

Neodarwinismus a August Weismann

UWE HOSSFELD, MICHAL V. ŠIMŮNEK & ULRICH KUTSCHERA

Neo-Darwinism and August Weismann. The article commemorates the centenary of the death of August Weismann (1834–1914), a German zoologist who in the second half of the 19th century contributed significantly to the development of the theory of evolution (which he called the ‘transmutation hypothesis’) and the theory of selection. The article also describes some 19th century ways of understanding neo-Darwinism and Weismann’s contribution to its general acceptance, which was fundamentally linked to a new formulation of the theory of heredity (which used the notion of heredity of germ plasm/Keimplasma) and a radical departure from Lamarckism.

Keywords: evolution • neodarwinismus • Weismann

Úvodem

Jeden z mála biologů, kteří se v druhé polovině 19. století zasadili o prosazení selekční teorie, byl německý zoolog August Weismann (1834–1914), který působil ve Freiburgu/Breisgau a od jehož úmrtí uplynulo sto let. Již koncem 60. let 19. století odhalil protivy v ontogenetických a saltacionistických teoriích. Poukázal např. na to, že „náhlá, skoková proměna“ druhů není myslitelná, „protože by druh musela učinit neschopným existence (existenzunfähig)“ (Weismann, 1886, s. 264). Weismann se ale nemohl se svou kritikou prosadit, protože saltacionismus byl po tzv. znovuobjevení Mendelových pravidel/zákonů dědičnosti znovu nevýslovně populární (Šimůnek, 2010). Weismann byl dále jedním z prvních biologů, kteří ověřovali působení selekce experimentálním způsobem, když např. různé zbarvené housenky vysadil na různě zbarvené pozadí, aby je tak vystavil útoku možných dravců (Weismann, 1876). Pro další rozvoj evoluční myšlenky byl důležitý především tím, že počátkem 80. let 19. století navrhl teorii přirozeného výběru, která se obešla bez mechanismu získaných vlastností. Tím se stal ústředním iniciátorem tzv. neodarwinismu a zřejmě i jedním z nejvlivnějších evolučních teoretiků 19. století po Charlesi Darwinovi (Gaupp, 1917; Churchill, 1985, 1987; Mayr, 1985; Churchill/Risler, 1999). Weismannova kritika tzv. lamarckismu probíhala zejména od 80. let 19. století a byla součástí neodarwinismu. Trvalo ovšem dalších zhruba padesát let, nežli v tzv. syntetické teorii lamarckistické myšlenky z evoluční teorie víceméně zmizely (Junker & Hoßfeld, 2009, Kutschera, 2009).

Neodarwinismus

Vlastní pojem ‚neodarwinismus‘ použil původně Darwinův žák George John Romanes roku 1895, když se pokusil označit Weismannovu evoluční teorii, navazující tehdy na dílo Alfreda Russela Wallace (Kutschera & Hoßfeld, 2013a, 2013b). Romanes v ní přitom viděl odklon od vlastní Darwinovy evoluční teorie, která obsahovala lamarckistické elementy. Coby neodarwinismus označoval „čistou selekční teorii za vyloučení jakékoli jiné doplňující teorie“ (Romanes 1895, s. 12). Od této doby se pod tímto označením rozumí především selekční teorie, které neobsahují lamarckistické pomocné principy.

Je v zásadě fascinující pozorovat, že Weismann – obdobně jako dříve Lamarck – formuloval svou klíčovou myšlenku relativně pozdě během své kariéry. Až do roku 1881/1882 věřil, ostatně jako většina jeho dobových kolegů, na dědičnost získaných vlastností. Když tuto teorii roku 1882 odmítl, bylo mu již sedmačtyřicet let a byl nucen nově přeformulovat své dřívější pozice a názory. Musel především ukázat, že dostatečná dědičná variabilita může vzniknout i bez lamarckistických faktorů. Z tohoto důvodu se více než jedno desetiletí (1882–1895) věnoval převážně genetickým otázkám. Práce na nové teorii dědičnosti později označil jako „prostředek k vyššímu cíli“, tedy k dosažení evoluční teorie jako takové (Weismann, 1913, 1, s. III).

