

Joanna Najder

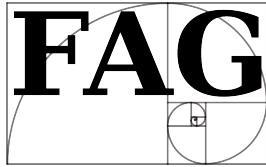
Teoria przerwanej równowagi : główne założenia i pojęcia

Filozoficzne Aspekty Genezy (Philosophical Aspects of Origin) 67, 65-76

2009/2010

Artykuł został opracowany do udostępnienia w internecie przez Muzeum Historii Polski w ramach prac podejmowanych na rzecz zapewnienia otwartego, powszechnego i trwałego dostępu do polskiego dorobku naukowego i kulturalnego. Artykuł jest umieszczony w kolekcji cyfrowej bazhum.muzhp.pl, gromadzącej zawartość polskich czasopism humanistycznych i społecznych.

Tekst jest udostępniony do wykorzystania w ramach dozwolonego użytku.



Joanna Najder

Teoria przerwanej równowagi – główne założenia i pojęcia *

Uwagi wstępne

W 1971 roku dwaj paleontolodzy, Niles Eldredge i Stephen Jay Gould, na sympozjum zatytułowanym „Modele w paleobiologii”, przedstawili artykuł, który dał początek nowemu spojrzeniu na teorię ewolucji.¹ Konwencjonalna, darwinowska teoria ewolucji zakłada gradualizm, czyli powolne i stopniowe zmiany w organizmach danej populacji, które doprowadzają do powstania nowego gatunku. Proces przejścia od jednego do drugiego gatunku trwa setki tysięcy bądź miliony lat i przebiega w mniej więcej stałym tempie.

Według Eldredge’a i Goulda natomiast dane paleontologiczne wskazują, że przekształcanie gatunków zachodzi relatywnie szybko, a

* Recenzent: Wiesław DYK, Instytut Filozofii Uniwersytetu Szczecińskiego.

¹ Sympozjum odbyło się na corocznym spotkaniu Geologicznego Towarzystwa Ameryki i było zaplanowane jako sposób przybliżenia nowoczesnej teorii ewolucji dla zawodowych badaczy paleontologii bezkręgowców. Okazało się, że idee przedstawione przez Eldredge’a i Goulda wykraczały poza paleontologię i niemal natychmiast były komentowane, interpretowane i krytykowane przez środowiska zarówno ewolucjonistów, kreacjonistów, jak również popularyzatorów nauki. (Por. Stephen Jay GOULD, **The Structure of Evolutionary Theory**, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London 2002, s. 774-775.) W formie drukowanej artykuł pojawił się w 1972 roku (por. Niles ELDREDGE, Stephen Jay GOULD, „Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism”, w: T.J.M. SCHOPF (ed.), **Models in Paleobiology**, Freeman, Cooper and Co., San Francisco 1972, s. 82-115; przedrukowany w: Niles ELDREDGE, **Time Frames: The Rethinking of Evolution and the Theory of Punctuated Equilibria**, Heinemann, London 1986, s. 193-229).

następnie przez większość czasu ich trwania gatunki nie zmieniają się. Zatem tempo ewolucyjnych zmian jest zróżnicowane i zmienne. Tak więc jako główne twierdzenie teoria przerywanej równowagi utrzymuje, że większość gatunków pojawiła się w krótkich momentach geologicznych, a następnie gatunki te utrzymywały się w niezmienionej postaci przez długi okres swojego trwania.²

Autorzy skupiali się na ogólnych tendencjach życia w skali makroewolucyjnej. Odnosili swoje badania do całych gatunków i wyższych jednostek taksonomicznych, nie poprzestając na redukcjonistycznym odniesieniu do samych genów.³

Twórcy nową teorię nazwali *Punctuated Equilibrium*, co w przekładach polskich tłumaczone jest jako teoria przerywanej równowagi, punktualizm, teoria nieciągłych stanów równowagi, punktowa teoria równowagi, teoria równowag przestankowych bądź – przez niektórych krytyków – ewolucja szarpana. W tym artykule dwie pierwsze nazwy będą używane zamiennie.⁴

Teoria przerywanej równowagi natychmiast wzbudziła wiele kontrowersji. Była często omawiana i cytowana – również przez kreacjonistów, którzy zniekształcali jej główne założenia.⁵ Dodatkowych utrudnień w interpretacji dostarczył fakt, że Gould i Eldredge pisali o niej przez trzy dziesięciolecia, doprecyzowując i często zmieniając szczegóły bądź kładąc nacisk na różne elementy teorii. Antoni Hoffman wyodrębnił i omówił poszczególne wersje interpretacji punktualizmu. Jako pierwszą wymienił wersję słabą, która zakłada tylko, że tempo ewolucji jest zróżnicowane i zmienne, w ten sposób przeciwsta-

² Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 766.

³ Por. Stephen Jay GOULD, „Model historii życia”, w: John BROCKMAN (red.), *Trzecia kultura*, przeł. Marcin Ryszkiewicz, Wydawnictwo CiS, Warszawa 1996, s. 84 [68-85].

