

## SPÓR O DARWINIZM

UKD 575.4:576.12

Przez około siedemdziesiąt lat od swych narodzin był darwinizm bezustannie krytykowany. Przede wszystkim bowiem Darwin i Wallace nie znali jeszcze mechanizmu dziedziczenia cech i dlatego nie potrafili odpowiedzieć na zarzuty, że cechy potomstwa powinny być pośrednie między cechami rodziców i w ten sposób cała populacja powinna się stopniowo ujednoczyć. W tej sytuacji najlepszym wyjaśnieniem procesu ewolucji gatunków wydawał się lamarkizm raczej niż darwinizm, bo lamarkizm – a raczej neolamarkizm – bezpośrednio identyfikował czynniki napędzające ewolucję (czy to rozwój organu pod wpływem jego częstego użycia, czy to siła życiowa), podczas gdy darwinowski dobór naturalny nie mógłby efektywnie oddziaływać na ujednoczające się populacje. Co więcej, neolamarkizm doskonale wyjaśniał powstawanie trendów ewolucyjnych, licznie rekonstruowanych w owym czasie przez paleontologów, natomiast darwinizm natrafiał w tym punkcie na poważną trudność. Wszak dobór naturalny działać miał na rzecz wzrostu przystosowania organizmów do ich lokalnego środowiska i nie mógł, jak się zdawało, wytlumaczyć długotrwałej, kierunkowej ewolucji, prowadzącej na przykład do systematycznego wzrostu wielkości ciała u koni czy też stopnia komplikacji linii łobowej u amonitów. Dopiero po odkryciach Mendla, które wykazały nieciągły, można by rzec, korpuskularny charakter podłoża dziedziczności, po udokumentowaniu, że cechy nabyte w trakcie ontogenezy nie są przez potomstwo dziedziczone, i po odkryciach paleontologicznych, które ujawniły, że trendy ewolucyjne to w gruncie rzeczy jedynie podzbiór wszystkich gatunków danej grupy, które mogły ewoluować w najrozmaitszych kierunkach, ale wymarły, tworząc tylko wrażenie konsekwentnej ewolucji w jednym kierunku – dopiero wówczas utracił neolamarkizm swą atrakcyjność dla ewolucjonistów.

Jednocześnie jednak musiał darwinizm walczyć na drugim, niemal przeciwnym froncie. Mimo bowiem

usiłnych poszukiwań zapis kopalny pełen był luk i nieciągłości między gatunkami, a w laboratoriach eksperymentatorów też się nikomu nie udało doprowadzić do przejścia jednego gatunku w inny. Nigdzie też nie zaobserwowano takiego przejścia w przyrodzie. Wielu biologów akceptowało zatem darwinizm jako wyjaśnienie przebiegu i mechanizmu mikroewolucji – czyli przemian w obrębie gatunku – ale nie jako teorię specjacji, powstawania nowych gatunków, a tym bardziej – nowych planów budowy. Mutacjonizm postulował, że makroewolucja, czyli ewolucja powyżej szczebla gatunkowego, odbywa się poza działaniem doboru naturalnego i napędzana jest mutacjami genetycznymi o większych niż normalnie skutkach dla anatomii organizmu.

Dopiero w latach trzydziestych i czterdziestych naszego wieku darwinizm wyszedł z tej konkurencji zwycięsko. Dzięki pracom Dobzhansky'ego, Fishera, Haldane'a, Huxleya, Mayra, Morgana, Simpsona, Stebbinsa i Wrighta powstała ostatecznie „Nowa Synteza” (15), zwana potocznie neodarwinizmem albo syntetyczną teorią ewolucji. Podstawowe elementy tej teorii są następujące: Budowa i funkcja organizmów (fenotyp) determinowane są przez materiał dziedziczny (geny) w interakcji ze środowiskiem. W procesie rozmnażania płciowego zachodzi rekombinacja materiału genetycznego obojga rodziców, przyczyniająca się do wzrostu zmienności organizmów wewnątrz każdej populacji. Zachodzą też zmiany genetyczne (mutacje).

Na całe spektrum powstającej w ten sposób zmienności wewnątrzpopulacyjnej oddziaływa dobór naturalny i inne siły ewolucyjne (dryf genetyczny, ciśnienie mutacyjne). W przygniatającej większości populacji naturalnych dobór odgrywa jednak zdecydowanie przeważającą rolę i – za pośrednictwem zróżnicowanego sukcesu rozrodczego organizmów w zależności od stopnia ich przystosowania do lokalnego środowiska biologicznego i fizykochemicznego –

powoduje zmiany częstości poszczególnych genów w populacji, a w konsekwencji ewolucję budowy i funkcji organizmów. Oczywiście, to działanie doboru naturalnego limitowane jest własnościami zasobu zmienności wewnątrzpopulacyjnej. Dobór może więc tylko faworyzować najlepiej przystosowane i odrzucać najgorzej przystosowane warianty – ale nic więcej.

