští vnitrodruhovou variabilitu (znaky = náhody
- počet druhů je konečný – stvořený Bohem



byl první kdo definoval druh, s využitím semenného potomstva

"In order that an inventory of plants may be begun and a classification of them correctly established, we must try to discover criteria of some sort for distinguishing what are called 'species'. After a long and considerable investigation, no surer criterion for determining species has occurred to me than distinguishing features that perpetuate themselves in propagation from seed."

HISTORIA PLANTARUM

Species hæcenus editas aliasque insuper multas
noviter inventas & descriptas complectens.

In qua agitur primò

De Plantis in genere,

Earumque

PARTIBUS, ACCIDENTIBUS & DIFFERENTIIS;

Deinde

Genera omnia tum summa tum subalterna ad Species usque infimas,

Notis suis certis & Characteristicis

Definita,

METHODO

Naturæ vestigiis insistente disponuntur;

Species singulæ accurate describuntur, obscura illustrantur,
omissa suppleuntur, superflua resecantur, Synonyma necessaria
adijciuntur;

VIREs denique & USUS

recepti compendiò traduntur.

AUCTORE

JOANNE R A I O.

E Societate Regiâ, & SS. Individuæ Trinitatis Collegii apud Cantabrigienſes
quondam Socio.

TOMUS PRIMUS.

LONDINI:

Typis MARIÆ CLARK: Prostant apud HENRICUM FAITHORNE
Regiæ Societatis Typographum, ad Insigne Rosæ in Cœmeterio D. Pauli, cD 10 CLXXVI.

NOMENCLATOR BOTANICUS, Anglo-Latinus.

A.
THE White-tree, or white Poplar, Populus
alba.
Adders-tongue, Ophioglossum.
Adonis flower, or Pheasant's eye, Flos Adonis,
Eranthemum.
Agarick, Agaricani, five Fungus Laricis.
Agrimony, Agrimonia.
The Alder-tree, Alnus.
Alexanders, Hippocistum.
Alkanet, Anchusa.
The Almond-tree, Amygdalus.
Aloes, Aloe.
Wood of Aloes, Xylaoe, Agallochum.
Anemomy, or Wind-flower: Anemone.
Angelica, Latine pariter Angelica.
Annise, Anisum.
The Apple-tree, Malus.
Apples of Love, Pomum Amoris.
Mad Apples, Mala insana.
The Apricot-tree, Malus Armeniaca.
Archangel, or Dead Nettle, Lamium, Galeopsis.
Arech, or Fanck, Areca, Palma species.
Arrach, or Orrach, Actiplex.
Arrow-head, Sagittaria.
Artimarr, Pecticaria acris, Hydropiper.
Artichoke, Cinar, Scolymus.
Aurabacta, Alarum.
The Ash-tree, Fraxinus.
The Aspen-tree, Populus tremula seu Libya.
Asphodel, Asphodelus.
Aubens, or Herb-Banner, Caryophyllata.

B.
The Balsam-tree, Balsamum.
Balsam-apple, Balsamina.
The Bamboo-Cane, Bambou, Arundinis species.
The Barberry, or Pepperidge-bush, Berberis.
Barley, Hordeum.
Barren-wozt, Epimedium.
Basil, Ocimum.
Wild Basil, Acinos, Ocimum sylvestre, Clinopodium.
Basilin, Melissa & Melisophyllum.
The Bay-tree, Laurus.
The Bend-tree, Azedarach.
The white Bean-tree, Sorbus Alpina, Aria Theophrasti.
A Bean, Faba.
Bean-tree-fal tree, Anagyris, Laburnum.
Binding Bean-tree, or Gum-Arabick-tree, Acacia
Egyptiaca.
Beans-brecth, or Brankarsine, Acanthus, Branca
urina.
Beans-eat, Auricula urfi.
Beans-fozt, Helleborus niger hortensis.
The Beech-tree, Fagus.
Bret, Beta.
Bell-flower, Campanula.
The Benjamin-tree, Benzoin.
Bettle, Betula.
Betony, Betonica.
Bilberry, or Whortle-berry, Vaccinium, vitis Idæa.
Windweed, Convolvulus, Smilax levis.

The Birch-tree, Betula.
Birds-fozt, Ornithopodium.
Birds-nest, or abortive Orchis, Nidus avis, Satyrion abortivum.
Birthwort, Aristolochia.
Bishops-weed, Ammi.
Bilhozt, or Snake-root, Bistorta.
The Bladder-Put-tree, Staphylodendron, Nux
velicaria.
Blite, Bitum.
Blood-wozt, Lapathum sanguineum, Draco her-
ba.
Blue-bottle, Cyanus.
The Bonama-tree, Bananiera.
Borage, Borago.
The Boy-tree, Buxus.
The Stone Bramble, or Rasp, Chamærubus laxa-
tilis.
The Bramble, or Blackberry-bush, Rubus sylve-
stris.
Bramble-wood, Brasilia arbor.
Briarline, Anagallis aquatica, Becabunga.
Broom, Genista.
Broom-rape, Orobanche.
Butcher-broom, or Kneebelly, Ruscus, Bruscus,
Oxyrydine.
Spanish Broom, Genista Hispanica.
Bygonia, Bryonia.
Buckler-wozt, or Hart-wozt, Tordylium, Salseli,
Caucalis.
Buck-thorn, Rhamnus.
Bugle, Bugula, Consolida media.
Bugloss, Buglossum.
Vipers Bugloss, Echium.
Burdock, Lappa, Perfoliata, Bardana major.
Burnet, Pimpinella.
Bur-rad, Sparganium.
Butter-burr, or Pessilent-wozt, Petasites.
Butter-wozt, Pinguicula.

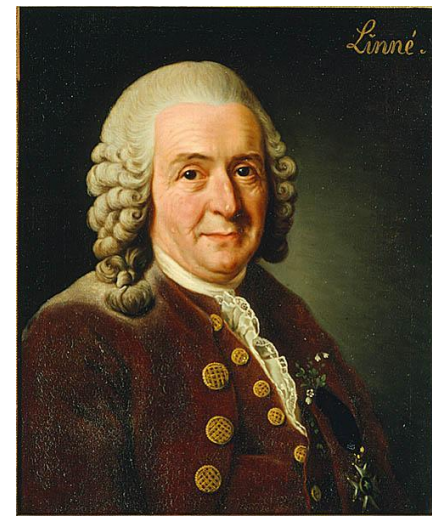
C.
Cabbage, Brassica capitata.
Cabbage-tree, or Palm-tree-Royal, Palma nobilis.
The Cacao, or Chocolate-Tree, Cacao.
The Calabash-tree, Higuero Oviedi.
Calamint, Calamintha.
Water Caltrops, Tribulus aquaticus.
Calves-moort, or Snap-dragon, Antirrhinum.
Camels-hair, or sweet smelling Ruff, Schoenanthos.
Camomile, Chamæmelum.
The Camphire-tree, Arbor Camphocifera.
Campions, Lychnis.
Canary-grass, Phalaris.
Capers, Capparis.
Carabaoies, Carum.
Cardamum, Cardamomum.
The Carline-thistle, Carlina.
The Carob-tree, Siliqua arbor, Ceradia.
Carrot, Pastinaca tenuifolia.
Cassia, Cassia fistula.
Cassidony, or French Lavender, Stochas Arabica.
The Cassi, or Cajon-tree, Acacia, Anacardium.
Catchfly, Mulcupula, Lychnis viscaria.
Caterpillars, Scorpoides.

