

Jolanta Koszteyn
Piotr Lenartowicz SJ

Integracja dynamiki biologicznej a drzewa rodowe istot żywych

„[Darwin] ...zapropował koncepcję rozgałęziającej się ewolucji, zakładającą pochodzenie wszystkich gatunków istot żyjących na Ziemi od wspólnego przodka [...] [;] żaden wykształcony człowiek nie kwestionuje zasadności teorii ewolucji, o której wiemy dziś, że jest prawdziwa. Podobnie potwierdzono w pełni większość szczegółowych tez Darwina, takich jak wspólne pochodzenie, stopniowość (gradualizm) ewolucji [...]”¹

Hipoteza wspólnego drzewa rodowego. Jedną z fundamentalnych tez, a w praktyce dogmatów współczesnej biologii jest twierdzenie, że wszystkie formy biologiczne, czyli wszystkie żywe osobniki, należą do jednego, wspólnego drzewa rodowego. Np. pawian — zgodnie z tezą wspólnego rodowodu — jest blisko spokrewniony z człowiekiem, ale w dalszej perspektywie także z rybami i płazami, z owadami, a nawet bakteriami.

W niniejszym szkicu zamierzamy poddać dokładniejszej analizie niektóre elementy tej tezy. Może to ułatwić ocenę poziomu jej wiarygodności.

I. PROBLEM CIĄGŁOŚCI I NIECIĄGŁOŚCI W OPISIE FORM ŻYJĄCYCH

Podobieństwa a „wspólnota rodowa”. Najpoważniejszym — naszym zdaniem — i pozornie rozstrzygającym argumentem na korzyść jednego drzewa rodowego jest

¹ Z wykładu Ernsta Mayra, wygłoszonego 23 września 1999 wobec Królewskiej Szwedzkiej Akademii Nauk w Sztokholmie, por. [Mayr 2000 60,63].

odwołanie się do faktu, że wszystkie formy żywe, budując swoje organy, startują z poziomu prawie identycznego zespołu prostych związków organicznych (ściśle określonych cukrów i ściśle wyselekcjonowanych form aminokwasów), stosują prawie identyczne formy szyfrowania molekularnego (czyli prawie identyczny kod DNA), wykorzystują prawie identyczne mechanizmy translacji molekularnej, prawie identyczne mechanizmy przenoszenia energii i wykazują wielkie, trudne do wyjaśnienia w kategoriach przypadku, podobieństwa w konstrukcji takich elementarnych podzespołów funkcjonalnych, jak niektóre enzymy i niektóre organelle komórkowe.

Globalny, niezmienny, «znormalizowany» — czyli, jak to się mówi w biologii molekularnej «konserwatywny» — charakter pewnych rozwiązań strukturalno-funkcjonalnych daje się prześledzić aż do samych początków życia na Ziemi (por. np. [Dixon, Webb 1979 656—663]).

«Globalna normalizacja biologiczna» nie ogranicza się do poziomu materiału organicznego. Dotyczy też budowy podzespołów. Przykładem może być nośnik energii chemicznej (cząsteczka ATP), lub protoporfiryna IX — element stanowiący strukturalny prekursor nośników elektronów (cytochromy), nośników energii fotonów (chlorofile), nośników grup chemicznych (hemoglobiny). W innej skali «globalna normalizacja biologiczna» objawia się w zasadzie identyczną budową rzęsek (eukarionty) i wici lokomocyjnych (prokarioty) — wzór $9 \times 2 + 2$ (por. [Barrington 1972 40—41]).

Perfekcyjność w zjawisku normalizacji. Analiza dynamiki mechanizmów działających w oparciu o znormalizowane podzespoły biologiczne wykazuje niezwykłą oszczędność energetyczną i materiałową. Wydaje się, że tego typu systemy osiągają efektywność, której fizycznie nie da się przewyższyć. Można by to określić jako „perfekcyjność”. Zatem globalna normalizacja biologiczna oznaczałaby ekstremalną techniczną doskonałość (optymalność) podzespołów dynamiki biologicznej.

Zjawisko tej normalizacji (standaryzacji) jest — w znacznej mierze — niezależne od fluktuacji fizykochemicznych parametrów środowiska.

Troficzny aspekt normalizacji. Dzięki normalizacji biochemicznej, podzespoły wyprodukowane przez jeden typ organizmu mogą być wykorzystywane przez zupełnie inny typ. Można to porównać do zalet normalizacji gwintów w technologii stworzonej przez człowieka. Śruby mocujące, wydobyte z jednego urządzenia, mogą być wykorzystywane w innym — bez konieczności przetapiania i formowania od nowa. Przykładowo, materiał organiczny dostarczany heterotrofom przez autotrofy jest przyswajalny bez konieczności cofania się w katalizie do poziomu surowca mineralnego. Analogicznie, muszki owocowe (*Drosophila*) wykorzystują gotową strukturę sitosterolu wydobytą z tkanki roślin (por. [Harborne 1997 141]), a robak *Microstomum lineare* i niektóre ślimaki nagoskrzelne wykorzystują gotową strukturę nematocysty wyprodukowanej przez stułbę (por. [Saunders 1963 207], [Prosser 1978 513], [Ruppert, Barnes 1994 408—409]).

Normalizacja globalna, mimo fundamentalnego biologicznie znaczenia, jest jedynie cząstkowym, wyabstrahowanym aspektem dynamiki różnorodnych skądinąd organizmów. Nie jest ona — w naszym przekonaniu — wyrazem «jedności bytu», a tylko oczywistym przejawem prawdziwego, obiektywnego podobieństwa różnorodnych bytów. Mechanizm powstawania podobieństw nie musi być tożsamy z mechanizmem powstawania niepodzielnej całości bytowej. Obserwowane podobieństwa nie są bardziej rzeczywiste niż obserwowane nieciągłości pomiędzy różnymi formami dynamiki biologicznej. Jedne i drugie wymagają odpowiedniego, proporcjonalnego wyjaśnienia.