Weismann patřil k prvním příznivcům Darwina v Německu. Dokonce už jeho nástupní přednáška z roku 1868 byla nazvána: *O oprávněnosti darwinovské teorie (Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie)*. Již v této době pro něj byla evoluční teorie, kterou nazýval jako tzv. transmutační hypotézu (Transmutationshypothese), „... jedinou, dnes oprávněnou vědeckou domněnkou o vzniku organických forem“ (Weismann, 1868, s. iii). Další pokrok vědecké diskuse měl být očekávatelný pouze tehdy, jestliže se bude otevřená otázka evolučních mechanismů řešit právě na této bázi.

Východiskem Weismannových úvah týkajících se evolučních mechanismů byla selekční teorie. Mezi biology přitom byl nejzásadovějším zastáncem přirozeného výběru v 19. století. Tak např. psal, že pokud by bylo možné prokázat pro jeden znak, že se jedná o přizpůsobení, potom „nemáme žádné jiné vysvětlení pro jeho vznik, nežli přírodní šlechtění“ (Weismann, 1876, s. 85). Selektce není potřebná jen pro vznik, nýbrž také pro udržení toho kterého orgánu. Pouze „prostřednictvím nepůsobící selektce je udržován na úrovni svého vývoje“ a „klesá od této úrovně nezadržitelně, i když velmi pomalu, jakmile již nemá žádnou hodnotu pro udržení druhu“ (Weismann, 1893, s. 51). Ústřední problém kauzality evoluce představoval ovšem jiný bod: námitky Asy Graye, Carla von Nägeliho a jiných učinily zřejmým, že Achillovou patou selekční teorie byl doklad dostatečné variability. V období před rokem 1882 se Weismann ještě domníval,

že zásadní zdroj variability představuje dědičnost získaných vlastností. Vyslovil se ale striktně proti ortogenetickým teoriím (Weismann, 1868, s. 25–26).

Dědičná variabilita (a tím i evoluce organismů) nenásleduje tedy dle Weismanna podle určeného směru, variabilita ovšem také není zcela nespoutaná. Považoval za jednostranné nadsazení „Darwinovské nauky, když se tvrdí, že organismy mohly variovat podle všech možných směrů. Jistě do všech možných, ale také pouze podle možných, čímž se připouští, že jsou také nemožné!“ Toto omezení by se dalo vysvětlit tím, že každý organismus vlastní jisté stabilní vlastnosti, které limitují jeho možnosti variace. Může „variovat pouze podle těch směrů ..., které jsou slučitelné s jeho chemickou a fyzikální konstitucí; nemůže tak vyvolat všechny myslitelné proměny, nýbrž pouze určité, i když tak četné“ (Weismann, 1868, s. 27). Tato myšlenka sice byla po jistou dobu jen málo zohledňována, nicméně se do budoucna ukázala jako důležitá: teprve nedávno byla omezení evolučních možností coby tzv. constraints znovuobjevena (Olsson et al., 2010). Další omezení evolučních možností vznikají podle Weismanna tím, že organismy musí zůstat při každém evolučním kroku životaschopné a selekční tlak na jeden znak může spoluovlivňovat celou řadu dalších znaků (Weismann, 1886, s. 258).