Připouští vnitrodruhovou variabilitu

- *Polemonium caeruleum* – typicky modré a atypicky bílé květy
- *Digitalis purpurea* - typicky purpurové a atypicky bílé květy
- *Verbascum blattaria*- typicky žluté a atypicky bílé květy
- *Pedicularis palustris* – typicky červené a atypicky bílé květy
- *Geum rivale* – typicky jednoduché květy a atypicky dvojité (plnokvěté)
- *Geranium sanguineum* - typicky vzpřímené a atypicky rozkladité rostliny



Carl von Linne (*Carolus Linnaeus*) (1707 – 1778)



Systema Naturae, *Genera Plantarum*,

Critica Botanica (1737) – znalost variability rostlin, fixní počet druhů

Platae Hydridae (1751) – 100 druhů/hybridů

***Species Plantarum* (1753)**

začátek botanické nomenklatury a popis 5900 druhů.

Hierarchický umělý, binomický systém.

Pojmenoval 12,000 druhů (7700 rostlin, 4300 živočichů), 1105 rodů.

1757 – popis prvního vědecky doloženého hybridu

Tragopogon pratensis x *T. porrifolius*

1760 – cena akademie v Petrohradě
význam i pro sexualitu u rostlin





Linaria vulgaris



(Peloria) – pelorický typ květu

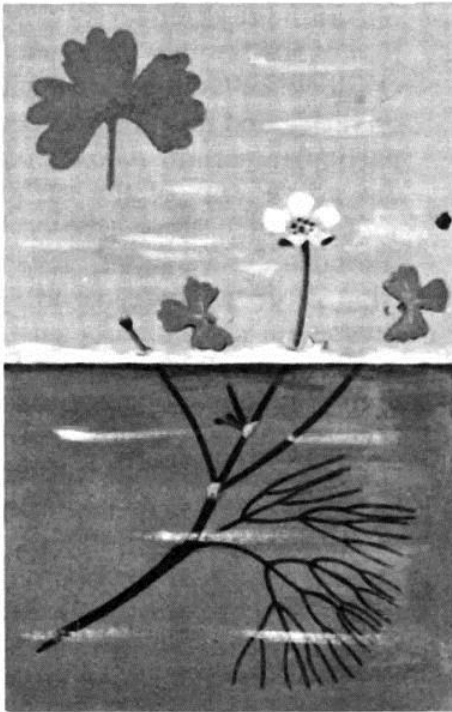
Early works championed the concept of fixity of species. **Variants were recognized and called "monstrosities", "sports", or "abnormal forms", but these were considered transitory and did not affect species fixity (typological). Job of taxonomist was to recognize "elemental species" with natural variation being a distraction or illusion.**

Linnaeus byl jedním z prvních co začal testovat zdroj variability druhů.

Např. změny barvy květu vlivem pH půdy. Transplantační studie s [*Ranunculus aquatilis*](#) vykazující rozdíly v tvaru listů (submersní / emersní formy).

Změny vyvolané pěstováním:

- *Martagon sylvaticum* - typicky ochlupacené, hladké při kultivaci
- *Lactuca*, *Sphondylium*, *Matricaria* – typicky celokrajné, rovné listy, během kultivace zkadeřené



R. aquatilis



Linného koncept druhů se postupně měnil

Nejdříve koncept neměnného počtu druhů, stvořené Bohem (kreacionismus)

Philosophia botanica (1751) druhy jsou neměnné, ale variety jsou navozeny prostředím nebo pěstitelem. Připustil však, že ne vždy je možné rozeznat druhy a že je možný jejich postupný vývoj (evoluce).

Příklady:

- *Beta vulgaris* (pěstovaná řepa) – odvozena z *Beta maritima*
- *Linaria vulgaris* (typické zygomorfní květy) - pelorická varianta (actinomorfní květy)

Při studiu taxonomicky obtížných skupin, jako např. r. *Rosa* naráží na obtíže:

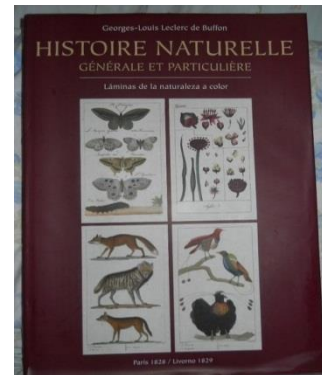
„.... Druhy rodu *rosa* není snadné navzájem odlišit a ještě obtížněji je lze definovat, zdá se mi že jich příroda smísila několik dohromady, nebo jakoby žertem vytvořila z jednoho druhu, druhů několik“

Linné a hybridizace

V případě *Somnus plantarum* říká, že "mongrel" nebo "hybridus" vznikají často a že je lze považovat "if not admitted as new species, are at least permanent varieties.."

Fundamenta fructificationis (1762) – připouští téměř evoluční původ druhů, s tím že rody vznikly nejdříve

Georges Louis Leclerc, comte de Buffon (1707-1788)



francouzský matematik, přírodovědec a osvícenský spisovatel,
autor rozsáhlé encyklopedie o přírodě a dlouholetý ředitel pařížské botanické zahrady.

a 1733 předložil Akademii pojednání, v němž zavedl infinitesimální počet do pravděpodobnostní matematiky. Roku 1733 vypracoval pro ministra námořnictví pojednání o možnostech využití různých dřev při stavbě lodí. Jako velký anglofil, cestoval roku 1738 do Londýna a byl zvolen členem Royal Society.

1749 vyšly první tři svazky jeho životního díla *Histoire naturelle*, které měly neobyčejný úspěch. Za jeho života vyšlo celkem 36 svazků a posmrtně vydal Lacépède ještě osm dalších.

Buffon ovlivnil dvě generace přírodovědců a podle E. Mayra "žádný jiný vědec, kromě Aristotela a Darwina, neměl větší vliv na vývoj přírodních věd."

<http://www.buffon.cnrs.fr/>

Georges Louis Leclerc, comte de Buffon

Představa o existenci stejné esence mezi blízkými organismy, v případě příbuzných druhů připouští že mohou vznikat jeden z druhého

Přiklonil se však k možnosti, že k evoluci druhů v přírodě nedochází. Nicméně vznesl myšlenku evoluce do vědy. Vytvořil koncept „jednoty dle typu“, předchůdce komparativní anatomie. Připouštěl dlouhodobý vliv historie země. Založil biogeografický koncept.

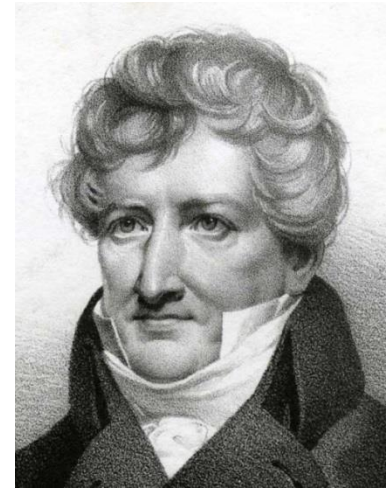
Přestože oblasti mají podobné prostředí, vyskytují se jiné druhy zvířat a rostlin
Buffonův zákon = první princip biogeografie. Navrhnul, že druhy se mohou „zlepšovat,, (vyvíjet) a „degenerovat (zanikat) poté co se rozšíří z centra svého vzniku

Proto je často považován za "transformistu" a předchůdce Darwina.

Poukázal na vliv změn klimatu na usnadnění rozšíření druhů z centra svého vzniku.