⁴ W artykule będą używane akurat te dwie nazwy, ponieważ określenie „teoria przerywanej równowagi” jest najwierniejszym tłumaczeniem, zdającym się odzwierciedlać intencje autorów, natomiast termin „punktualizm” jest poręczny stylistycznie i – jak dotąd – najczęściej spotykany w literaturze polskiej.

⁵ Por. niżej przypis 13 na stronie 6 tego artykułu.

wiając się gradualizmowi. Następnie omówił wersję umiarkowaną, która kładzie nacisk na twierdzenie, że przeważająca część ewolucji gatunków to stan niezmiennej równowagi. Ta równowaga może wynikać ze znanych mechanizmów ewolucyjnych, takich jak dobór stabilizujący, kanalizacja rozwoju osobniczego czy koewolucja organizmów – wtedy mówimy o wersji umiarkowanej w wariancie sceptycznym. Natomiast jeśli neodarwinowskie mechanizmy ewolucyjne nie wystarczają do ustabilizowania gatunków, lecz przyczyną równowagi są ograniczenia nakładane przez prawa rozwoju ontogenetycznego, wtedy odnosimy się do wersji umiarkowanej w wariancie entuzjastycznym. Jako ostatnie Hoffman omówił interpretacje w wersji mocnej. Wersja mocna w wariancie ostrożnym uwypukla moment specjacji, czyli wszystkie zmiany ewolucyjne skoncentrowane są w momencie powstawania nowego gatunku. Wersja mocna w wariancie radykalnym zakłada, że zmiany w przyrodzie mają charakter nieciągły.⁶ Ta radykalna interpretacja często kojarzona była przez krytyków z teorią saltacjonistyczną Richarda Goldsmitha.

Poniżej zostaną zaprezentowane i pokrótce scharakteryzowane główne pojęcia dotyczące teorii przerywanej równowagi: staza, przerwanie stazy (punktuacja), specjacja (kladogeneza) i jej rodzaje, ewolucja filetyczna oraz dominująca względna częstotliwość.

Staza

Według konwencjonalnej, gradualistycznej wersji, przedstawianej w podręcznikach biologii i paleontologii, gatunki ewoluują powoli i w podobnym tempie. Wynika z tego, że gatunki przez cały czas swojego trwania zmieniają się, stopniowo i niezauważalnie przechodząc z jednej formy w drugą. Pomiędzy nazwanymi już gatunkami powinno znajdować się wiele form pośrednich.

⁶ Por. Antoni HOFFMAN, *Wokół ewolucji*, Państwowy Instytut Wydawniczy, Warszawa 1997, s. 238-247.

Teoria przerywanej równowagi głosi, że gatunki przez większość czasu swojego trwania nie zmieniają się. Staza jest odpowiednikiem „życia”, czyli trwania całego gatunku. Populacje trwają we względnym stanie równowagi przez miliony, a nawet dziesiątki milionów lat. Nie znaczy to jednak, że nie występują drobne zmiany osobników czy nawet całej populacji, wywołane mutacjami bądź dobozem naturalnym. Zmiany te jednak nie kumulują się, nie utrwalają w gatunku, nie pogłębiają się i nie prowadzą do powstania nowego gatunku. Ewolucja w trakcie trwania stazy oscyluje w pewnym wachlarzu zmian, który jednak cały czas mieści się w ramach tego samego gatunku.⁷ Staza nie jest nieruchoma, nie powinna być symbolizowana za pomocą równej linii prostej. Linia powinna być rysowana „drżącą ręką”. Odchylenia jednak nie są wielkie i cały czas wahają się blisko wyobrażonej linii symbolizującej „doskonałego” osobnika danego gatunku.

Taka perspektywa zmienia interpretację badań paleontologicznych. Paleontologowie od czasów Darwina borykają się z problemem luk w zapisie skamielin. Dlatego też dotychczas skupiali się na badaniu tych obszarów, które obfitują w zmiany, koncentrując poszukiwania na brakujących ogniwach pośrednich. Obszary, gdzie organizmy nie wykazywały większych zmian, często pomijano, uważając je za nieistotne bądź nieciekawe do badania. Ciągłość i niezmiennność skamielin uważano za brak danych. W takim kontekście staza staje się rozczarowaniem. W perspektywie punktualistycznej ciągi niezmiennych się skamielin są danymi – opisują stazę, czas niezmiennego trwania gatunku. W takim przypadku nagłe pojawianie się nowych gatunków nie odzwierciedla wad zapisu skamielin, lecz jest zgodne z przewidywaniami teorii.⁸

Staza jest naturalnym stanem gatunku, dopiero wydarzenia z zewnątrz doprowadzają do przerwania stazy, czyli punktuacji.

⁷ Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 801.

⁸ Por. Stephen Jay GOULD, *Niewczesny pogrzeb Darwina. Wybór esejów*, przeł. Nina Kancewicz-Hoffman, Prószyński i S-ka, Warszawa 1999, s. 138-139.