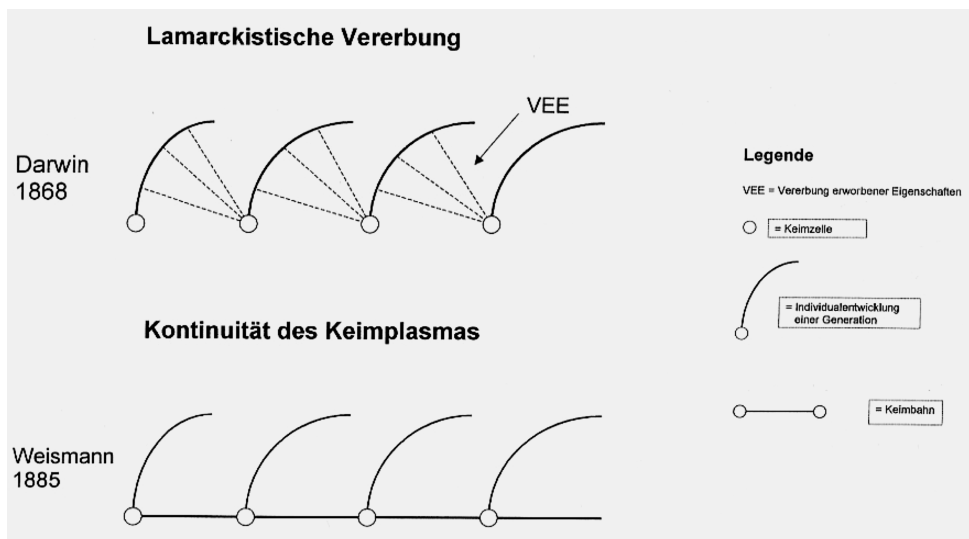
Dědičnost získaných vlastností a teorie zárodečného plazmatu

Tento pro Weismannovy současníky plausibilní model vzniku dědičné variability zpochybnil Weismann počátkem 80. let 19. století, když odvrhl dědičnost získaných vlastností a přešel k čisté selekční teorii (*Über die Vererbung*, 1883). Zcela rozhodující moment při tomto přechodu bylo pozorování, že u převážné části živočichů „jsou zárodečné buňky ... odděleny již v embryogenezi, někdy už úplně na začátku vývoje tělesných buněk“ (Weismann, 1885, s. 53). Protože se přitom (nesprávně) domníval, že během dědičného mechanismu je předávaný substrát neboli jaderné plazma (Kernplasma) spotřebováváno v somatických tělesných buňkách při výstavbě organismu, postuloval striktní rozdělení mezi jadernou plazmou a zárodečnými popř. tělesnými buňkami: musel „považovat za chybnou představu, že by se somatické zárodečné plazma mohlo zpětně proměňovat do zárodečného plazmatu, tedy takovou představu, která by mohla být zhruba označena jako ‚oběh zárodečného plazmatu‘“ (Weismann, 1885, s. 52). Jeho teorie tzv. kontinuity zárodečného plazmatu říká, že zárodečné plazma je od samého počátku oddělené od tělesného plazmatu a že tak změny organismu nemohou mít žádný vliv na zárodečné buňky a jejich zárodečné plazma. Weismann zde i přes různé nepřesné předpoklady projevil správnou intuici,

když dedukoval, že neexistuje žádná reverze fenotypických znaků do genetické informace. Tím byla dědičnost získaných vlastností nemožná. Domníval se nicméně, že závora, která zabraňuje, aby se získané vlastnosti staly dědičnými, je lokalizována mezi zárodečnými a tělesnými buňkami, zatímco je dnes známo, že existuje v každé buňce mezi proteiny a DNA. Weismann ale nenavrhl pouze tento teoretický model, nýbrž poukázal rovněž na těžkosti lamarckistické pozice jako takové. Uvedl četné znaky, které se nedají vysvětlit užíváním/neužíváním. Ptal se např., jak se mají např. dědit přizpůsobení mravenčích kast dělníků a vojáků používáním, když ty se nerozmnožují? A konečně ukázal, kolik známých lamarckistických případů se dá vysvětlit pomocí selekční teorie.