Georges Cuvier (1769-1832)

byl francouzský přírodovědec a zoolog, spoluzakladatel komparativní paleontologii svým srovnáváním živých zvířat s fosíliemi



Teorie velkých katastrof kdy přežilo jen několik druhů, poté Zemi obýdli potomci předchozích druhů

roce 1795 jmenován asistentem profesora srovnávací anatomie v Národním muzeu přírodní historie. Ve stejném roce byl založen Institut de France a Cuvier byl zvolen jeho členem. Při otevření národního institutu v roce 1796 přednesl svou první paleontologickou přednášku, která byla později publikovaná pod titulem *Mémoires les sur espèces d'éléphants et vivants fossiles*, ve které analyzoval kosterní pozůstatky současných indických a afrických slonů a fosílie mamutů.

V roce 1798 vydal svou první samostatnou vědeckou publikaci *Tableau élémentaire de l'Histoire naturelle des animaux*, souhrn svých přednášek. O dva roky později následovaly pětisvazkové *Leçons d'anatomie comparée*.

Jean-Babtiste Lamarck (1744-1829)

Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet,
Chevalier de la Marck



byl francouzský přírodovědec a autor první ucelené evoluční teorie (lamarckismu). Poprvé použil termíny bezobratlí a biologie.

Philosophie zoologique (1809) – obsahuje vysvětlení a rozvedení jeho pojetí evoluce.

Podle jeho představ probíhá evoluce tak, že organismus se během svého života střetává s prostředím, adaptuje se na něj a vylepšení, která si tak za svého života vytvořil, předává svým potomkům – **dědičnost získaných vlastností**

Použil rovněž příklad *Ranunculus aquaticus*, ale na rozdíl od Linného, věřil že prostředí je přímo zodpovědné za změnu tvaru listů

Období klasického darwinismu

(1859 – 30. léta 20.století)

Charles Robert Darwin

(1809-1882)

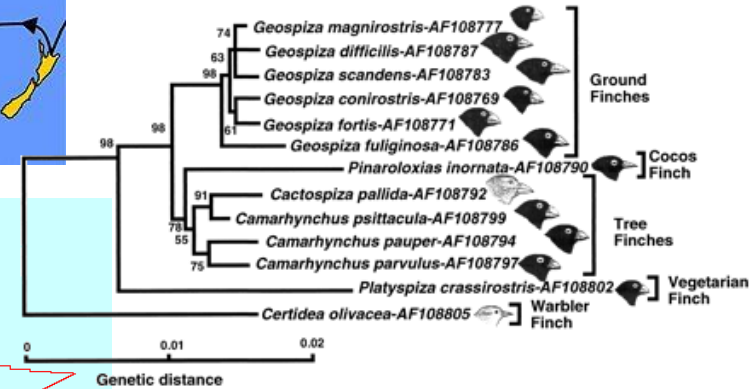
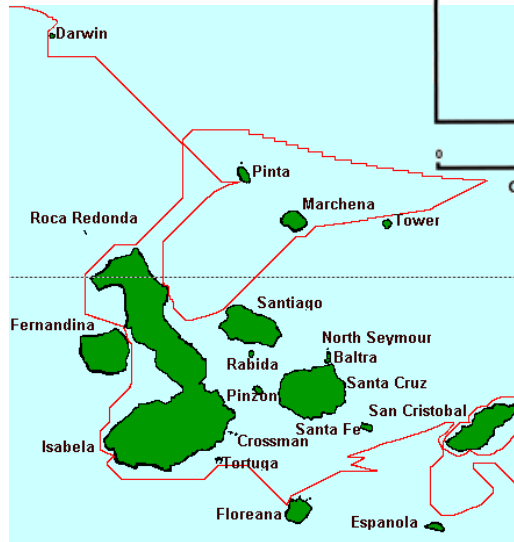
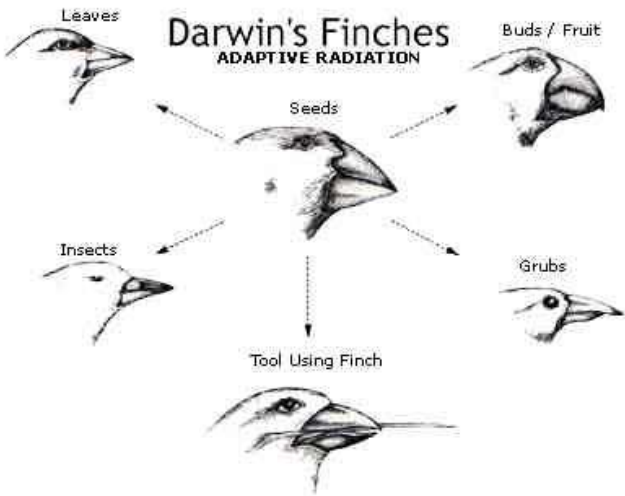
britský přírodovědec a zakladatel evoluční biologie.
Evoluční teorii opíral o přírodní výběr a pohlavní výběr.



Byl synem lékaře a vnukem botanika. Vystudoval teologii na University of Cambridge, studia ukončil v roce 1831. Zpočátku se zabýval studiem geologických formací v horách Walesu, načež se roku 1831 vydal na 5 let trvající výzkumnou cestu kolem světa na lodi HMS Beagle. Během této plavby shromáždil přírodovědecký materiál a uspořádal svou základní koncepci přirozeného vzniku a vývoje druhů evolucí, jejímž hlavním hybatelem měl být dle jeho názoru přírodní výběr. Nejzásadnější byl pro něj pětitydenní pobyt na Galapágách.

O autorství teorie evoluce se Darwin dělí s Alfredem R. Wallacem.

1831- 1836 výzkumná cesta kolem světa na lodi HMS Beagle



"But with regard to the material world, we can at least go so far as this—we can perceive that events are brought about not by insulated interpositions of Divine power, exerted in each particular case, but by the establishment of general laws."

W. WHEWELL: *Bridgewater Treatise*.

"To conclude, therefore, let no man out of a weak conceit of sobriety, or an ill-applied moderation, think or maintain, that a man can search too far or be too well studied in the book of God's word, or in the book of God's works; divinity or philosophy; but rather let men endeavour an endless progress or proficience in both."

BACON: *Advancement of Learning*.

Down, Bransley, Kent,
October 1st, 1859.

ON
THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE
PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE
FOR LIFE.

By CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNEAN, ETC., SOCIETIES;
AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE
ROUND THE WORLD.'

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

The right of Translation is reserved.

1836: A LETTER, Containing Remarks on the Moral State of TAHITI, NEW ZEALAND, &c. – BY CAPT. R. FITZROY AND C. DARWIN, ESQ. OF H.M.S. 'Beagle.'

Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle: publikováno mezi 1839 a 1843 v pěti částech různými spisovateli, editováno a dohlíženo Charlesem Darwinem

1840: Part I. Fossil Mammalia, by Richard Owen (Darwin's introduction)

1839: Part II. Mammalia, by George R. Waterhouse (Darwin on habits and ranges)

1842: The Structure and Distribution of Coral Reefs

1844: Geological Observations of Volcanic Islands

1846: Geological Observations on South America

1849: Geology from A Manual of scientific enquiry; prepared for the use of Her Majesty's Navy: and adapted for travellers in general., John F.W. Herschel ed.

1851: A Monograph of the Sub-class Cirripedia, with Figures of all the Species. The Lepadidae; or, Pedunculated Cirripedes.

1851: A Monograph on the Fossil Lepadidae; or, Pedunculated Cirripedes of Great Britain

1854: A Monograph of the Sub-class Cirripedia, with Figures of all the Species. The Balanidae (or Sessile Cirripedes); the Verrucidae, etc.