Naturalnie muszą się też zdarzać sytuacje ekologiczne, kiedy zasób zmienności wewnątrzpopulacyjnej jest za mały, by zapewnić doborowi naturalnemu potencjał potrzebny do przetrwania populacji, a nawet gatunku. W takich sytuacjach gatunki wymierają. Z pewnością zdarza się nawet, że dobór eliminuje warianty, które w przyszłości – może nawet bardzo bliskiej – okażą się dla przetrwania populacji nieodzowne. Dobór naturalny nie przewiduje jednak przyszłości i nie działa w interesie populacji czy gatunku. Dobór to po prostu wewnątrzpopulacyjny mechanizm faworyzujący organizmy najlepiej przystosowane tu i teraz – jakkolwiek lokalne i chwilowe byłoby ich środowisko. W sprzyjających warunkach ewolucja genetyczna i fenotypowa prowadzić może nie tylko do zmian wewnątrzgatunkowych, ale również do powstania nieodwracalnej izolacji pomiędzy populacjami, które mogły się dotychczas swobodnie krzyżować, i w ten sposób powstają nowe gatunki.

Ponieważ mutacje, które pociągają za sobą znaczne skutki dla fenotypu organizmów, z dużym prawdopodobieństwem naruszają normalny przebieg rozwoju ontogenetycznego, wymagający bardzo delikatnego współgrania wielu rozmaitych procesów determinowanych przez wiele rozmaitych genów, z reguły są one szkodliwe raczej niż korzystne. Toteż zwykle są one eliminowane przez dobór naturalny. Ewolucja odbywa się zatem stopniowo, za pośrednictwem mutacji o niewielkich skutkach fenotypowych. Tempo tej ewolucji zależy naturalnie od najrozmaitszych czynników, z których najważniejsze to warunki ekologiczne oraz zmienność, wielkość i struktura przestrzena populacji. W skali czasu geologicznego i w kontekście kolosalnego zróżnicowania charakteru biologicznego gatunków, tj. ich genetyki, ekologii i biogeografii, a także ich środowiska ekologicznego – ten proces ewolucji kontrolowanej przede wszystkim przez dobór naturalny, który zawsze faworyzuje organizmy najlepiej przystosowane do warunków lokalnych, wyjaśnia zarówno obserwacje biologiczne, jak i dane paleontologiczne.

Począwszy od końca lat trzydziestych neodarwinizm stał się powszechnie obowiązującym paradygmatem biologii ewolucyjnej i był systematycznie wzmocniany i rozbudowywany przez nowe koncepcje teoretyczne i dalsze odkrycia empiryczne. Od pewnego jednak czasu rośnie również opozycja przeciw temu paradygmatowi.

## WYZWANIE BIOLOGII MOLEKULARNEJ

Wyzwanie rzucili przede wszystkim biolodzy molekularni. Okazało się bowiem, że – paradoksalnie wręcz, jeśli przypomnieć wczesne krytyki darwinizmu – genetyczna zmienność wewnątrzpopulacyjna jest znacznie większa, niż by na to pozwalały modele neodarwinowskie. Jak wynika z badań biochemicznych nad populacjami naturalnymi najrozmaitszych organizmów, w każdej populacji bardzo wiele genów występuje w rozmaitych postaciach – jest to zjawisko polimorfizmu genetycznego. Niejasne jest, dlaczego dobór naturalny nie eliminuje wariantów o mniejszej wartości przystosowawczej. Z drugiej zaś strony okazało się, że rozmaite rodzaje cząsteczek biochemicznych ewoluują każda w innym, ale mniej wię-

cej stałym tempie – niezależnie od grupy taksonomicznej, natomiast w zgodzie z tykaniem tzw. zegara molekularnego – co znów nie będzie się godzić z postulatem, że ewolucja ta odbywa się pod kontrolą doboru. Zróżnicowanie między cząsteczkami homologicznymi u odmiennych grup organizmów można zatem wykorzystywać do ustalenia daty ich rozdzielenia się w procesie ewolucji.

Te dwa zjawiska – polimorfizm genetyczny i zegar molekularny – tworzą podstawę dla teorii mutacji neutralnych, zaproponowanej i rozwijanej głównie przez Kimurę (17). Teoria ta postuluje, że znaczna większość mutacji nie ma praktycznie żadnej wartości przystosowawczej, że nie są one ani korzystne, ani szkodliwe i dlatego w ogóle nie są przez dobór naturalny dostrzegane. Ich zjawianie się i rozprzestrzenianie w populacji ma zatem charakter przypadkowy – i to właśnie tłumaczy równomierne tykanie zegara molekularnego. Zdaniem Kimury i jego współpracowników, takie mutacje neutralne odgrywają kluczową rolę w ewolucji. Na pierwszy rzut oka ta teoria wydawać się może nie tylko niedarwinowska, ale wręcz antydarwinowska – wszak traktuje ona dobór naturalny jako mniej istotną siłę ewolucyjną – i w ten właśnie sposób była początkowo traktowana.

Dzisiaj spór wokół teorii mutacji neutralnych jest z jednej strony ostrzejszy, bo i neodarwiniści dysponują już modelami, które mogą polimorfizm genetyczny i zegar molekularny wyjaśnić, z drugiej zaś strony – załagodzony, bo Kimura otwarcie i wyraźnie przyznaje, że jego teoria odnosi się wyłącznie do poziomu molekularnego, natomiast bynajmniej nie uważa on, że bardziej skomplikowane cechy fenotypowe (np. oko czy dłoń ludzka) mogą powstać wskutek akumulacji mutacji neutralnych. Dla neodarwinistów zaś w pełni akceptowalna jest koncepcja, że niefunkcjonalna część cząsteczki każdego enzymu białkowego w komórce ewoluuje na drodze mutacji neutralnych poza kontrolą doboru naturalnego. Po kilkunastu latach niesłychanie zażartej dyskusji między neutralistami a selekcyjonistami ta debata na temat mutacji neutralnych zaczyna więc powoli przygasać.