Weismannovo odmítnutí dědičnosti získaných vlastností se považuje za jeho nejdůležitější příspěvek k evoluční teorii, čímž ale vznikla citelná mezera ve výkladu variability. „Kdo se mnou sdílí názor,“ uváděl, „že získané vlastnosti nejsou přenášeny na potomky, ten se zdá vidět svou dosavadní představu o vzniku variability jedinců a hledat nový zdroj tohoto zjevu, bez něhož se nemohou uskutečnit selekční procesy“ (Weismann, 1886, s. 252–253). Weismann rozpoznal, že jím může být proces amfimixe (tzn. rekombinace) při sexuálním rozmnožování. Pohlavní rozmnožování má vytvořit, psal, „materiál na individuálních rozdílech, jehož prostřednictvím selekce přináší nové druhy“ (Weismann 1886: 272). Ale také tento jeho druhý klíčový poznatek představoval zlom v tradičních pojetích. K rekombinaci dědičných vloh může dojít jenom tehdy, když otcovské a mateřské podíly nikoliv ireversibilně splynou, nýbrž pokud zůstávají jako částice a mohou být nově kombinovány. Když se naproti tomu (většina dobových biologů) vycházelo z toho, že dědičnost znamená analogicky promíšení dvou tekutin, vede pohlavní rozmnožování ke sjednocení druhu a nikoli k produkování variability. Možné bylo Weismannovo redefinování pohlavního rozmnožování objevem cytologů, že chromozómy během oplodnění nesplývají. Centrální význam pohlavního rozmnožování a rekombinace pro produkování genetické variability došly plně docenění až ve 30. letech 20. století.

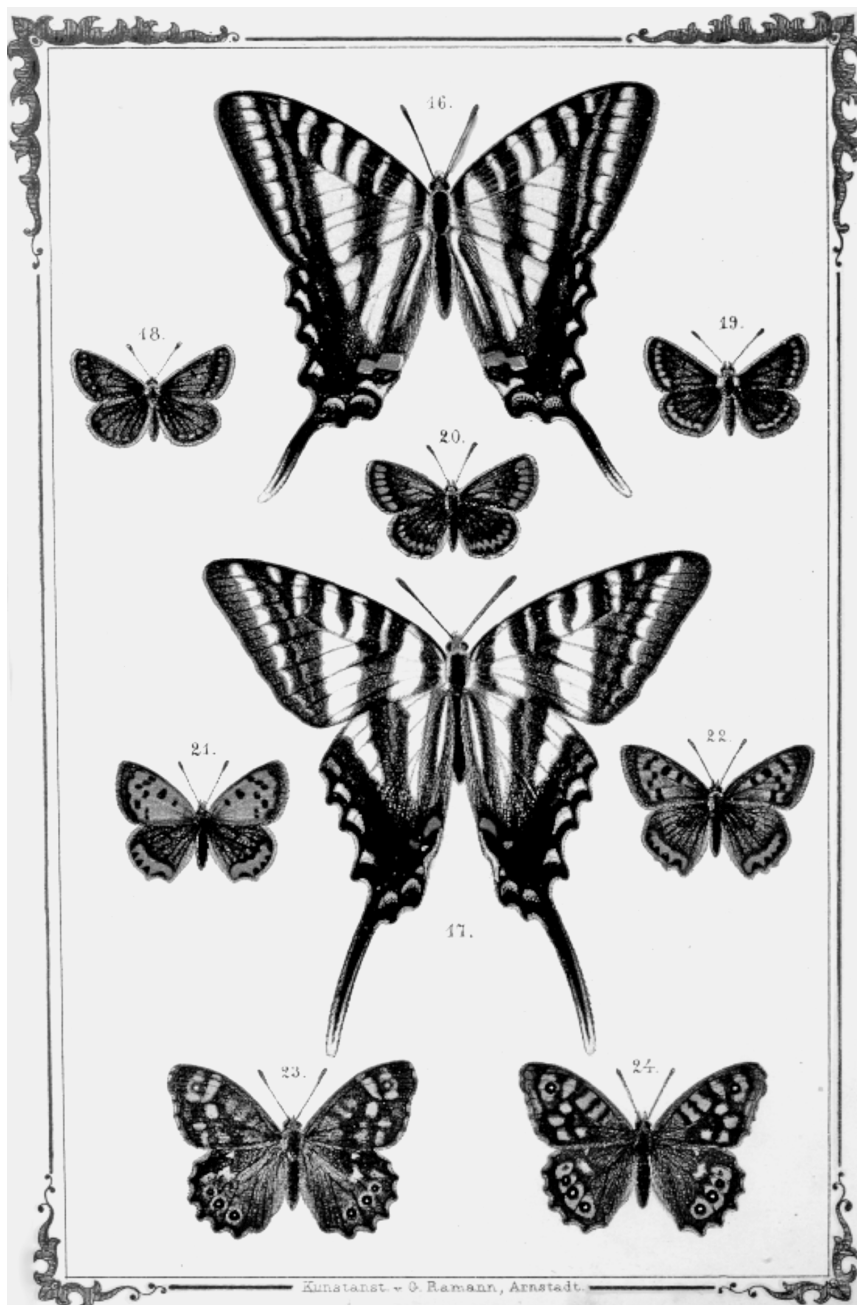
Ačkoliv se některé spekulativní domněnky Weismanna nepotvrdily, položil některými svými do budoucna orientovanými experimenty a teoriemi základy pro renesanci Darwinových teorií ve 20. století. Bezesporu nejdůležitější bylo vyvrácení dědičnosti získaných vlastností a objev, že při pohlavním rozmnožování dochází k rekombinaci, čímž vzniká „nevyčerpatelné množství vždy nových kombinací individuálních variací, jak je pro selekční procesy nezbytné“ (Weismann, 1892, s. 541).