1854: A Monograph on the Fossil Balanidæ and Verrucidæ of Great Britain

1858: On the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection

1859: On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life

1862: On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects

1868: Variation of Plants and Animals Under Domestication Vol. 1-2

1871: The Descent of Man and Selection in Relation to Sex

1872: The Expression of Emotions in Man and Animals

1875: Movement and Habits of Climbing Plants

1875: Insectivorous Plants

1876: The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom

1877: The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species

1879: „Preface and 'a preliminary notice'“ in Ernst Krause's Erasmus Darwin

1880: The Power of Movement in Plants

1881: Formation of vegetable Mould Through the Action of Worms

1887: Autobiography of Charles Darwin

A



VESTIGES

OF

THE NATURAL HISTORY

OF

CREATION.

WITH A SEQUEL.

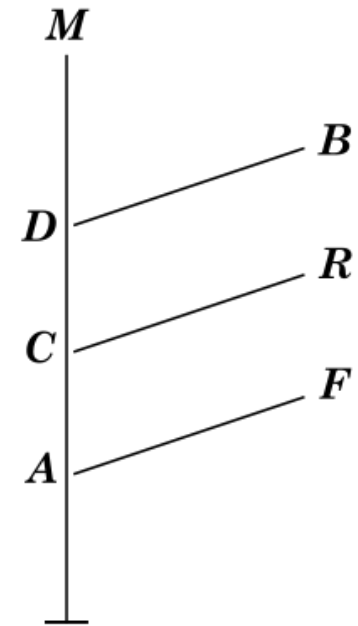
NEW YORK:

HARPER & BROTHERS, PUBLISHERS,

329 & 331 PEARL STREET,

FRANKLIN SQUARE.

B



model of development where fish (F), reptiles (R), and birds (B) represent branches from a path leading to mammals

FIGURE 1.14. (A) Robert Chambers believed that nature's laws could explain the material universe. (B) His *Vestiges of the Natural History of Creation* (published anonymously) described a theory of everything, from the origin of the universe to the origin of life and of humanity.

Evolution © 2007 Cold Spring Harbor Laboratory Press

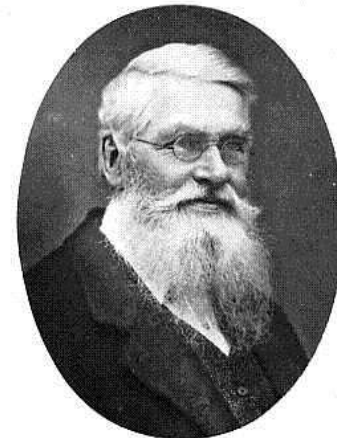
Robert Chambers (published anonymously) **1844**

Vestiges of the Natural History of Creation

*It brought together various ideas of stellar evolution with the **progressive transmutation of species** in an accessible narrative which tied together numerous scientific theories of the age.*

Alfred Russel Wallace

(1823 - 1913)



britský přírodopisec, badatel, geograf, antropolog a biolog.
Nezávisle na Charlesi Darwinovi přišel s myšlenkou,
že evoluce probíhá přírodním výběrem, což Darwina přimělo
svou teorii publikovat.



Nejdříve zkoumal povodí Amazonky a poté Malajské souostroví, kde vymezil Wallaceovu linii, která souostroví rozděluje na dvě části, v nichž se vyskytují živočichové příbuzní buď těm v Austrálii nebo těm v Asii.

Je považován za jednoho z největších expertů 19. století na geografickou distribuci živočichů a někdy je nazýván „otcem biogeografie“.

Na rozdíl od Darwina už na počátku své přírodovědecké dráhy věřil v transmutaci druhů. Byl také silně ovlivněn knihou *Vestiges of the Natural History of Creation* („Stopy přírodních dějin stvoření“) Roberta Chamberse.

V únoru 1855 napsal článek *On the Law Which has Regulated the Introduction of Species* („O zákoně, který řídil zrod nového druhu“), který vyšel ve vědeckém časopise *Annals and Magazine of Natural History*. V článku se zabýval geografickým a geologickým rozšířením druhů. Došel k závěru, že „všechny nové druhy vznikly jak časově, tak prostorově současně s blízce příbuzným druhem.“

Publikační činnost:

vydal 22 knih a 747 kratších děl, z nichž 508 bylo vědeckých článků (191 z nich bylo publikováno v Nature).

29 % ze 747 kratších děl bylo o biogeografii a přírodopise, 27 % o evoluční teorii, 25 % byly společenské komentáře, 12 % bylo o antropologii a 7 % o spiritualismu

WALLACE, Alfred Russel. Palm trees of the Amazon and their uses. 1853.

WALLACE, Alfred Russel. The Malay Archipelago. 1869.

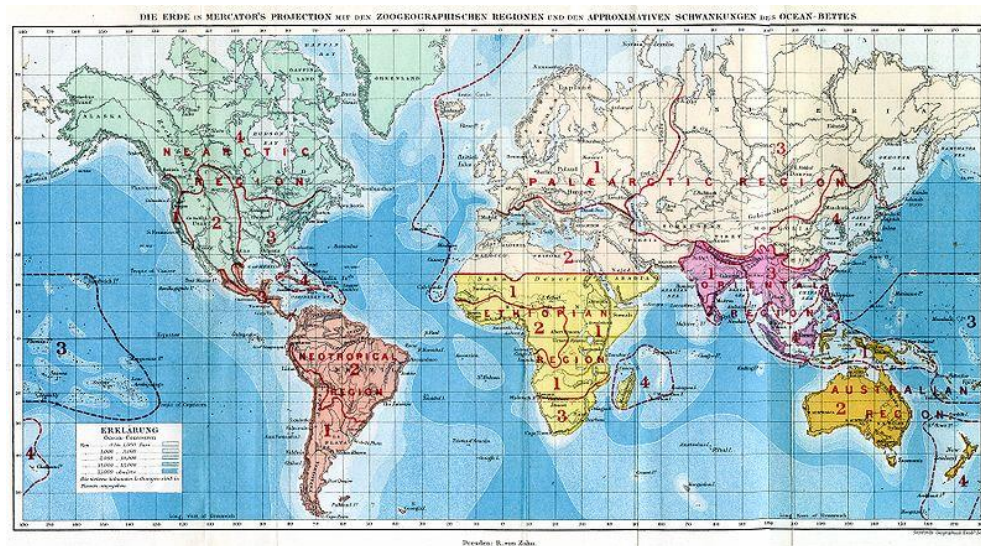
WALLACE, Alfred Russel. Contributions to the Theory of Natural Selection. 1870

WALLACE, Alfred Russel. The Geographical Distribution of Animals. 1876

WALLACE, Alfred Russel. *Tropical Nature, and Other Essays*. 1878.

WALLACE, Alfred Russel. Island Life. 1881

WALLACE, Alfred Russel. Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection, with Some of Its Applications. 1889



V únoru **1858** byl už Wallace na základě svého biogeografického výzkumu pevně přesvědčen o existenci evoluce.

Jak později napsal ve své autobiografii, musel se zabývat nejen otázkou, proč a jak se druhy vůbec vyvíjejí, ale i proč a jak se vyvíjejí v nové a lehce rozlišitelné druhy a jak se přesně adaptují na různé způsoby života.