Hipoteza równorzędności cech opisowych. Aby wytłumaczyć pojawienie się istotnych, systemowych odrębności pomiędzy różnymi formami np. kręgowców (ryb, ssaków, ptaków, gadów lub płazów) używa się ekstrapolacji, startującej z poziomu mikroewolucji (różnic pigmentacji, skali ciała, zmian wielkości lub kształtu uzębienia):

Główną kością niezgody w kontrowersji na temat makroewolucji było twierdzenie Darwina i jego zwolenników, że makroewolucja to jedynie rozszerzenie mikroewolucji zachodzącej na poziomie populacji i gatunku. Jak to wyraziłem w roku 1942 [Mayr 1942 298]: „Wszystkie procesy i zjawiska makroewolucji oraz początki wyższych kategorii taksonomicznych można wyprowadzić ze zmienności wewnątrzgatunkowej, mimo że pierwsze kroki takich procesów są zwykle bardzo niewielkie”. To stwierdzenie jako konieczny wniosek wynika z faktu, że każdy osobnik ma tylko jeden genotyp, obojętne czy badamy go jako element populacji, gatunku czy wyższego taksonu². [Mayr 1988 400]; por. też [Krzanowska *et al.* 1997 340—341], [Rieger *et al.* 1968], [Szymura 1998].

Pojęcie cechy. Zmiany ewolucyjne są opisywane w kategoriach różnic, a różnice w oparciu o pojęcie cech opisowych. Pojęcie cechy ma więc kluczowe znaczenie dla oceny charakteru różnic pomiędzy organizmami.

Definicja cechy biologicznej jest zazwyczaj niezwykle ogólnikowa. Jest to „właściwość danego obiektu lub procesu przyrody żywej dająca się rozpoznać, określić i analizować odpowiednimi metodami badawczymi” [Jura, Krzanowska 1998 II 94]. Koncepcja cechy biologicznej musi być zanalizowana dokładnie.

Klasyfikacja cech. Podstawą klasyfikacji cech biologicznych może być:

- POWTARZALNOŚĆ LUB NIEPOWTARZALNOŚĆ w kolejnych pokoleniach,
- KORELACJA LUB BRAK KORELACJI z parametrami otoczenia, i wreszcie
- INTEGRACJA LUB BRAK INTEGRACJI wewnętrznej [Lenartowicz 1986 94 i nn.].

² The major bone of contention in the controversy about macroevolution was the claim made by Darwin and his followers that macroevolution is nothing but a magnified extension of evolution at the level of populations and species. As I stated it in 1942 [Mayr 1942 298]: „All the processes and phenomena of macroevolution and the origin of higher categories can be traced back to intraspecific variation, even though the first steps of such processes are usually very minute”. This statement is a necessary corollary of the fact that an individual has only a single genotype, whether we study him as a member of a population, a species, or a higher taxon.

Pojęcie integracji odnosi się do układów, których dynamika wyklucza podzielność struktur — np. silniki techniczne i biologiczne, system fotofosforylacji cyklicznej, ATP-aza protonowa (por. [Lenartowicz 1986 216—257], [Lenartowicz 1993a], [Lenartowicz 1993b]). Pojęcie korelacji jest znacznie szersze i odnosi się do takich zjawisk, które są ze sobą powiązane, choć owa więź nie jest relacją przyczynowo-skutkową, ani nie wynika z samych praw materii martwej — chodzi tu np. o dopasowanie ząbków w zamku błyskawicznym, śruby i nakrętki, główki i panewki stawu, o dynamikę ucieczki w obliczu zagrożenia (por. [Lenartowicz *et al.* 1999], [Lenartowicz, Koszteyn 2000a]).

W oparciu o trzy wyżej wymienione kryteria da się wyróżnić osiem grup cech opisowych, które można obserwować w dowolnej, indywidualnej formie biologicznej (Tab. 1).

Tabela 1. Klasyfikacja opisowych cech formy żywej

	Ti	Th	Aq	Af	Ii	Ir	Bp	Bb
Korelacja z otoczeniem	+	+	+	+	–	–	–	–
Powtarzalność w populacji	–	+	–	+	–	+	–	+
Integracja	–	–	+	+	–	–	+	+
	1	2	3	4	5	6	7	8

1. Cechy traumatyczne osobnicze (Ti) — np. uszkodzenia zaszyfrowanych odcinków DNA, zatrucia, oparzenia, otarcia, okaleczenia itp.

2. Cechy traumatyczne dziedziczne (Th) — defekty struktur i funkcji pojawiające się w kolejnych pokoleniach.

3. Cechy adaptacyjne ilościowe (Aq) — wewnętrznie zintegrowane zmiany skali rozwoju jednego, lub kilku organów, wykazujące wyraźną korelację ze zmianami otoczenia. Przykładem może być zmiana gęstości futra, proporcji tułowia i kończyn, rozwoju tkanki tłuszczowej lub rozwoju uzębienia.

4. Cechy adaptacyjne funkcjonalne (Af) — wewnętrznie zintegrowane i wyraźnie skorelowane z parametrami otoczenia zmiany zasady działania pewnych organów. Przykładem może być zmiana systemu lokomocji i aparatu gębowego jaka zachodzi podczas przepoczwarczenia się gąsienicy w postać motyla, zmiana skrzeli zewnętrznych u aksolotla na worki płucne salamandry, wreszcie odwracalne — w ramach tego samego osobnika — zmiany płci u pewnych gatunków ryb i skorupiaków.