Przygasa też ostatnio kontrowersja wokół neolamarizmu, rozbudzona niedawnymi doniesieniami z zakresu immunologii (29). Rezurekcja neolamarizmu wiązała się z informacjami, że potomstwo organizmów, które w trakcie ontogenezy uodporniły się na pewne czynniki chorobotwórcze, rodzi się później z odpowiednimi antyciałami. Znaczyłyby to, że cechy immunologiczne nabyte w rozwoju osobniczym podlegają dziedziczeniu, że – innymi słowy – naruszony jest centralny dogmat neodarwinizmu. Wprawdzie dogmat ten i tak jest częściowo już naruszony, bo istnieją mechanizmy dziedziczenia cytogenetycznego, tj. pozagenetycznego, w tym wypadku idzie jednak o atak bardziej frontalny, o zakwestionowanie Weissmannowskiego postulatu, że ontogenetyczne zmiany fenotypowe nie wywołują zmian w materiale genetycznym. Kontrowersja ta przycichła jednak, bo tych rewolucyjnych doświadczeń immunologicznych nikomu się dotychczas nie udało powtórzyć.

Najpoważniejsze wyzwanie nadeszło jednak dopiero na początku lat osiemdziesiątych. Odkryto wówczas wiele mechanizmów molekularnych, powodujących bardzo szybką ewolucję i homogenizację materiału dziedzicznego wewnątrz populacji (1). Wydaje się także, że bardzo szybko zachodzące zmiany molekularne mogą też ubocznie prowadzić do specjacji. W tym momencie trudno jeszcze oszacować efektywność i tempo tych procesów w stosunku do doboru naturalnego, ale z pewnością muszą one odgrywać pokaźną rolę. Te rozmaite mechanizmy tworzą do-

datkową siłę ewolucyjną — obok doboru naturalnego, dryfu genetycznego, ciśnienia mutacyjnego — i o tyle właśnie ich odkrycie prowadzi do modyfikacji neodarwinizmu, który przecież tym poziomem organizacji życia w ogóle się nie zajmował. W tej dziedzinie z pewnością czeka nas jeszcze niejedna niespodzianka i nie ulega żadnej wątpliwości, że jako teoria ewolucji neodarwinizmu był — i musiał być — niekompletny, bo ograniczony do procesów ponadmolekularnych.

## PUNKTUALIZM

Z punktu widzenia paleontologów i geologów — a może także z punktu widzenia tzw. wykształconego ogółu — o wiele ważniejsze i bardziej spektakularne są jednak krytyki neodarwinizmu, które zgłoszone zostały przez paleontologów i szybko uzyskały ogromny rozgłos zarówno w nauce, jak i poza nią — w prasie i w telewizji.

Kiedy na początku lat siedemdziesiątych Eldredge i Gould zaproponowali swą koncepcję nieciągłych stanów równowagi ewolucyjnej, czyli punktualizmu, nie była to bynajmniej koncepcja rewolucyjna w stosunku do syntetycznej teorii ewolucji. Wręcz przeciwnie — jej podstawą było przeniesienie na grunt paleontologii typowo neodarwinowskiej teorii specjacji allopatrycznej (3). Eldredge i Gould postulowali, że ponieważ wielkie populacje organizmów odznaczają się ogromną bezwładnością ewolucyjną, to nowe gatunki powstają przede wszystkim z małych, izolowanych populacji, żyjących na obrzeżu głównego siedliska gatunku, a ewolucja w takich populacjach odbywa się z reguły bardzo szybko. Toteż prawdopodobieństwo znalezienia w zapisie kopalnym skamieniałości odzwierciedlających to przejście jednego gatunku w drugi jest nikłe, praktycznie zerowe. I to właśnie, a nie luki i nieciągłości zapisu kopalnego, wyjaśnia powszechność „brakujących ogniw” w ciągach ewolucyjnych. Ewolucja ma zatem charakter długich okresów zastoju ewolucyjnego naruszającego krótkimi okresami specjacji i związanej z nią zmiany fenotypowej.

Ta pozornie niewinna koncepcja szybko się jednak bardzo zradycalizowała i już w drugiej połowie lat siedemdziesiątych, a zwłaszcza na początku lat osiemdziesiątych, Eldredge, Gould i Stanley zaczęli mówić o potrzebie zrewolucjonizowania teorii ewolucji (4, 7, 28). Ich postulaty dotyczyły kilku aspektów neodarwinizmu. Po pierwsze więc powiadali, że okresy zastoju ewolucyjnego spowodowane są przede wszystkim ograniczeniami nakładanymi na ewolucję organizmów przez prawa rozwoju osobniczego i strukturę związków pomiędzy genami a fenotypem, a nie przez interakcję między doбором naturalnym oraz biologią i ekologią gatunku. Po drugie traktowali specjację jako wydarzenie dość niezwykle w dziejach gatunku, zachodzące wskutek makromutacji, tj. zmian genetycznych o poważnych skutkach fenotypowych, a nie w wyniku kumulowania przemian mikroewolucyjnych. Wyraźnie zatem rozdzielali mikroewolucję od makroewolucji.