Wallace svůj objev popisuje následovně:

*Tehdy mi došlo, že tyto nebo jim podobné příčiny neustále fungují i u živočichů; a protože živočichové se většinou rozmnožují mnohem rychleji než lidé, míra úmrtnosti z těchto příčin musí být obrovská, aby dokázala udržet **populaci každého druhu na stabilní úrovni**. Jejich počty se očividně pravidelně nezvyšují, jinak by svět byl už dávno přeplněn těmi druhy, které se množí nejrychleji. Když jsem takto přemýšlel o tak vysoké a pravidelné úmrtnosti, napadlo mě zabývat se otázkou, proč někteří jedinci zemrou a jiní přežijí. A odpověď se sama nabízela, **totiž že přežijí ti nejschopnější** ... a když jsem vzal v úvahu množství jednotlivých odchylek, které jsem za svůj život objevil, vyplývalo z toho, že ve výsledku **v populaci dochází ke všem změnám, jimiž se živočich přizpůsobuje měnícím se podmínkám ... Tímto způsobem by se podle potřeby vyvinuly všechny části uspořádání živočicha a během tohoto procesu by vymřeli jedinci, kteří se nepřizpůsobili**. Tím by se vysvětlovala izolovanost a přesná definovatelnost druhů*

V prvním dopise z 1. května 1857 Darwin napsal, že Wallaceův dopis z 10. října a jeho článek „O zákoně, který řídí zrod nového druhu“ z roku 1855 ukazují, že smýšlejí obdobně a docházejí do jisté míry k podobným závěrům. Dále mu sdělil, že se do dvou let chystá publikovat své teorie.

V druhém dopise z 22. prosince 1857 napsal, že je rád, že Wallace vytváří vlastní teorie o rozšíření živočichů, a dodal k tomu: „Myslím, že zacházím hlouběji do detailů než Vy.“[58] Wallace Darwinovi poslal svou esej z února 1858 s názvem On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely From the Original Type („O tendenci odrůd neustále se oddalovat od původního druhu“) s prosbou, aby ji zkontroloval, a pokud ji uzná za přínosnou, aby ji poslal Charlesu Lyellovi.

Darwin esej obdržel 18. června 1858. I když v ní Wallace nepoužíval Darwinův termín „přírodní výběr“, zmiňoval evoluční mechanismus speciace v reakci na změnu prostředí. V tomto smyslu byla jeho teorie podobná té, na které Darwin pracoval přes dvacet let, ale zatím ji nevydal.

Lyell a Joseph Hooker se rozhodli, že esej vydají spolu s nepublikovanými Darwinovými spisy.

Esej byla spolu s úryvky z Darwinovy eseje, kterou v roce 1847 ukázal Hookerovi, a s úryvky z dopisu, který Darwin poslal Asu Grayovi v roce 1857, **přednesena 1. července 1858 před Linného společností v Londýně.**

Rozdíly mezi Darwinovými a Wallaceovými názory na přírodní výběr

Historikové vědy poukazují na fakt, že ačkoliv Darwin považoval Wallaceovy názory v článku, který od něj dostal, za prakticky stejné jako ty jeho, ve skutečnosti mezi nimi byly rozdíly.

Darwin zdůrazňoval soupeření jednotlivců téhož druhu o přežití a reprodukci, kdežto Wallace kladl důraz na tlaky prostředí, které druhy nutí přizpůsobit se okolním podmínkám.

Wallace si nejspíše přírodní výběr představoval jako druh stabilizačního mechanismu, který pomáhá druhům zůstat přizpůsobené svému prostředí.

V roce 1889 v knize „*Darwinismus*“ Wallace vysvětloval a obhajoval přírodní výběr. Navrhl zde myšlenku, že přírodní výběr možná prohlubuje reprodukční izolaci dvou odrůd tím, že podporuje tvorbu překážek proti hybridizaci, a podílí se tak na speciaci. Navrhl následující scénář. Když velikost odchylky dvou populací jednoho druhu přesáhne určitou hranici a každá z populací se přizpůsobí určitým podmínkám, hybridní potomek bude méně přizpůsobený prostředí než kterýkoli z jeho rodičů, a přírodní výběr tak tyto hybridy odstraní. Za těchto podmínek by přírodní výběr preferoval vytváření překážek proti hybridizaci, protože jedinci, kteří by se hybridnímu páření vyhýbali, by měli schopnější potomky.

Tato teorie je známá jako **Wallaceův efekt**.

jak Darwina tak Wallace ovlivnila práce *On Population* **Thomas Malthus** (1831).

anglického ekonoma a anglikánského pastora, lze jej počítat mezi představitele klasické politické ekonomie. V roce 1798 vydal anonymně spis *Esej o principu populace*. V roce 1803 vydal rozsáhlejší druhé vydání, které podávalo vysvětlení jeho populační teorie. Přednesl tezi, že příčinou bídy (v tehdejší Anglii rostla nezaměstnanost) jsou lidské pudy (potravní a rozmnožovací).

Lidstvo nemá neomezené možnosti, ale naopak je spoutáno populačním zákonem. Podmínky obživy rostou lineárně (aritmeticky), zatímco populace roste geometricky. Byl proto nazýván ekonomem ponuré budoucnosti.

Součástí teorie byly i klesající výnosy v zemědělství-množství zemědělské půdy je omezené a proto dodatečné vklady kapitálu a práce do půdy podléhají působení klesajících výnosů.

Hlavní koncepty působení přírodního výběru během evoluce:

- variabilita jedinců (ne mutace) je přítomna u všech organismů a je zdrojem evolučních změn.
- Přírodní výběr tak limituje geometrický růst populace (Malthus).
- Důsledkem těchto mechanismů, přežijí jen někteří jedinci, takoví kteří mají znaky ovlivňující jejich přežití.
- Jedinci s takovými adaptivními znaky přežijí a předají je tak do dalších generací.
- Tento výběr působící po mnoho generací a měnícího se prostředí vede ve svém důsledku k výběru variant nahrazujících původní organismus.

Počátky biometrie

Michel Adanson (1727-1806)

Familles naturelles des plantes , 1763



"In 1774 Adanson submitted to the consideration of the French Academy of Sciences an immense work, extending to all known beings and substances. It consisted of **27 large volumes of manuscript**, employed in displaying the general relations of all these matters, and their distribution; 150 volumes more, occupied with the alphabetical arrangement of **40,000 species**; a vocabulary, containing 200,000 words, with their explanations; and a number of detached memoirs, 40,000 figures and 30,000 specimens of the three kingdoms of nature. The committee to which the inspection of this enormous mass was entrusted strongly recommended Adanson to separate and publish all that was peculiarly his own, leaving out what was merely compilation. He obstinately rejected this advice; and the huge work, at which he continued to labour, **was never published.**.,,

Potřeboval metodu pro taxonomickou klasifikaci – vytvořil **taxon x character matrix s 65 odlišnými znaky.**

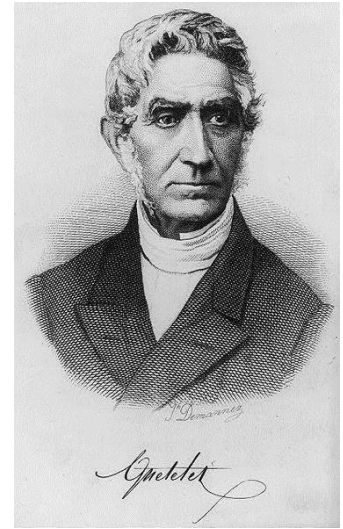
Položil tak základy metod numerické taxonomie.

Lambert Adolphe Jacques Quételet (1796-1874)

belgický astronom, matematik, statistik a sociolog.