5. Cechy identyfikacji osobniczej (Ii) — Organizmy żywe posiadają swój własny system oznakowania. Z reguły dotyczy on powierzchni danego osobnika, co innym organizmom ułatwia jego rozpoznanie, identyfikację. Cechy rozpoznawcze są produkowane na różnych poziomach złożoności danego osobnika, od poziomu makromolekuł (np. osobniczo niepowtarzalne sekwencje aminokwasów wbudowane w strukturę makromolekuł funkcjonalnych — antygeny molekularne), aż do poziomu anatomicznego (np. osobniczo niepowtarzalny układ pasków u zebra). Te cechy mogą mieć

np. charakter przestrzenny (wzór linii papilarnych), barwny (niepowtarzalny wzór pigmentacji tęczówki, plamy barwne na futrze), akustyczny (np. tembr głosu) lub zapachowy.

Cechy oznakowania osobniczego nie są skorelowane z cechami otoczenia, ale są stałym elementem konkretnej, jednostkowej formy żywej. W wypadku uszkodzenia są z reguły regenerowane w identycznej formie.

6. Cechy identyfikacji rasowej (Ir) — zespół powierzchniowych i w zasadzie niezintegrowanych cech, które pozwalają rozpoznać pewien konkretny typ formy adaptacyjnej (ekofenotypu).

Rasa naturalna, «dzika», nie jest — przede wszystkim — zbiorem osobników, populacją, ale jest pewną szczególną formą adaptacji. Osobniki danej rasy łączy tożsamość pewnych systemowych rozwiązań (Af), które gwarantują wysoki poziom efektywności działania w danej sytuacji środowiskowej. Rozmnażanie wsobne sprawia, że genetyczne elementy mechanizmów adaptacyjnych nie ulegają uszczupleniu lub wyeliminowaniu. Hybrydom, czyli mieszańcom dwu ras, groziłaby utrata owej doskonałości adaptacyjnej. Charakterystyczny system oznakowania pozwala na odnalezienie właściwego partnera do rozrodu. To są właśnie cechy identyfikacji rasowej.

7. Cechy «osobowości» (Bp) — z logiki tabeli I wynika, że teoretycznie mogłaby istnieć cecha, która nie wykazuje powtarzalności w kolejnych pokoleniach, nie jest skorelowana z otoczeniem, ale jest wewnętrznie zintegrowana. Byłaby to zatem pewna niepowtarzalna, osobnicza integracja, czyli to, co u człowieka nazywamy „osobowością”.

8. Cechy podstawowe (Bb) — wewnętrznie zintegrowany zespół cech, pojawiający się w kolejnych pokoleniach niezależnie od parametrów otoczenia. Te cechy sprawiają, że rozpoznajemy kota w żbiku, rysiu, panterze, tygrysie i lwicy, a konia w kucyku, zebrze, osłe i tarpanie. „To, co laik określa jako „rodzaj zwierząt”, jest często rodziną: biedronki (*Coccinellidae*), [...] dzięcioły (*Picidae*), jaskółki (*Hirundinidae*) i tak dalej” [Mayr, 1974 111, 113], por też [Smith 1992 72].

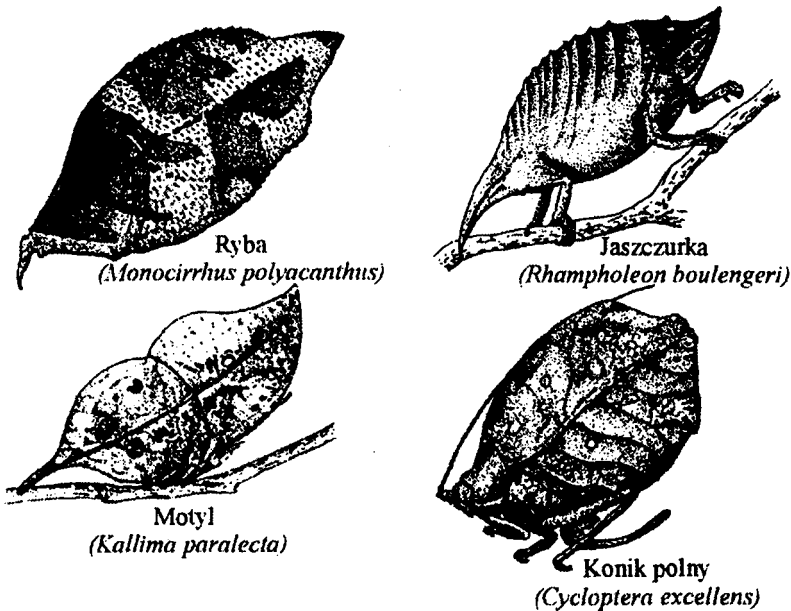
Powyższa klasyfikacja dotyczy cech fenotypowych (obserwowalnych, mierzalnych), a nie cech lub właściwości, które moglibyśmy określić jako „genotyp”, „potencjał”, „potencjał genetyczny”, bądź „potencjał rozwojowy” danej formy biologicznej.

Nieredukowalność wyróżnionych kategorii cech. Porównajmy ze sobą cechy identyfikacji osobniczej (Ii) z cechami adaptacyjnymi ilościowymi (Aq). Poszczególne osobniki danej rasy (odmiany) mogą w różnym stopniu rozwinąć swoje organy, mogą się różnić umięśnieniem, masywnością kośćca, wielkością zapasów tłuszczu. Tego typu różnice NIE STANOWIĄ O IDENTYFIKACJI OSOBNICZEJ. Dlatego otyły osobnik, po kuracji odchudzającej, pozostanie jednak w pełni rozpoznawalny. Cechy identyfikacji osobniczej podlegają niezależnej segregacji genów, czyli drugiemu prawu genetyki mendelowskiej. Jest to zespół nieskorelowany wewnętrznie i nie wykazujący też żadnej naturalnej więzi z pozostałymi, głębszymi cechami danej formy biologicznej. Z samego wzoru linii papilarnych nie można określić, czy mamy do

czynienia z misiem koala, czy z człowiekiem (por. [Henneberg *et al.* 1998]). Z sekwencji aminokwasów tworzących antygen nie można określić do jakiej grupy biologicznej należy dany organizm. Cechy adaptacyjne natomiast mają oczywistą strukturę zintegrowaną, której nie da się — bez wchodzenia w patologię — traktować na równi z losowym zespołem determinant identyfikacyjnych. Mówiąc obrazowo, identyfikator (numer rejestracyjny) pojazdu zwanego amfibią, może składać się z losowo dobranych elementów cyfrowych. Jednak wewnętrzna struktura modułu lokomocji naziemnej i modułu lokomocji nawodnej nie może podlegać «niezależnej segregacji».