Dědičnost získaných vlastností a teorie zárodečného plazmatu (Junker & Hoßfeld, 2009, s. 158)



August Weismann (Museum für Naturkunde Berlin)



Weismann, August, Studien zur Descendenz-Theorie. I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge, 1875, s. 98

Literatura

- CHURCHILL, Frederick B. From Heredity Theory to *Vererbung*: The Transmission Problem, 1850–1915. *Isis*, 78, 1987, s. 337–364.
- CHURCHILL, Frederick B. Weismann's Continuity of the Germ-Plasm in Historical Perspective. *Freiburger Universitätsblätter*, Bd. 24, Heft 87/88, 1985, s. 107–124.
- CHURCHILL, Frederick B. & Helmut Risler (eds.). *August Weismann: Ausgewählte Briefe und Dokumente*. 2 Bde. Freiburg, Universitätsbibliothek Freiburg, 1999.
- GAUPP, Ernst. *August Weismann. Sein Leben und sein Werk*. Jena, Gustav Fischer, 1917.
- JUNKER, Thomas & HOSSFELD Uwe. *Die Entdeckung der Evolution*. Darmstadt, WBG, 2009.
- KUTSCHERA, Ulrich. *Tatsache Evolution. Was Darwin nicht wissen konnte*. München, dtv, 2009.
- KUTSCHERA, Ulrich & HOSSFELD, Uwe (eds.) Alfred Russel Wallace (1823–1913): The man in the shadow of Charles Darwin. *Theory in Biosciences*, 2013, 132, 4. Special Issue. [2013a].
- KUTSCHERA, Ulrich & HOSSFELD Uwe. Alfred Russel Wallace (1823–1913): The forgotten co-founder of the Neo-Darwinian theory of biological evolution. Editorial. *Theory in Biosciences*, 2013, 132, 4, s. 207–214. Special Issue. [2013b].
- LEVIT, Georgy, MEISTER, K. & HOSSFELD, U. Alternative Evolutionstheorien. In U. Krohs & G. Toepfer (Hrsg.). *Philosophie der Biologie: Eine Einführung*. Frankfurt a. M., Suhrkamp, 2005, s. 267–286.
- LEVIT, Georgy, MEISTER, K. & HOSSFELD, U. Alternative Evolutionary Theories: A Historical Survey. *Journal of Bioeconomics*, 2008, 10, 1, s. 71–96.
- MAYR, Ernst. August Weismann und die Evolution der Organismen. *Freiburger Universitätsblätter*, Bd. 24, Heft 87/88, 1985, s. 61–82.
- OLSSON, Lennart, LEVIT, Georgy S. & HOSSFELD, Uwe. Evolutionary Developmental Biology: Its Concepts and History with a Focus on Russian and German Contributions. *Naturwissenschaften*, 97, 2010, 11, s. 951–969.
- ROMANES, George John. *Darwin and after Darwin: An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions*. 3 vols. Chicago, Open Court, 1892–1897.
- ŠIMŮNEK, Michal V., HOSSFELD, Uwe, BREIDBACH, Olaf & MUELLER Miklos (eds.). *Mendelism in Bohemia and Moravia, 1900–1930. Collection of Selected Papers*. Stuttgart, Franz Steiner Verlag, 2010.