Založil a řídil Bruselskou Observatoř a

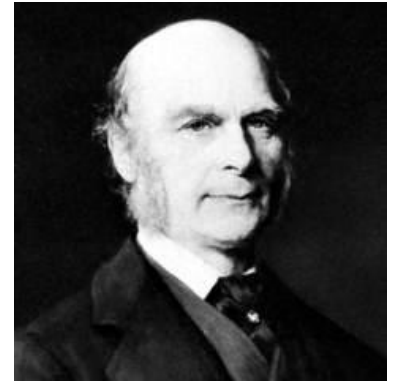
měl vliv na zavedení statistických metod do společenských věd.



Quetelet byl mezi prvními, kteří navrhli použití pravděpodobnosti a statistiky (jako nástroje pro určování odchylek a chyb pro metodu nejmenších čtverců) na sociální vědy. Jeho záměrem bylo něco, co nazýval "sociální fyzika". Chtěl porozumět, jak fungují statistická pravidla na takových jevech, jako je kriminalita, počet uzavřených sňatků nebo počet sebevražd. Záměrem bylo dokázat závislost těchto proměnných na ostatních sociálních faktorech. Tyto názory byly poněkud kontroverzní mezi ostatními vědci jeho doby. *Treatise on Man*

V období let 1830 až 1850 zavedl Quetelet pojem index tělesné hmotnosti používaný dodnes pro stanovení míry obezity a známý pod zkratkou BMI.

Francis Galton (1822-1911)



anglický vědec, činný ve velmi mnoha různých oborech: psychologii a antropologii, statistice, geografii a dalších.

V matematice rozpracoval metody statistického zpracování výsledků pozorování (především metodu vypočítání korelací mezi proměnnými); zavedl **korelační koeficient**

Galton je zakladatelem eugeniky. Galton byl bratrancem Charlese Darwina.

Statisticky studoval lidskou proměnlivost a dědičnost, v kontextu se sociálními otázkami

Hereditary genius (1869) první příklad antropometrie. Dědičnost inteligence – eugenické ideje.

Snaha u důkazu gemulí (volně cirkulujících v organismech a vstupujících do pohlavních buněk) pomocí krve králíků - neúspěšné

Typy znaků

Kvalitativní vs. Kvantitativní znaky, ne-numerické – tvary, formy vs. numerické

Diskrétní (nespojité) vs. Spojité (kontinuální)

1. **Diskrétní** = celá čísla např. počet prašníků
 - a. **Binární** = 2 stavy (0, 1) např. přítomno/absence listů
 - b. **Vícestavové** = více než 2 stavy (0, 1, 2). Květy červené, purpurové, načervenalé. (mohou se re-kódovat do série binárních)
2. **Kontinuální** (nekonečné série čísel mezi stavy) např. měření výšky (1.2 cm, 1.238 cm).

Karl Pearson

(1857 – 1936)

Pearsonova práce se uplatnila v rozvoji matematické statistiky pro oblast biologie, epidemiologie, antropometrie, medicíny a sociálních dějin.

Korelační koeficient - parametrický statistický test (předpokládající normální rozdělení) zjišťující, jak těsný je vztah proměnných a jaký má směr (kladný nebo záporný)

Chí vzdálenost - je založena na korelaci mezi proměnnými, které mohou být identifikovány a analyzovány pomocí vzorů. Je to užitečný způsob určení podobnosti neznámého vzorku s jedním známým. Liší se od Euklidovské vzdálenosti v tom, že bere v úvahu korelace souboru dat, kdy je měřítko neměnná, tj. není závislé na rozsahu měření.

P hodnota - je u testu, kde má tato definice smysl pravděpodobnost, s jakou testovací statistika nabývá hodnot horších (více svědčící o testované hypotéze), než je pozorovaná hodnota statistiky.

Chí kvadrát rozdělení - Toto rozdělení je odvozeno ze součtu nezávislých náhodných veličin s normovaným normálním rozdělením.



počet bliznových laloků u *Papaver rhoeas*

Průměr, odchylka, variační koeficient

Table 3.1. Calculation of mean, variance, standard deviation and coefficient of variation in number of stigmatic bands in capsules of the Poppy, *Papaver rhoeas* (Data from Pearson, 1900)

Number of bands x	Frequency, f	fx	Difference from mean $x - \bar{x}$	Square of difference $(x - \bar{x})^2$	$f \times$ square of difference $f(x - \bar{x})^2$
5	1	5	- 4.8	23.04	23.04
6	12	72	- 3.8	14.44	173.28
7	91	637	- 2.8	7.84	713.44
8	295	2360	- 1.8	3.24	955.80
9	550	4950	- 0.8	0.64	352.00
10	619	6190	+ 0.2	0.04	24.76
11	418	4598	+ 1.2	1.44	601.92
12	195	2340	+ 2.2	4.84	943.80
13	54	702	+ 3.2	10.24	552.96
14	25	350	+ 4.2	17.64	441.00
15	5	75	+ 5.2	27.04	135.20
16	3	48	+ 6.2	38.44	115.32
	2268	22 327			5032.52

$$\text{Mean} = \frac{22\,327}{2268} = 9.8$$

$$s^2 = \frac{\sum f(x - \bar{x})^2}{n - 1} = \frac{\sum d^2}{n - 1} = \frac{5032.52}{2267} = 2.2 \quad s = 1.49$$

$$\text{Coefficient of variation} = \frac{s}{\bar{x}} \times 100 = \frac{1.49}{9.8} \times 100 = 15.2\%$$

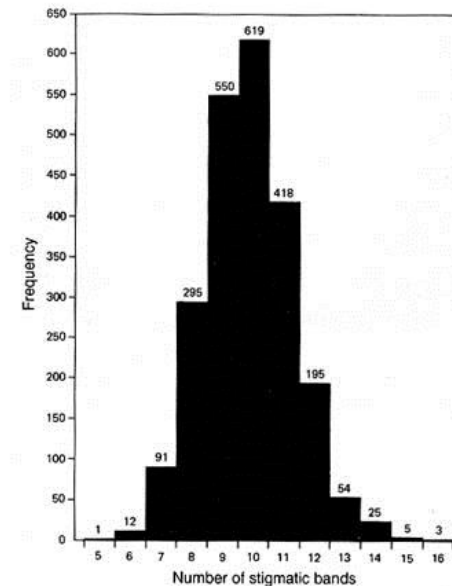


Fig. 3.3. Histogram of Pearson's data (Table 3.1) for the variation in the number of stigmatic bands in a sample of capsules of *Papaver rhoeas*. Such histograms were often used in early biometrical studies. Campbell (1967), discussing the use of histograms, suggests that they should be used only in cases of continuous variation. For examples of meristic or other discontinuous variation, frequency diagrams are preferable; in these, the frequency of each class is indicated by a vertical line on the graph.