Według tej koncepcji, dobór naturalny w ogóle nie ma nic wspólnego z makroewolucją, a i w skali mikroewolucyjnej jego rola jest mocno ograniczona przez inne czynniki. Pod znakiem zapytania postawiono więc, po trzecie, przekonanie o kluczowej roli doboru naturalnego w ewolucji, a w konsekwencji także i przekonanie o powszechności przystosowania organizmów do ich środowiska. Gould twierdzi, że znaczna część cech fenotypowych nie ma żadnej wartości przystosowawczej, a przynajmniej nie powstała pod wpływem działania doboru naturalnego, a tylko że są to mniej lub bardziej przypadkowe produkty procesu

rozwoju osobniczego, skutki uboczne architektury organizmu (5, 8).

Dyskusja wokół punktualizmu niesłychanie ożywiła paleontologię, bo przyczyniła się do zapoczątkowania pokaźnego programu badawczego. Skoro bowiem w ewolucji gatunków wyróżnić można tylko okresy zastoju i momenty specjacji, skoro wszelka zmiana fenotypowa ma się wiązać z powstawaniem nowych gatunków, które trwają potem niemal niezmiennie aż do chwili, gdy wymierają, to otwiera się niezmiernie szerokie pole dla badań empirycznych w paleontologii. Jak wygląda przebieg ewolucji poszczególnych linii rozmaitych organizmów kopalnych? Jak często pasuje on do postulatów punktualizmu?

Żeby odpowiedzieć na te pytania, trzeba precyzyjnych badań biometrycznych i mikrostratygraficznych. Takich badań podjęto w ciągu ostatnich kilkunastu lat dziesiątki. W ich efekcie udokumentowano bardzo wiele przykładów znaczących i stopniowych przemian ewolucyjnych, co zaprzecza postulatowi punktualizmu. Wykazano ponadto, że pomierzone tempo ewolucji w sposób istotny zależy od okresu czasu, w którym się tę ewolucję obserwuje, że zatem okresy pozornego zastoju mogą w rzeczywistości obejmować przedziały szybszej i wolniejszej ewolucji. Nie ma zatem specjalnego sensu mówić o rozróżnieniu między zastojem a specjacją. Poza wszystkim zaś, specjację można w zapisie kopalnym zidentyfikować — a raczej wyinterpretować — jedynie na podstawie znaczącej zmiany fenotypowej; nic dziwnego więc, że te dwa zjawiska wydają się być ze sobą nierozłącznie związane. W dziedzinie paleontologii teoria nieciągłych stanów równowagi ewolucyjnej nie oparła się testowi empirii (9).

Natomiast na terenie biologii znacznie trudniej jest o bezpośredni test empiryczny punktualizmu, bo nie dysponujemy przecież jakąś statystycznie istotną próbką przykładów specjacji, które można by poddać szczegółowym badaniom genetycznym, żeby stwierdzić rolę makromutacji przy powstawaniu gatunków. Z dostępnych danych genetycznych wynika jednak, że nie istnieje żaden ścisły związek między różnicą fenotypową i genetyczną pomiędzy gatunkami i że nie sposób nic precyzyjnego powiedzieć o naturze mutacji, które się do specjacji przyczyniają. Z drugiej zaś strony tylko bardzo niewiele wiadomo o strukturze relacji epigenetycznych między genami a fenotypem. Nie sposób więc dzisiaj powiedzieć, czy rzeczywiście, jak to twierdzi punktualizm, struktura ta w taki sposób kanalizuje przebieg ewolucji organizmów, że okresy zastoju przerywane są tylko przez specjację. A co do częstości występowania cech pozbawionych wartości przystosowawczej, cały problem należy w gruncie rzeczy do zakresu metodologii — a zatem indywidualnych wyborów filozoficznych — a nie do biologii czy paleontologii. Bo choć Gould niewątpliwie ma rację, że bardzo często adaptacjonści bezpodstawnie się doszukują wyjaśnienia funkcjonalnego wszystkich cech fenotypowych, to jednak nie jest sposób też nigdy powiedzieć, że jakaś cecha w ogóle nie jest przez dobór naturalny kształtowana. Krótko mówiąc, można neodarwinowskie przekonanie o powszechności przystosowania odrzucić, ale nie ma dziś na poparcie takiej postawy żadnych przekonujących argumentów. Toteż nic nie wskazuje w tej chwili na to, by punktualizm i jego konsekwencje teoretyczne były dla biologii akceptowalne.

## DOBÓR GATUNKÓW I TEORIA HIERARCHICZNA

Być może jednak trzeba tę konkluzję opatrzyć jednym zastrzeżeniem. Idzie tu o teorię doboru gatunków (7, 9, 11, 28). Jeśli założyć przez chwilę, że punktualści mają

rację, że cała ewolucja fenotypowa skupiona jest w momentach specjacji, to wielkie trendy ewolucyjne – obejmujące znaczną liczbę gatunków – nie mogą być, wbrew teozom neodarwinizmu, skutkiem systematycznego i długotrwałego działania doboru naturalnego, który faworyzował stale ten sam kierunek ewolucji. Bo przecież – na gruncie punktualizmu – dobór naturalny może skutecznie działać jedynie w obrębie pojedynczego gatunku, a i tam jego efektywność jest bardzo poważnie ograniczona. Natomiast kierunki przemian fenotypowych nowo powstających gatunków jest absolutnie niezależny od kierunku ewolucji ich gatunków macierzystych. Trendy ewolucyjne muszą zatem zawdzięczać swe istnienie jakiemuś procesowi ewolucyjnemu zachodzącemu na wyższym poziomie organizacji biologicznej – muszą polegać na zróżnicowanym tempie powstawania i wymierania nowych gatunków. Temu właśnie procesowi nadano miano doboru gatunków – przez analogię do doboru naturalnego, polegającego na zróżnicowanym tempie rozrodczości i śmiertelności indywidualnych organizmów.