- WEISMANN, August. *Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie*. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1868.
- WEISMANN, August. *Über den Einfluß der Isolirung auf die Artbildung*. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1872.
- WEISMANN, August. *Studien zur Descendenz-Theorie*. Bd. 2, *Ueber die letzten Ursachen der Transmutationen*. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1876.
- WEISMANN, August. *Über die Vererbung*. Ein Vortrag. Jena, Gustav Fischer, 1883.
- WEISMANN, August. *Die Continuität des Keimplasma's als Grundlage einer Theorie der Vererbung*. Ein Vortrag. Jena, Gustav Fischer, 1885.
- WEISMANN, August. Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektions-Theorie [1886]. In WEISMANN, August. *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen*. Jena, Gustav Fischer, 1892, s. 303–395.
- WEISMANN, August. *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen*. Jena, Gustav Fischer, 1892.
- WEISMANN, August. *Die Allmacht der Naturzüchtung*. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena, Gustav Fischer, 1893.
- WEISMANN, August. *Vorträge über Deszendenztheorie*. 2 Bde. 3., přepracované vydání. Jena, Gustav Fischer, 1913.

Summary

Weismann grasped the crucial importance of natural selection in the evolution of organisms better than most of his contemporaries. He realized that the issue of hereditary variability is a central and as yet unanswered question that would decide between the various proposed mechanisms of evolution. By suggesting that variability arises through recombination, he partly answered the question. After the establishment of genetics after 1900 and the development of a theory of mutations, missing elements were just added into a pre-existing conception, which also explained the causality of evolution. The departure from Lamarckism started in the 19th century with Weismann but the process was completed only in the mid-1930s. This was because on the one hand, positive, experimental evidence of Lamarckian effects was missing but on the other hand, hereditary changes (mutations) described by classical genetics turned out to be independent of organisms' adaptive requirements. Last but not least, there was the issue of gradualism in evolution, which in the earliest stage of Mendelism seemed incompatible with the existence of discontinuous mutations. Gradualism in evolution seemed to support the existence of Lamarckian factors that could be explained within the framework of a mutation theory. Eventually, Lamarckism

came to be seen as not directly refuted but rather superfluous and unproven (Levit et al. 2005, 2008; Junker and Hoßfeld 2009).

Authors' addresses:

Uwe Hoßfeld
Arbeitsgruppe Biologiedidaktik,
Biologisch-Pharmazeutische Fakultät,
Friedrich-Schiller-Universität Jena;
Am Steiger 3, Bienenhaus,
D-07743 Jena, Germany
University ITMO, Lomonosova 9,
191002 St. Petersburg, Russia

Michal V. Šimůnek
Kabinet dějin vědy ÚSD AV ČR;
Puškinovo nám. 9,
CZ-160 00 Praha

Ulrich Kutschera
Institut für Biologie,
Universität Kassel,
Heinrich-Plett-Str. 40,
34132 Kassel, Germany