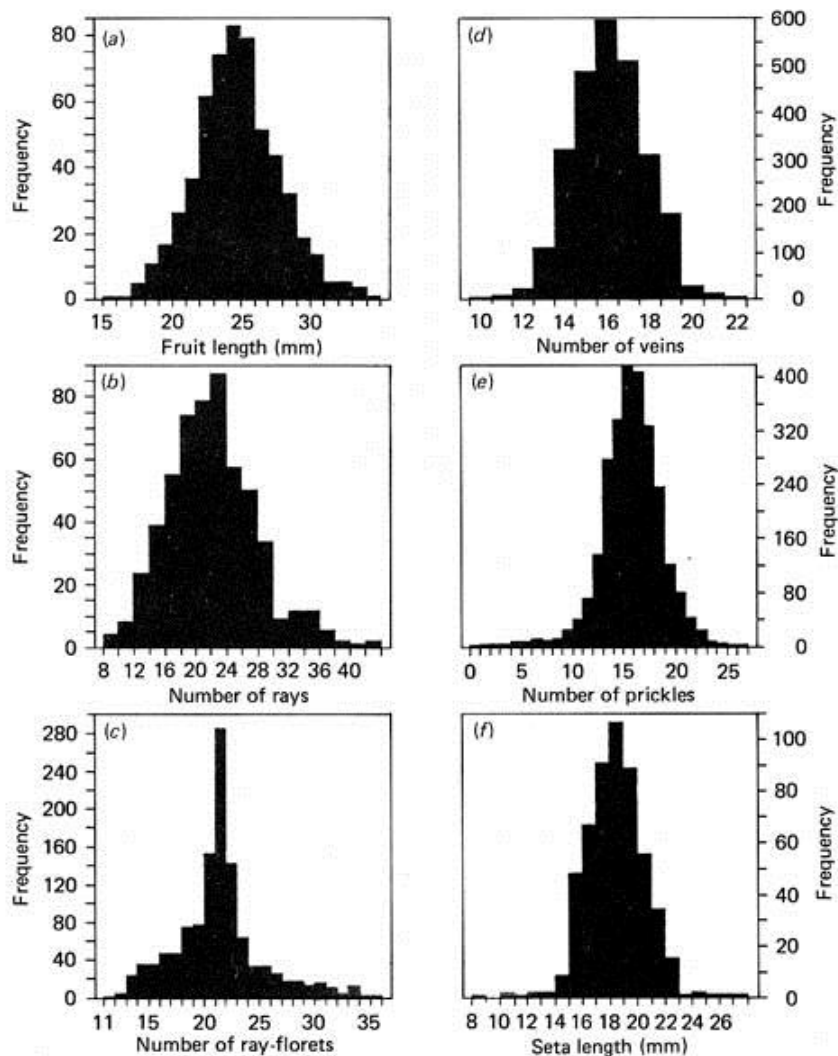


Fig. 3.4. Early botanical results showing approximately normal distributions. (a) Fruit length in the Evening Primrose, *Oenothera glazioviana* (*O. lamarckiana*), for 568 plants collected in October 1893 (De Vries, 1894). (b) Number of primary umbel rays in *Anethum graveolens* for 552 plants collected in July 1893 (De Vries, 1894). (c) Number of ray-florets in Ox-Eye Daisy, *Leucanthemum vulgare* (*Chrysanthemum leucanthemum*), collected from 1133 heads in Keswick, England, July 1895 (Pearson & Yule, 1902). (d) Number of main-branch veins in leaves of Beech (*Fagus sylvatica*) from 2600 leaves (Pearson, 1900). (e) Number of prickles on 2600 leaves of Holly (*Ilex aquifolium*) from trees in Somerset, England (Pearson *et al.*, 1901). (f) Seta length in the moss, *Bryum cirrhatum*, for 522 plants (Amann, 1896).

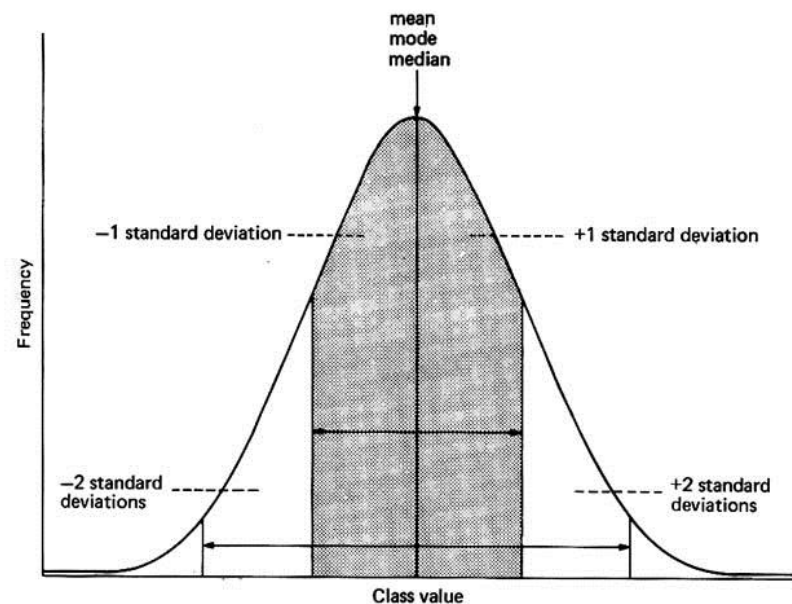


Fig. 3.5. A normal distribution, showing proportions of the distribution that are included between ± 1 standard deviation and ± 2 standard deviations with reference to the mean. (From Srb & Owen, 1958.)

Table 3.5. *Variation in the number of ray-florets in Leucanthemum vulgare* (*Chrysanthemum leucanthemum*)

Number	Ludwig (1895) ^a	5 July 1901 Tower (1902) ^b	30 July 1901 Tower (1902) ^b	Total Tower (1902) ^b
7	2			
8	9			
9	13			
10	36			
11	65			
12	148		1	1
13	427		8	8
14	383		3	3
15	455		6	6
16	479	1	8	9
17	525	0	9	9
18	625	0	8	8
19	856	2	12	14
20	1568	8	19	27
21	3650	17	26	43
22	1790	23	11	34
23	1147	22	10	32
24	812	21	10	31
25	602	22	8	30
26	614	19	5	24
27	375	16	4	20
28	377	14	6	20
29	294	12	4	16
30	196	10	2	12
31	183	16	4	20
32	187	18	2	20
33	307	29	1	30
34	346	20	1	21
35	186	6	0	6
36	64	6	0	6
37	28	0	0	0
38	16	0	0	0
39	16	2	0	2
40	14			
41	0			
42	3			
43	2			
<i>Total</i>	16 800	284	168	452

^aLudwig (1895): Plants from Greiz, Plauen, Altenberg and Leipzig, 1890–5

^bTower (1902): Plants from Yellow Springs, Ohio, USA (two collections and total from same locality)



Komplexní distribuce

Ludwig (1895) počítal jazýčkové květy 16,000 kopretin (*Chrysanthemum leucanthemum*.) Zřejmě však zkombinoval veškerá data a neodlišoval lokality.

Tower (1902) zjistil že existuje časová proměnlivost na stejné lokalitě

Lee (1902) studoval *Ranunculus ficaria* a také zjistil časovou variabilitu v počtu prašníků a blizen

1. velikost, počet pozorování
2. náhodnost vzorkování
3. vliv studované populace, lokality
4. časová proměnlivost
5. vývojová variabilita
6. korelace mezi znaky

Wilhelm Johannsen

(1857-1927)

dánský botanik, experimentální biolog a genetik
Studoval dormanci a klíčení semen

Při studiu proměnlivosti fazolu (*Phaseolus vulgaris*) definoval pojmy fenotyp – genotyp a společně s Batesonem poprvé použil termín GEN

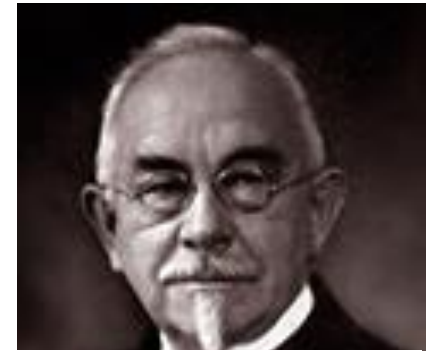
Johannsen, W. (1903) Om arvelighed i samfund og i rene linier. Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, vol. 3: 247-270.