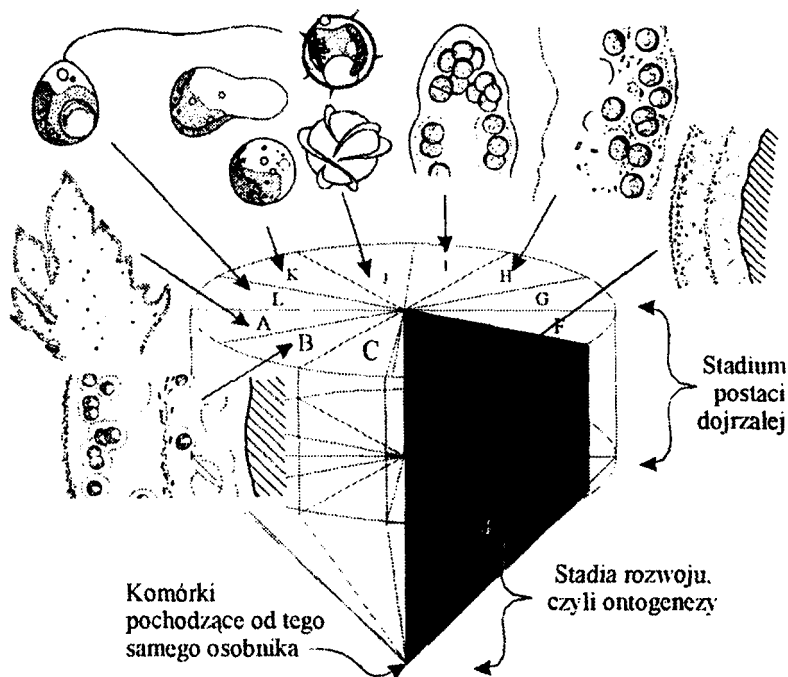
«*Natura*» formy biologicznej. Co decyduje o «naturze», istocie konkretnej formy biologicznej? Nie decydują parametry ilościowe cech adaptacyjnych (np. wielkość, masa, proporcje struktur ciała lub tempo przebiegu jakiegoś procesu). Tym bardziej nie decydują zespoły cech identyfikujących rasowo lub osobniczo. Takie cechy nie pozwalają na poznanie właściwości bytu, którego są identyfikatorami. Numererek z szatni nie informuje nas, czy zostawiono teczkę, futro, czy parasol.

Ryby, jaszczurki, motyle, pasikoniki mogą przybierać formy liścia. Jednak nawet laik, przyjrząwszy się bliżej takiej maskaradzie, łatwo zorientuje się, że ma do czynienia z owadem lub jaszczurką, a nie z liściem (por. Ryc. 1).



Ryc. 1. Oczywisty kontrast pomiędzy cechami powierzchniowymi a systemowymi. Zmodyfikowane wg [Cott 1940] i [Grant 1963 98]

Zatem o naturze konkretnej formy biologicznej decyduje zespół wewnątrznie zintegrowanych (niepodzielnych) systemów dynamicznych i behawioralnych konkretnego typu, a ściślej biorąc pewien bardzo złożony i perfekcyjny potencjał do rozwoju takich systemów. Te zjawiska należą do CECH PODSTAWOWYCH I ADAPTACYJNYCH FUNKCJONALNYCH. Tu docieramy do fundamentalnej dla biologa koncepcji „normy reakcji” (Woltereck).



Ryc. 2. Różnorodność ekofenotypów *Celloniella palensis*. Zmodyfikowane wg [Kuhn 1971 132].

Pojęcie normy reakcji. Czym jest norma reakcji? Przykładem niech będzie glon z grupy złotowiciowców — *Celloniella palensis* [Kühn 1971 130—132]. Żyje on w strumieniach górskich i potokach, gdzie — zależnie od szybkości prądu wody — występuje w całej gamie różnorodnych postaci. Pojawiają się tam formy jednokomórkowe, poruszające się bądź przy pomocy długiej wici, bądź ruchem amebowatym dzięki systemowi kurczliwych mikrofibryli. Występują formy liściaste, podobne do glonów, kolonie w otoczce galaretowatej, bądź w twardej otoczce zbudowanej z węglanu wapnia. Organizm ten potrafi też budować piękne w swej doskonałości formy przetrwalnikowe o idealnie kulistej skorupce, wyposażonej w ochronne, usztywniające grzebienie (por. Ryc. 2). Można więc powiedzieć, że *Celloniella palensis* nie ma stałego kształtu, nie ma stałej skali wielkości, nie ma stałej formy dynamiki, ani stałe-

go składu chemicznego. Jak kot w butach ze znanej bajki, przekształca się ona w różne postacie, które można określić mianem ekofenotypów.

Dziedziczenie tendencji. Proces dziedziczenia nie oznacza przekazywania zaktualizowanych adaptacji, struktur fenotypu dojrzałego. Taki proces nie istnieje. Dziedziczenie jest przekazywaniem tendencji rozwojowych, tendencji modułarnych (repertuaru takich tendencji).

Aby prawidłowo i wyczerpująco opisać naturę *Celloniella* trzeba wykryć i zbadać wszystkie jej ekofenotypy. Pojedynczy osobnik, w jednym i tym samym czasie, w jednym i tym samym środowisku ujawnia tylko jeden swój ekofenotyp. Aby opisowo wyczerpać całą plastyczność rozwojową, strukturalną i dynamiczną konkretnej formy biologicznej niezbędne są długotrwałe obserwacje i eksperymenty, prowokujące daną formę do ujawnienia swoich rzeczywistych możliwości. Tylko nieliczne gatunki organizmów żywych mają w miarę dokładnie opisaną swoją normę reakcji.