Historycznie rzecz biorąc, teoria doboru gatunków narodziła się właśnie w ten sposób – jako logiczna konsekwencja koncepcji nieciągłych stanów równowagi ewolucyjnej. Nawet jednak jeśli punktualiści nie mają racji i wielkie trendy ewolucyjne mogą być produktem długotrwałej i stopniowej ewolucji kierunkowej, to i tak teoria doboru gatunków może poprawnie opisywać proces ewolucji – a dokładniej, jeden z procesów ewolucyjnych. Wszak gatunki istotnie dają początek innym gatunkom i rzeczywiście wymierają. Pewne gatunki tworzą wiele nowych gatunków, inne zaś – ani jednego; gatunki wywodzące się z pewnej linii ewolucyjnej wymierają częściej niż gatunki pochodzące od innego gatunku macierzystego. Dobór gatunków może zatem działać w przyrodzie.

Ten wniosek stanowi podstawę dla postulatów, że rozwijać dziś trzeba hierarchiczną teorię ewolucji (2, 24). Bo przecież biosfera zorganizowana jest hierarchicznie – od genów poprzez organizmy, populacje, gatunki aż do grup monofiletycznych. I znakomicie można sobie wyobrazić, że na każdym z tych poziomów organizacji odbywa się dobór, a cała ewolucja to właśnie wynik interakcji między tymi procesami zachodzącymi na wszystkich poziomach hierarchii. A jeśli tak, to makroewolucja jest czymś innym od mikroewolucji. Tu już oczywiście wykraczamy poza neodarwinizm. Bo choć i neodarwinowska teoria ewolucji akceptuje hierarchiczną organizację biosfery, ale prawdziwe procesy ewolucyjne odbywają się wedle tej koncepcji tylko na poziomie genów, organizmów i – być może – populacji, a wszystko inne to tylko produkt uboczny tych zasadniczych procesów.

Możliwe, że zachodzi dobór gatunków, a nawet grup monofiletycznych. Możliwe zatem, że poprawna jest hierarchiczna teoria ewolucji. Pytanie tylko – czy rzeczywiście tak jest? Na gruncie rozważań czysto teoretycznych nie sposób tej kwestii rozstrzygnąć. Natomiast na gruncie badań empirycznych nie ma dzisiaj ani jednego przykładu, o którym by można powiedzieć, że przekonywająco wykazuje działanie doboru gatunków, że dowodzi istnienia procesów zachodzących na wyższych poziomach organizacji (9). To oczywiście nie dowód, że hierarchiczna teoria ewolucji jest niestuszna. W nauce jednak obowiązująca powinna zasada, że teoria, której nieodzowność nie daje się (na razie) wykazać, traktowana być powinna jako zbędna. Gdyby ta zasada pragmatycznego redukcjonizmu (10) nie obowiązywała, ciągle jeszcze funkcjonowałby w nauce witalizm, bo nie sposób przecież dowieść, że to

nie siła życiowa organizmów napędza ewolucję, chociaż do wyjaśnienia ewolucji jest koncepcja siły życiowej absolutnie zbędna. I dokładnie tak samo jest w tej chwili z teorią hierarchiczną. Może kiedyś zostanie udowodnione, że nie da się bez niej zadowalająco wyjaśnić jakichś zjawisk ewolucyjnych. Na razie jednak – do niczego nie jest ona potrzebna.

Neodarwinizm wychodzi zatem z tego sporu obronną ręką – choć, znowu, odbywa się to na płaszczyźnie metodologii raczej niż czystej empirii.

## DYWERSYFIKACJA I WYMIERANIE

Bardzo podobna jest sytuacja w sporze na temat dywersyfikacji i wymierania. Dywersyfikacja biosfery, czyli wzrost jej zróżnicowania taksonomicznego w czasie geologicznym to jeden z tych problemów paleontologicznych, które rozważa się dziś przede wszystkim w kategoriach modeli matematycznych i statystyki. Sepkoski zaproponował model wzrostu liczby rodzin zwierząt morskich w fanerozoiku, który zakłada, że tempo powstawania nowych rodzin maleje, a tempo ich wymierania rośnie ze wzrostem liczby rodzin (25, 26). Przy tym założeniu, biosfera powinna dążyć do stanu równowagi pod względem liczby rodzin, co nie wydaje się odzwierciedlać rzeczywistej historii życia na Ziemi. Gdy się jednak ten model uzupełni perturbacjami, wzorowanymi na głównych epizodach wymierania w dziejach biosfery, może on dość dokładnie opisać dane zebrane przez paleontologów. Na podobnych założeniach opiera się także model, który przedstawili niedawno Kitchell i Carr (18). Ich model jednak dopuszcza również perturbacje innego rodzaju, a mianowicie pojawienie się w biosferze innowacji ewolucyjnych, które otwierają pole do dalszego wzrostu zróżnicowania taksonomicznego. Model zatem w ogóle nie dąży do stanu równowagi, a jednocześnie dobrze opisuje dane empiryczne.