Johannsen, W.L. (1905) Arvelighedslærens elementer (The Elements of Heredity)

Johannsen, W. (1909) Elemente der exakten Erblchkeitslehre.

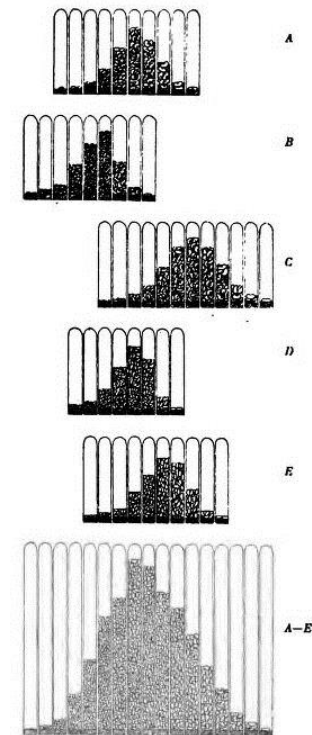
Johannsen, W. (1911) The Genotype Conception of Heredity. American Naturalist 45 (531): 129-159.

<http://www.wjc.ku.dk/wilhelm/>



158

THEORY OF EVOLUTION



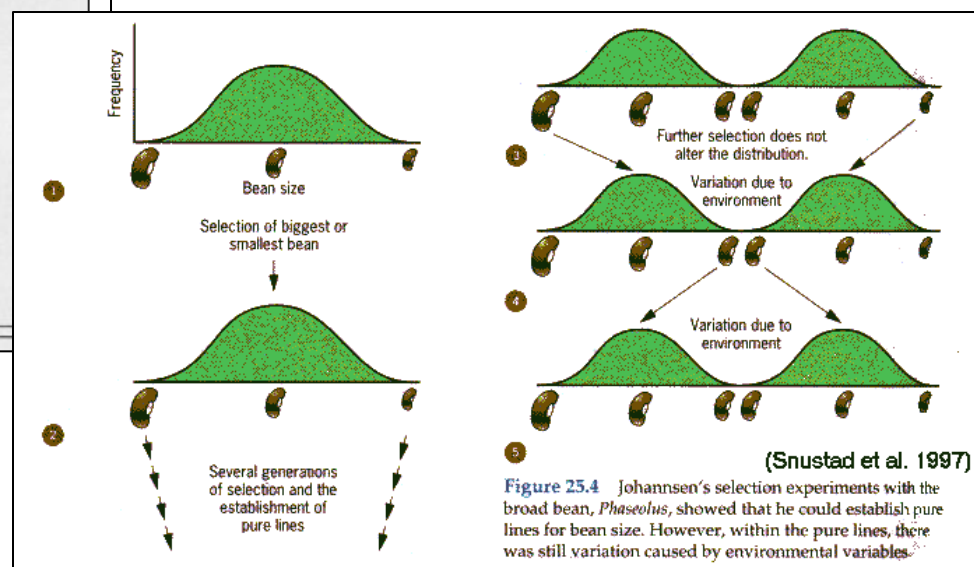
I

FIG. 81. Pure lines of beans. The lower figure gives the general population, the other figures give the pure lines within the population. (After Johannsen.)

Tabulka 4.1. Dvě čisté linie fazolu obecného (*Phaseolus vulgaris*)
(Johannsen, 1909)

Průměrná váha vybraných malých semen (v gramech)	Průměrná váha potomstva	Průměrná váha vybraných velkých semen (v gramech)	Rok	Průměrná váha vybraných malých semen (v gramech)	Průměrná váha potomstva	Průměrná váha vybraných velkých semen (v gramech)
30	36	40	1902	60	63	70
25	40	42	1903	55	75	80
31	31	43	1904	50	55	87
27	38	39	1905	43	64	73
30	38	46	1906	46	74	84
24	37	47	1907	56	69	81
Čistá linie „A“				Čistá linie „B“		

rozdíly v hmotnosti
v jednotlivých letech
přičteny
vlivu prostředí



Gaston Bonnier (1853 - 1922)

Flore complète illustrée en couleurs de France (12 svazků, 1912-24)

Zabýval se výzkumem vlivu podnebí na vývoj rostlin a také stavbou a funkčností jejich orgánů.

He was an early exponent of **experimental plant ecology**. He transplanted alpine plants between the Alps and Pyrenees and the research garden in Fontainebleau. The results were published in:

Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Revue Générale de Botanique 2 (1890): 513-546.

Les plantes arctiques comparées aux mêmes espèces des Alpes et des Pyrénées (1894).

Nouvelles observations sur les cultures expérimentales à diverses altitudes et cultures par semis. Revue Générale de Botanique 22 (1920): 305-326.

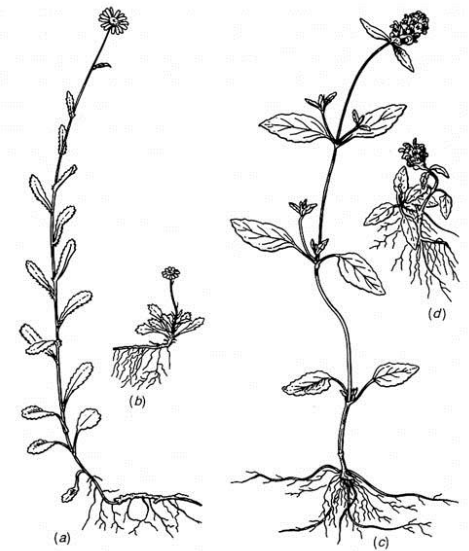
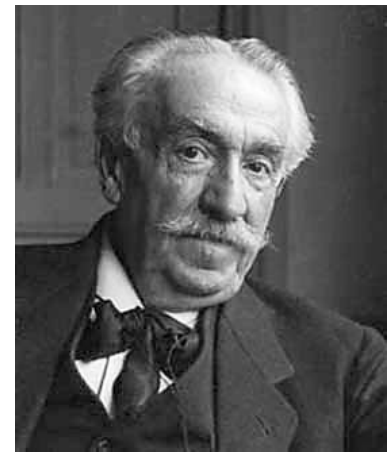


Fig. 4.1. Two examples of Bonnier's transplant experiments, showing the dwarfing effect of cultivation of ramets of the same clone at high altitudes. (a) & (b) Lowland and mountain *Leucanthemum vulgare* (*Chrysanthemum leucanthemum*). (c) & (d) Lowland and mountain *Prunella vulgaris*. (From Bonnier, 1895.)

Frederic E. Clements – studoval *Phleum* and *Epilobium*. Věřil že druhy se mohou přeměňovat (transformovat) (*P. alpinum* na *P. pratense* a *E. angustifolium* na *E. latifolium*). Věřil také (a byl za to kritizován) že celá vegetace dané oblasti je živých organismem a také se vyvíjí

Karl Wilhelm von Nägeli – (Mnichov) studoval *Hieracium*. Působení živinami bohaté versus kamenité chudé půdy přeměnilo zakrslou (alpinskou) formu. Objevil chromosomy (1842), korespondoval s J.G. Mendelem.

Anton J. Kerner von Marilaun (1831-1898) – (Vídeň)
Pflanzenleben, 1890-1891 (The Natural History of Plants, Their Forms, Growth, Reproduction, and Distribution).
prováděl transplantační pokusy, ale dospěl k jiným závěrům než Bonnier and Clements, a to že “transformace” nezahrnuje žádné trvalé, nebo dědičné změny
!