Wewnętrzna jedność normy reakcji. Norma reakcji jest zatem terminem wieloznacznym. Z jednej strony odnosi się do opisu całego wachlarza zrealizowanych fenotypów adaptacyjnych (ekofenotypów). Jest to ZAKTUALIZOWANA norma reakcji. Nie może się objawić w jednym osobniku, a jeśli nawet, to nie równocześnie.

Z drugiej strony termin „norma reakcji” może odnosić się do tego, co nazwaliśmy zbiorem modułów w sensie genetycznym. W tym sensie norma reakcji jest NIE-ZAKTUALIZOWANYM, ale RZECZYWIŚCIE ISTNIEJĄCYM, WIELORAKIM POTENCJAŁEM ROZWOJOWYM danej formy żywej. Istnieje ona w każdym osobniku (danej formy biologicznej) i to w każdej chwili.

To ostatnie stwierdzenie ma niezmiernie ważne konsekwencje teoretyczne. KAŻDY OSOBNICZY EKOFENOTYP MÓGLBY BYĆ «WSPÓLNYM PRZODKIEM» WSZYSTKICH POZOSTAŁYCH EKOFENOTYPÓW DANEJ NORMY REAKCJI. Trudno nie zauważyć tu bliskiej analogii ze zjawiskiem totipotencjalności komórek somatycznych, ujawnianym w praktyce klonowania. Większość pojedynczych wyspecjalizowanych komórek somatycznych może stać się, *de facto*, «wspólnym przodkiem» całej plejady różnorodnych, wyspecjalizowanych komórek całości sklonowanego organizmu.

Norma reakcji a filogeneza. Norma reakcji jest pojęciem wyprowadzonym z obserwacji wspólnego rodowodu, «drzewa rodowego». Nie ma jednak sensu pytanie, który ekofenotyp w ramach normy reakcji jest «wspólnym przodkiem» dla całego drzewa.

Korzeniem tego drzewa nie jest bowiem jakiś konkretny ekofenotyp, lecz norma reakcji w sensie potencjału rozwojowo-adaptacyjnego danej formy żywej. Jedność drzewa oznacza tożsamość normy. Czy ta norma była kiedyś — miliony lat temu — uboższa, lub bogatsza? Tego nie wiemy i nie mamy sposobu, żeby to sprawdzić.

Możemy tylko zapytać, który z jej ekofenotypów był chronologicznie pierwszy. Odpowiedź będzie zależała od tego, jak wygląda zrekonstruowana chronologia sytuacji klimatycznych (środowiskowych) na Ziemi. Pierwszym chronologicznie był ten

ekofenotyp, który był przystosowany do chronologicznie pierwszej sytuacji środowiskowej.

Stare pojęcie normy reakcji przeżywa obecnie renesans (por. [Pigliucci 1996], [Schlichting, Pigliucci 1995]). Jednak — naszym zdaniem — nadal nie dostrzega się, że to pojęcie jest wyrazem pewnej biologicznej, głębokiej całościowości (niepodzielności) i, co najważniejsze, TOŻSAMOŚCI ukrytej pod różnorodnością ekofenotypów.

Z drugiej strony, w biologii stwierdza się oczywistą różnorodność norm reakcji. Odrębność między tymi normami nie dotyczy ani cech identyfikacji osobniczej i rasowej, ani adaptacji ilościowej. Te odrębności odnoszą się do różnic w głębokim, zintegrowanym i bogatym POTENCJALE aktywności rozwojowej. Wiemy o nim tylko tyle, że zawiera się w każdej komórce rozrodczej i prawie każdej komórce somatycznej. Norma reakcji ilustruje filogenezę ekofenotypów tej samej formy biologicznej, a nie filogenezę gatunków. Problem normy reakcji i jej drzewa rodowego to raczej zagadka ontogenezy, a nie filogenezy w tradycyjnym, darwinowskim znaczeniu. Czy potencjały rozwojowe konkretnych norm reakcji dadzą się połączyć w jakieś wspólne drzewo filogenetyczne? Nie wiadomo, na czym by to miało polegać. Oczywiście jest, że miałyby ono inny charakter niż drzewo wspólnej genealogii ekofenotypów w ramach danej normy reakcji.

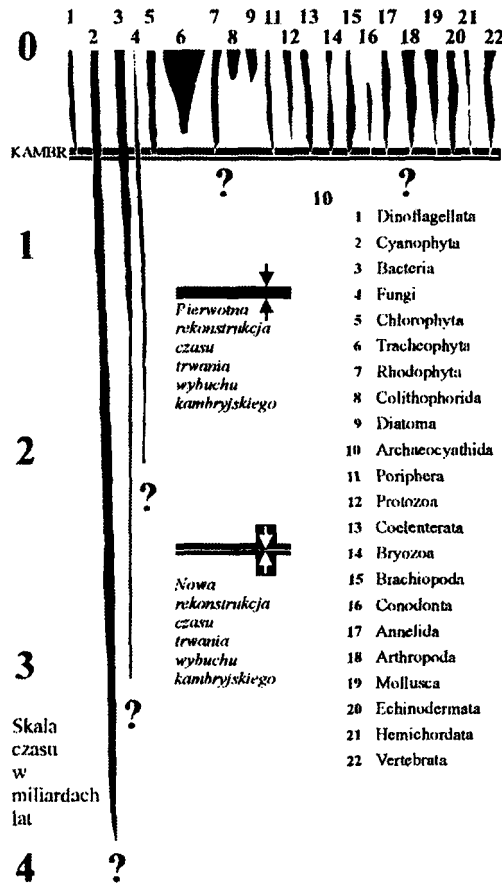
II. PROBLEM CIĄGŁOŚCI I NIECIĄGŁOŚCI FORM W REKONSTRUKCJACH PALEOBIOLOGICZNYCH

Różnorodność norm reakcji może być poszukiwana w rekonstrukcjach paleontologicznych. Trudno kwestionować istnienie wspólnego drzewa genealogicznego dla wszystkich historycznych i prehistorycznych ras człowieka, dla wszystkich dzikich i hodowlanych ras psów, kotów, koni. Jednak nawet dla samego rzędu naczelnych (obejmującego lemury, wyraki, małpy zwierzo- i człekokształtne oraz ludzi), lub nawet na poziomie samych małp wąskonosych, rekonstrukcja wspólnego drzewa genealogicznego napotyka na ogromne trudności.