Obydwa te modele wykraczają jednak poza paradygmat neodarwinowski, bo odwołują się do procesów operujących na poziomie rodzin, a nie tylko genów, indywidualów czy populacji. W obydwu modelach liczba taksonów wysokiego rzędu oddziaływa bezpośrednio na tempo ich powstawania i wymierania. Można by wprawdzie próbować argumentacji, że ten związek jest w gruncie rzeczy pozorny, że to liczba gatunków oddziaływała w ten sposób na tempo specjacji i wymierania gatunków i że ta relacja jest matematycznie tożsama z założeniem obydwu modeli. Argument ten jednak nie ma żadnego uzasadnienia, bo nie wiadomo, dlaczego właściwie te relacje na poziomie gatunku i rodziny miałyby być tożsame. Wręcz przeciwnie – istnieją poważne argumenty, dlaczego tak być nie powinno.

Znowu zatem mamy tu do czynienia z polemiką z neodarwinizmem. Trzeba jednak zawsze pamiętać, że modele opisują to, co się może zdarzyć, a nie to, co się zdarzyło musi. Tak też jest i z modelami dywersyfikacji – fakt, że mogą one zrekonstruować krzywą zróżnicowania taksonomicznego biosfery, dowodzi tylko, że są to możliwe wyjaśnienia tego procesu. Czy istnieją inne wyjaśnienia? Przede wszystkim zapytać należy, czy na pewno istnieje taki proces. Krzywa zróżnicowania taksonomicznego to etekt nałożenia na siebie dwóch procesów – powstawania i wymierania gatunków. Otóż jeśli założyć, że te dwa procesy mają na przestrzeni fanerozoiku charakter losowy i że są od siebie niezależne, to taki model również nie może być odrzucony jako opis danych paleontologicznych (13, 14). Losowy, stochastyczny model dywersyfikacji nie musi bynajmniej oznaczać, że ewolucja to po prostu dzieło przypadku. Nic podobnego. Taki model oznacza jedynie,

że sumaryczne krzywe powstawania i wymierania taksonów w czasie geologicznym zdeterminowane są przez tak wiele niezależnych lub prawie niezależnych procesów, że w konsekwencji stają się nieodróżnialne od przypadkowych. Ta zaś konkluzja jest w całej pełni zgodna z neodarwinowskim pojmowaniem ewolucji jako wyniku walki o byt w obrębie każdego gatunku, bez żadnych ograniczeń nakładanych przez biologiczne procesy wyższego rzędu. Znow jednak, podobnie jak w przypadku doboru gatunków i teorii hierarchicznej, odwołać się tu trzeba do metodologii. Bo skoro rozmaite modele równie dobrze mogą być zaakceptowane jako wyjaśnienie tego samego zjawiska, to kryteria akceptacji muszą być metodologiczne, a nie czysto empiryczne. Na gruncie pragmatycznego redukcjonizmu neodarwinizm wychodzi z tej kontrowersji zwycięsko – przynajmniej na razie. Jeśli ktoś jednak tę regułę odrzuca, można tu mówić o jego niewystarczalności.

Ogromny rozgłos zyskała ostatnio koncepcja wymierania masowego jako jeszcze jednego procesu ewolucyjnego, zupełnie niezależnego od działania sił mikroewolucyjnych (6, 16, 21). Narodziny tej koncepcji łączą się z hipotezą periodycznego wymierania – być może w konsekwencji cyklicznego ruchu obrotowego Nemesis, dotychczas nie odkrytej gwiazdy-bliźniaka naszego Słońca. Nie warto się tu wdawać w spór na temat tej hipotezy, który był niedawno na tych łamach referowany (23), choć warto wspomnieć, że i w tym przypadku modele losowe dają zadowalające przybliżenie danych empirycznych (12, 19, 22, 27). Wszystko jedno jednak czy wymieranie zdarzało się w dziejach Ziemi periodycznie, czy nieregularnie, czy spowodowane było przez Nemesis, wybuchy wulkaniczne, zmiany klimatu czy cykle geochemiczne – nie ma to dla teorii ewolucji żadnego znaczenia. Sam problem wymierania masowego i jego przyczyn jest, rzecz jasna, fascynujący. Oczywiście – gdyby paroksyzmy wymierania spowodowane były katastrofami ekologicznymi o globalnym zasięgu, to zyskałoby to zjawisko inny wymiar, niż gdyby jego przyczyny tkwiły w powolnych przemianach klimatycznych.

I oczywiście – łatwiej sobie wyobrazić, że organizmy przystosowane do swoich lokalnych warunków dają sobie radę z czynnikami działającymi stopniowo niż z kataklizmami; w tym zatem sensie nowoczesna teoria kataklizmów przywołuje wydarzenia bardziej odległe od codzienności ewolucyjnej, dalej wykraczające poza zakres działania sił mikroewolucyjnych. Ale przecież nikt przy zdrowych zmysłach, żaden najbardziej zakuty zwolennik neodarwinizmu nie kwestionował idei, że zdarzają się w dziejach Ziemi katastrofy i że w efekcie tych katastrof wyćpione zostają gatunki, które – ze względu na swe dobre przystosowanie do lokalnego środowiska – mogłyby jeszcze żyć i ewoluować. Krótko mówiąc, nikt nigdy nie postulował, że dobór naturalny jest wszechmocny i zapewni gatunkom nieśmiertelność. Jego skuteczność zależy od najrozmaitszych czynników – między innymi od środowiska ekologicznego i zachodzących w nim procesów fizykochemicznych. Ten oczywisty element neodarwinizmu został niesłusznie przez wielu krytyków tej teorii przeoczony.