Ewolucyjna historia goryli i szympanсів stanowi jedną z największych luk w naszych współczesnych poglądach na temat ewolucji małp człekokształtnych i człowieka. [...] Materiał kopalny zaliczany do rodowodu szympanсів i goryli nie posiada prawie żadnych osobliwych cech anatomicznych charakteryzujących żywe małpy człekokształtne. Ten materiał powiązано z żyjącymi obecnie gatunkami raczej na podstawie skali ciała i rozmieszczenia geograficznego niż na podstawie charakterystycznych, pochodnych podobieństw morfologicznych.³ [Fleagle 1988 390—391].

³ The evolutionary history of gorillas and chimpanzees is one of the most notable gaps in our current understanding of ape and human evolution. [...] The [fossil] putative chimpanzees and gorillas lacked almost all of the unique anatomical features that characterize living apes; they had been linked with the living species primarily on the basis of size and geography, rather than on the basis of unique, derived morphological similarities.

Kopalne, nieregularne fragmenty organizmów są odnajdywane w rejonach geograficznych odległych od siebie o dziesiątki i setki kilometrów, w pokładach różniących się wiekiem o tysiące i dziesiątki tysięcy lat. Co najważniejsze, te szczątki świadczą o wielkiej różnorodności i odrębności form biologicznych. Od czasów Darwina toczy się spór o to, czy brak ciągłości między poszczególnymi formami (chodzi o luki w hipotetycznym drzewie rodowym) jest wyrazem nieodnalezienia szczątków form pośrednich, czy też wyraża rzeczywiste przepaści pomiędzy pewnymi formami dynamiki biologicznej. W pewnych obszarach rekonstrukcji, dzięki nowym wykopaliskom, obraz zagęszcza się, a wrażenie ciągłości ulega spotęgowaniu. W innych obszarach natomiast, białe plamy uwypuklają się z jeszcze większą wyrazistością. Rozważmy dokładniej parę przykładów.



Ryc. 3. Różnorodność i równoczesność we wcześniejszej i późniejszej rekonstrukcji wybuchu kambryjskiego. Znaki zapytania podkreślają prowizoryczność rekonstrukcji. Zmodyfikowane wg [Bernal 1973 108].

Przykład pierwszy — „wybuch kambryjski”. Od wielu dziesiątków lat było wiadomo, że ok. pół miliarda lat temu, w Kambrze, na przestrzeni ok. 60-75 milionów lat powstała większość podstawowych typów organizacji tkankowców. Trzeba wyraźnie podkreślić różnicę pomiędzy NAGŁYM pojawieniem się nowego rozwiązania strukturalnego (brak morfologicznego precedensu, brak «zapowiedzi» w poprzednim okresie geologicznym), a RÓWNO CZESNYM pojawieniem się wielu nowych, bezprecedensowych form. Wybuch kambryjski charakteryzował się obu tymi cechami.

W latach dziewięćdziesiątych okazało się, że ten wybuch (biologiczny *Big Bang*) był znacznie gwałtowniejszy, trwał bowiem nie 60 lecz tylko 5—10 milionów lat (por. [Bowring *et al.* 1993], [Gould, Eldredge 1993], [Gould 1995 681], [Gould 1996 34], [Erwin *et al.* 1997]). W skali geologicznej, zwłaszcza gdy weźmie się pod uwagę nieunikniony błąd metody, wrażenie wybuchu spotęgowało się przynajmniej sześciokrotnie. Mamy tu zatem ewidentny przykład sytuacji, w której dzięki dokładniejszym pomiarom nieciągłość filogenezy staje się jeszcze bardziej wyraźna.

Wiadomo, że w pokładach wcześniejszych niż kambr nie występowały formy, które mogłyby stanowić zapowiedź tego wybuchu. Wcześniejsza fauna Ediacara nie jest uznawana za prototypową dla form, które pojawiły się w kambrze (por. np. [Jensen *et al.* 1998]). Ani stara, ani nowa, bardziej precyzyjna rekonstrukcja wybuchu kambryjskiego nie wydaje się więc potwierdzać scenariusza wspólnego drzewa genealogicznego (por. Ryc. 3).

Przykład drugi — *geneza sinic*. Innym, analogicznym przykładem takiego wybuchu jest geneza sinic. Wbrew poprzednim oczekiwaniom pojawiły się one bardzo wcześnie — zaraz po ostygnięciu powierzchni Ziemi poniżej poziomu wrzenia wody. Szybkość, z jaką rozpowszechniły się w dostępnych niszach ekologicznych, dowodzi pośrednio ich wielkiej sprawności w fotosyntezie, w budowaniu struktur ciała i w doskonałości systemu informacji molekularnej (por. np. [Schidlowski 1988], [Rosing 1999]).

Scenariusz wspólnego drzewa genealogicznego trudno pogodzić z istnieniem tak istotnych nieciągłości jak te ukazane powyżej. Stąd u niektórych teoretyków biologii obserwuje się praktykę zacierania tych luk i traktowania ich jako zjawiska poznawczego («białej plamy») a nie zjawiska ontycznego (rzeczywistej nieciągłości).

Gould i Eldredge *explicite* przyznali, że z racji pozaempirycznych, spekulatywnych, przez całe lata ignorowano:

najstarszą i najbardziej wyraźną obserwację paleontologiczną: nagły — w skali geologicznej — początek i następująca potem (często przez miliony lat) stałość paleontologicznych morfotanków. Darwin i inni przypisywali to wszechobecnym lukom w materiale kopalnym, a zatem interpretowano to w świetle negatywnym — jako wyraz braku informacji o przebiegu ewolucji.⁴ [Gould, Eldredge 1993 223].

⁴ [...] the oldest and most robust of palaeontological observations: the geologically instantaneous origination and subsequent stability (often for millions of years) of palaeontological „morpho-

Ta praktyka jest szczególnie zastanawiająca w świetle innej praktyki, polegającej na podkreślaniu nieciągłości i luk drzewa genealogicznego w ramach mikroewolucji.

Przykład trzeci — ewolucja hominidów. Przyjrzyjmy się teraz sytuacji odwrotnej, czyli takiej, w której dzięki precyzyjniejszym pomiarom i bardziej obfitym danym kopalnym obraz początkowo nieciągły zagęszcza się tak, że powstaje wrażenie ciągłości. Takim przykładem jest genealogia człowiekowatych. Wyraźne różnice morfologiczne, dostrzegane pomiędzy szczątkami oznaczanymi jako *Homo erectus* i *Homo sapiens*, pomiędzy szczątkami oznakowanymi jako *Homo neandertalensis* i *Homo sapiens*, pomiędzy *Australopithecus africanus* i *Homo habilis*, pomiędzy *Paranthropus* i *Homo habilis*, pomiędzy *Australopithecus afarensis* i *A. africanus* zdecydowanie wypełniły się formami pośrednimi [Henneberg, Thackeray 1995]. Utrzymywanie wrażenia odrębności gatunkowej i rodzajowej tych form staje się coraz trudniejsze i wymaga odwoływania się do coraz mniej istotnych, wręcz osobniczych osobliwości szkieletu. Ta coraz bardziej widoczna ciągłość i narzucający się obraz jedności genetycznej — wspólnej normy reakcji dla wszystkich hominidów — nie są jednak powszechnie przyjmowane, lecz raczej uparcie odrzucane (por. [Wolpoff *et al.* 1994], [Lenartowicz, Koszteyn 2000b]).

Na okładce *Scientific American* (styczeń 2000), jednego z najlepszych na świecie czasopism popularyzujących postęp wiedzy przyrodniczej, ukazano dwie postacie hominidów. Obie ubrane w skóry zwierzęce, obie trzymające w dłoniach oszczepy, obie ozdobione naszyjnikami z kłów. Pod tym rysunkiem znajdował się podpis niedwuznacznie sugerujący, że mamy do czynienia z dwoma różnymi gatunkami — «wymarłym» gatunkiem neandertalczyka i odrębnym gatunkiem *Homo sapiens*.

Można by zapytać, dlaczego nie potraktowano owych jakoby wymarłych form hominidów jako ekofenotypów, czyli przykładów wewnętrznej, adaptacyjnej plastyczności w ramach tej samej normy reakcji (por. [Lenartowicz, Koszteyn 2000b])? Przy takiej hipotezie obserwowane zmiany typu ilościowego byłyby odwracalne, a wspólnota, jedność drzewa genealogicznego hominidów okazałaby się z całą oczywistością.

Tymczasem mamy do czynienia z sytuacją paradoksalną. Tam, gdzie luki w scenariuszu powszechnej filogenezy są olbrzymie, tam zakłada się istnienie form pośrednich, natomiast tam, gdzie luki są niewielkie, hipotetycznie przyjmuje się ich nieprzekraczalny charakter.

species". This observation had long been ascribed, by Darwin and others, to the notorious imperfection of the fossil record, and was therefore read in a negative light — as missing information about evolution

PODSUMOWANIE

W pierwszej części naszych rozważań dokonaliśmy próby klasyfikacji opisowych cech biologicznych. Okazało się, że niektóre z tych cech nie mogą być podstawą podziałów taksonomicznych ani rekonstrukcji drzew genealogicznych. Z drugiej strony, pojęcie normy reakcji okazało się wyrazem bogactwa fenotypowego, jedności i ciągłości dynamiki biologicznej w ramach rzeczywistych drzew rodowodowych. W drugiej części zajęliśmy się kwestią luk w rekonstrukcjach paleobiologicznych na poziomie wyższych jednostek taksonomicznych. W tym wypadku postęp wiedzy nie wydaje się potwierdzać założenia o ciągłości pomiędzy normami reakcji, a konsekwentnie nie wydaje się wskazywać na jedno wspólne drzewo rodowe. Największą i najtrudniejszą do rozwiązania zagadką zjawiska normy reakcji jest ontogeneza. Natomiast filogeneza, rozumiana jako forma globalnej jedności drzew rodowodowych pozostaje hipotezą tak w warstwie opisu i rekonstrukcji, jak i w warstwie proponowanych mechanizmów.