## SYSTEMATYKA I BIOGEOGRAFIA

Najradykalniejsza krytyka neodarwinizmu – a właściwie całej biologii ewolucyjnej – pochodzi jednak od systematyków i biogeografów. Opierając się na logicznych konsekwencjach metody kladystycznej, Nelson i Platnick twierdzą, że teoria neodarwinowska poddana już została testowi empirycznemu i sfalsyfikowana, że zatem powinna

być definitywnie odrzucona (20). Metoda kladystyczna, coraz powszechniej dziś akceptowana i stosowana w analizie związków filogenetycznych między rozmaitymi taksonami, nie pozwala bowiem, nie może pozwolić, na identyfikację gatunku macierzystego dla żadnego rozważanego gatunku. Za pomocą kladystyki ustalić można tylko, które spośród rozważanych, współczesnych sobie taksonów stanowią grupę siostrzaną, czyli najbliższą ze sobą spokrewnioną. Po pierwsze jednak nigdy nie wiadomo – i nie może być wiadomo – czy nie istnieją lub czy nie istniały w przeszłości geologicznej grupy organizmów jeszcze bliżej spokrewnione z jednym z taksonów „grupy siostrzanej”. Innymi słowy, każde nowe znalezisko – czy to organizmów współczesnych, czy to skamieniałości – może radykalnie zmienić nasze wyobrażenie o związkach filogenetycznych między taksonami już znanymi. Po drugie zaś nawet jeżeli założyć, że znamy już wszystkie taksony i że nasza wiedza o strukturze związków między nimi jest kompletna, to i tak nie wystarczy to jeszcze, żeby powiedzieć, który gatunek jest macierzysty, a który potomny. Do tego celu potrzeba by bowiem także kompletnej wiedzy o rozmieszczeniu czasowym tych gatunków, a tymczasem taka wiedza jest niemożliwa – zasięgi stratygraficzne gatunków kopalnych mogą być tak bardzo zniekształcone przez najrozmaitsze procesy geologiczne i zwykłe szczęście (lub pech) paleontologów, że gatunek macierzysty znany będzie tylko ze skał znacznie młodszych od skał zawierających gatunek potomny. Krótko mówiąc, nigdy nie możemy osiągnąć pewności co do naszych rekonstrukcji filogenetycznych. Bardzo podobne są najważniejsze argumenty Nelsona i Platnicka z dziedziny biogeografii historycznej. Ich zdaniem, nie sposób uzyskać pewności na temat historii poszczególnych faun, czyli ich pochodzenia biogeograficznego – nie sposób zidentyfikować obszaru macierzystego, centrum powstawania taksonów.

Te rozważania prowadzą najbardziej radykalnych kladystów do zakwestionowania neodarwinizmu. Skoro bowiem nie można zrekonstruować ewolucyjnych linii genealogicznych, to w takim razie – powiadają Nelson i Platnick – teoria, która zamierza istnienie i charakter owych linii wyjaśnić, nie może być teorią naukową. Trudno odmówić temu wywodowi logiki. Ale jego konkluzja zakłada jednak milcząco, że jedynie wiedza pewna – albo przynajmniej taka, co do której wiadomo, w jaki sposób ową pewność osiągnąć – zasługuje na miano naukowej. To prawda, że tylko w nadzwyczaj sprzyjających okolicznościach zrekonstruować można linię ewolucyjną ponad wszelką wątpliwość. Na ogół – rekonstrukcje obdarzone są pewną dozą spekulatywności i traktować je trzeba jako hipotezy. Po pierwsze jednak żądanie wiedzy pewnej – czy choćby tylko na pewno falsyfikowalnej – to postulat niesłychanie maksymalistyczny. Po drugie zaś hipotezy dotyczące poszczególnych linii ewolucyjnych są egzemplifikacjami hipotezy znacznie ogólniejszej – że mianowicie zachodzi ewolucja. A wprawdzie można i tę hipotezę kwestionować, ale trzeba wówczas podać inne wyjaśnienie hierarchii systematycznej świata organicznego, na której istnieniu się metoda kladystyczna opiera.

## ZAKOŃCZENIE

Spór o darwinizm toczy się dzisiaj na najrozmaitszych płaszczyznach – od biologii molekularnej po systematykę i paleontologię. I na każdej płaszczyźnie inny jest jego przebieg i inne rezultaty. Na poziomie biologii molekularnej odkrywane są dzisiaj zjawiska, o których się Darwinowi i neodarwinistom nawet nie śniło. Wyjaśnienie tych zja-

wisk z pewnością teorię ewolucji kolosalnie wzbogaci, a może i poważnie zmodyfikuje. W obrębie paleontologii i systematyki prowadzi się natomiast wiele debat empirycznych i teoretycznych na temat poprawności i kompletności systematycznej teorii ewolucji – ich rozstrzygnięcie zależy jednak w znacznej mierze od opcji metodologicznych. Warto to sobie uświadomić.