BIBLIOGRAFIA

- Barrington, E. J. W. (1972) — *Invertebrate Structure and Function*, Thomas Norton and Sons Ltd., London.
- Bernal, J. D. (1973) — *The Origin of Life*, Weidenfeld and Nicolson, London.
- Bowring, S. A., Grotzinger, J. P., Isachsen, C. E., Knoll, A. H., Pelechaty, S. M., Kolosov, P. (1993) — „Calibrating Rates of Early Cambrian Evolution”, *Science* 261, 1293—1298.
- Cott, H. B. (1940) — *Adaptive Coloration in Animals*, Methuen and Company, Ltd., London.
- Dixon, M., Webb, E. C. (1979) — *Enzymes*. Longman, London.
- Erwin, D., Valentine, J. W., Jablonski, D. (1997) — „The Origin of Animal Body Plans”, *American Scientist*, 126—137.
- Fleagle, J. G. (1988) — *Primate Adaptation and Evolution*, Academic Press Inc., San Diego.
- Gould, S. J. (1995) — „Of It, Not Above It”, *Nature* 377, 681—682.
- Gould, S. J. (1996) — „Drabiny i stożki: Jak kanoniczne przedstawienia narzucają wizję ewolucji”, [w:] R. B. Silvers (red.), *Ukryte teorie nauki*. Wydawnictwo ZNAK, Kraków.
- Gould, S. J., Eldredge, N. (1993) — „Punctuated Equilibrium Comes of Age”, *Nature* 366, 223—227.
- Grant, V. (1963) — *The Origin of Adaptation*, Columbia University Press, New York.
- Harborne, J. B. (1997) — *Ekologia biochemiczna*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Haukioja, E. (1999) — „Bite the Mother, Fight the Daughter”, *Nature* 401, 22—23.
- Henneberg, M., Thackeray, J. F. (1995) — „A Single-lineage Hypothesis of Hominid Evolution”, *Evolutionary Theory* 11, 31—38.
- Henneberg, M., Lambert, K. M., Leigh, C. M. (1998) — „Fingerprinting a Chimpanzee and a Kola: Animal Dermatoglyphics Can Resemble Human Ones”, [w:] *Proceedings of the Conference of the Australian and New Zealand International Symposium on the Forensic Sciences 1996*, Sydney (CD)
- Jensen, S., Gehling, J. G., Droser, M. L. (1998) — „Ediacara-type Fossils in Cambrian Sediments”, *Nature* 393, 567—569.

- Jura, Cz., Krzanowska, H. (1998) — „Cecha” [w:] *Encyklopedia Biologiczna*, t. II, OPRES, Kraków.
- Krzanowska, H., Łomnicki, A., Rafiński, J., Szarski, H., Szymura, J. M. (1997) — *Zarys mechanizmów ewolucji*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Kühn, A. (1971) — *Lectures on Developmental Physiology*, Springer-Verlag, Berlin.
- Lenartowicz, P. SJ (1986) — *Elementy filozofii zjawiska biologicznego*, WAM, Kraków
- Lenartowicz, P. SJ (1993a) — „Rozwój i postęp w świetle empirii biologicznej”, [w:] S. Kyć (red.). *Humanizm ekologiczny*, vol. 2: *Kryzys idei postępu. Wymiar ekologiczny*, Politechnika Lubelska, Lublin, 173—187.
- Lenartowicz, P. SJ (1993b) — „Fundamental Patterns of Biochemical Integration”, *Annuario Philosophicæ Societatis Jesu*, Kraków, 203—217.
- Lenartowicz, P. SJ, Koszteyn, J., Janik, P. SJ (1999) — „Rola zjawisk zintegrowanych w argumentacji za istnieniem Stwórcy”, [w:] A. Latawiec (red.). *Między filozofią przyrody a ekofilozofią*, Wydawnictwo Uniwersytetu Kardynała Wyszyńskiego, Warszawa, 120-144.
- Lenartowicz, P. SJ, Koszteyn, J. (2000a) — „On some Problems Concerning Observations of Biological Systems”, [w:] A-T. Tymieniecka (ed.), *Analecta Husserliana*, Kluwer Academic Publishers, LXVI: 107—119.
- Lenartowicz, P. SJ, Koszteyn, J. (2000b) — „Fossil Hominids — an Empirical Premise of the Descriptive Definition of *Homo sapiens*”, *Forum Philosophicum*, Facultas Philosophica Societatis Jesu, Kraków, 141—176.
- Mayr, E. (1974) — *Podstawy systematyki zwierząt*, PWN, Warszawa.
- Mayr, E. (1988) — *Toward a New Philosophy of Biology. Observations of an Evolutionist*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Mayr, E. (2000) — „Wpływ Darwina na myśl współczesną”, *Świat Nauki* 9 (109), 59—63.
- Pigliucci, M. (1996) — „How Organisms Respond to Environmental Changes: From Phenotypes to Molecules (and vice versa)”, *Trends in Ecology & Evolution* 11 (4), 168—173.
- Prosser, C. L. (1978) — *Sravnitel'naia fiziologia zhivotnykh*, Izdatiel'stvo MIR, Moskva (*Comparative Animal Physiology*, W. B. Saunders Company, Philadelphia 1973).
- Rieger, R., Michaelis, A., Green, M. M. (eds.) (1968) — *Macroevolution. A Glossary of Genetics and Cytogenetics*, Springer-Verlag, Berlin.
- Rosing, M. T. (1999) — „¹³C-depleted Carbon Microparticles in 3700-Ma Sea-floor Sedimentary Rocks from West Greenland”, *Science* 283, 674—676.
- Ruppert, E. E., Barnes, R. D. (1994) — *Invertebrate zoology*, Saunders College Publishing, Fort Worth.
- Saunders, J. T. (1963) — „The Acoelomata: Platyhelminthes”, [w:] G. A. Kerkut (ed.). *The Invertebrata*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Schidlowski, M. (1988) — „A 3,800-million-year Isotopic Record of Life from Carbon in Sedimentary Rocks”, *Nature* 333, 313—318.
- Schlichting, C. D., Pigliucci, M. (1995) — „Gene Regulation, Quantitative Genetics and the Evolution of Reaction Norms”, *Evolutionary Ecology* 9, 154—168.
- Smith, J. M. (1992) — *Problemy biologii*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Szymura, J. (1998) — „Makroewolucja” [w:] *Encyklopedia Biologiczna*, t. VI., OPRES, Kraków.
- Wolpoff, M. H., Thorne, A. G., Jelinek, J., Zhang Yinyun (1994) — „The Case for Sinking *Homo erectus*. 100 years of *Pithecanthropus* is Enough!”, [w:] J. L. Franzen (ed.), *100 Years of Pithecanthropus. The Homo erectus problem*, Courier Forschungs-Institut, Frankfurt am Main, 341—361.