#### LITERATURA

1. Dover G.A., Flavell R.B. (red.) – Genome Evolution. Academic Press 1982.
2. Eldredge N. – Unfinished Synthesis. Oxford University Press 1985.
3. Eldredge N., Gould S.J. – Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. [In:] Schopf T.J.M. (red.) – Models in Paleobiology. Freeman and Co. 1972.
4. Gould S.J. – Is a new and general theory of evolution emerging? Paleobiology 1980 vol. 6.
5. Gould S.J. – Covariance sets and ordered geographic variation in *Cerion* from Aruba, Bonaire and Curacao: A way of studying nonadaptation. Systematic Zoology 1984 vol. 33.
6. Gould S.J. – The paradox of the first tier: An agenda for paleobiology. Paleobiology 1985 vol. 11.
7. Gould S.J., Eldredge N. – Punctuated equilibria: The tempo and mode of evolution re-considered. Paleobiology 1977 vol. 3.
8. Gould S.J., Lewontin R.C. – The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. Proceedings of the Royal Society of London, seria B 1979 vol. 205.
9. Hecht M.K., Hoffman A. – Why not Neodarwinism? A critique of paleobiological challenges. Oxford Surveys in Evolutionary Biology 1986 vol. 3.
10. Hoffman A. – Paleobiology at the crossroads: A critique of some modern paleobiological research programs. [In:] Grene M. (red.) – Dimensions of Darwinism. Cambridge University Press 1983.
11. Hoffman A. – Species selection. Evolutionary Biology 1984 vol. 18.
12. Hoffman A. – Patterns of family extinction depend on definition and geological timescale. Nature 1985 vol. 315.
13. Hoffman A. – Neutral model of Phanerozoic diversification: Implications for macroevolution. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 1986 vol. 172.
14. Hoffman A., Fenster E.J. – Randomness and taxonomic diversification in the Phanerozoic: A simulation. Palaeontology 1986 vol. 29.
15. Huxley J. – Evolution: The Modern Synthesis. Allen and Unwin 1942.
16. Jablonski D. – Background and mass extinctions: The alternation of macroevolutionary regimes. Science 1986 vol. 231.
17. Kimura M. – The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press 1983.
18. Kitchell J.A., Carr T.R. – Nonequilibrium model of diversification: Faunal turnover dynamics. [In:] Valentine J.W. (red.) – Phanerozoic Diversity Patterns. Princeton University Press 1985.
19. Kitchell J.A., Pena D. – Periodicity of extinctions in the geologic past: Deterministic versus stochastic explanations. Science 1984 vol. 226.
20. Nelson G., Platnick N.I. – Systematics and biogeography. [In:] Ho M.W., Saunders P.T. (red.) – Beyond Neo-Darwinism. Academic Press 1984.
21. Raup D.M. – Biological extinction in Earth history. Science 1986 vol. 231.
22. Raup D.M., Sepkoski J.J. – Periodic extinction of families and genera. Science 1986 vol. 231.
23. Ryszkiewicz M. – Wielki spór o wielkie wymieranie. Prz. Geol. 1986 nr 1–2.
24. Salthe S.N. – Evolving Hierarchical Systems. Columbia University Press 1985.
25. Sepkoski J.J. – A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria. Paleobiology 1979 vol. 5.
26. Sepkoski J.J. – A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction. Paleobiology 1984 vol. 10.
27. Sepkoski J.J., Raup D.M. et al. – Was there 26-Myr periodicity of extinctions?: Discussion. Nature 1986 vol. 321.
28. Stanley S.M. – Macroevolution: Pattern and Process. Freeman and Co. 1979.
29. Steele E.J. – Somatic Selection and Edaptive Evolution. University of Chicago Press 1979.

#### SUMMARY

The two main points of the neodarwinian theory of evolution are: (i) that evolution results interaction between environment, organisms, and various evolutionary forces (natural selection, genetic drift, mutation pressure), among which natural selection plays the dominant role under the majority of normally encountered conditions; and (ii) that macroevolutionary patterns also are a product of the same interaction, but extended over vast time spans and huge numbers of species. Molecular biologists, however, have recently discovered many mechanisms that add to the list of evolutionary forces and thus require a modification of the theory. Paleontologic and systematic challenges to the neodarwinian theory have thus far been less successful. Punctuated equilibrium may describe patterns of phenotypic evolution as revealed by the fossil record, but it does not force biologists to accept anything new about evolution. The same conclusion holds for mass extinctions and cladistics. The theory of diversity dependent diversification and the theory of species election and its extension into the hierarchical theory of selection, in turn, describe evolutionary forces that may potentially exist. Their real operation in nature, however, still remains unproven. Their acceptance or rejection depend therefore on methodological options.

#### РЕЗЮМЕ

Два основных правила неодарвиновской теории эволюции следующие: (1) эволюция является последствием взаимодействия между средой, организмами и разными эволюционными силами (естественный отбор, генетический дрейф, мутационное давление), среди которых естественный отбор играет главную роль в большинстве естественных условий; (2) макроэволюция тоже является результатом того же взаимодействия, но растянутого на огромные периоды времени и большое количество пород. Молекулярные биологи открывают всё новые механизмы, которые следует добавить к списку эволюционных сил и тогда неодарвиновская