Przerwanie stazy (punktuacja)

Tradycyjny pogląd gradualistyczny nie potrafi wyodrębnić narodzin i śmierci gatunku, ponieważ nie ma zdecydowanego przejścia między jednym gatunkiem a drugim. Skoro zmiany są powolne i jednostajne, to moment przejścia jednego gatunku w drugi jest wyznaczany arbitralnie na ciągłym kontinuum ewolucji. Trudno więc wyznaczyć narodziny i śmierć nowego gatunku, gdyż populacja przez cały czas trwania przekształca się stopniowo, zacierając zmiany i różnice między pokoleniami ancestralnymi a potomnymi. Klasyfikacja organizmów żywych w gatunki, choć kieruje się ogólnymi zasadami, wyznaczana jest jednak w dużym stopniu arbitralnie.⁹ Taka sytuacja rodzi problem definicji gatunku – wszyscy biologowie używają terminu „gatunek”, jednak nie są zgodni ani w klasyfikowaniu organizmów do poszczególnych gatunków, ani nawet w samym zdefiniowaniu pojęcia „gatunek”.¹⁰

Na gruncie teorii przerywanej równowagi problem definiowalności gatunków zostaje rozwiązany. Jako że możemy wyznaczyć zarówno narodziny (specjacja), jak i śmierć (wymieranie) gatunku, gatunek staje się ograniczony w czasie i przestrzeni.¹¹ Konsekwencją tego jest traktowanie gatunków jako indywidua i przyjęcie, że jako realne byty

⁹ John Maynard Smith podjął problem klasyfikacji gatunków i opisał założenia biologów przy wyodrębnianiu i nakładaniu linii demarkacyjnej między grupami organizmów żywych, a także problemy napotymane przy próbach klasyfikacji tzw. podgatunków, gatunków siostrzanych czy gatunków pierścieniowych. (Por. John MAYNARD SMITH, **Teoria ewolucji**, przeł. Józef Mikulski, Państwowe Wydawnictwo Naukowe Warszawa 1968, Rozdział X „Co to są gatunki?”, s. 218-234).

¹⁰ Por. Kazimierz JODKOWSKI, „Pojęcie gatunku oraz mikro- i makroewolucji w kontekście sporu ewolucjonizm-kreacjonizm”, *Na Początku...* 2003, t. 11, nr 1-2, s. 60-67 [60-80]. W artykule zostaje szerzej opisany zarówno problem klasyfikowania osobników do poszczególnych gatunków, jak i problem definiowalności samego pojęcia.

¹¹ Por. Niles ELDREDGE, „Bitwa o słowa”, w: BROCKMAN (red.), **Trzecia kultura...**, s. 161 [160-171].

podlegają one sortowaniu gatunkowemu.¹² Skoro gatunki przez większość swojej historii pozostają w stazie, to moment gwałtownej ewolucyjnej zmiany będzie wyznaczał narodziny nowego gatunku. Moment geologiczny, w którym zdarza się zmiana ewolucyjna, nazwano przerwaniem stazy lub punktuacją.

Jest to aspekt teorii, który rodzi bodajże najwięcej kontrowersji.¹³ Eldredge i Gould pisali, że gatunek ewoluuje relatywnie szybko – dodając słowa – „w perspektywie czasu geologicznego”. Nie oznacza to, że gatunek ewoluuje szybko w perspektywie naszego ludzkiego czasu trwania w sposób, który mógłby być dla nas zauważalny. Jeśli ktoś pominie tę perspektywę, zniekształca wówczas teorię,¹⁴ gdyż punktualizm nie odnosi się do aż tak krótkiego czasu.

¹² W literaturze ewolucyjnej pojawia się także termin „dobór gatunkowy” (*species selection*), jednak zarówno Gould, jak i Eldredge uważali ten termin za nieodpowiedni. Terminem lepiej oddającym ich myśl jest „sortowanie gatunkowe” (*species sorting*). (Por. ELDRIDGE, „Bitwa o słowa...”, s. 161; Warren D. ALLMON, Patricia H. KELLY, Robert M. ROSS, **Stephen Jay Gould, Reflections on His View of Life**, Oxford University Press US, 2008, s. 109).

¹³ W artykule „Punctuated Equilibrium at the Third Stage” Gould i Eldredge starali się zebrać i sklasyfikować zniekształcenia, pojawiające się u krytyków teorii przerywanej równowagi (por. Stephen Jay GOULD, Niles ELDRIDGE, „Punctuated Equilibrium at the Third Stage”, *Systematic Zoology* 1986, vol. 35, no. 1, s. 143-148).

¹⁴ Gould często uskarżał się, że kreacjoniści cytują jego zdania wyrwane z kontekstu, jakoby podważał samą ideę ewolucji, bądź przyrównują punktualizm do skarykaturowanych poglądów Richarda Goldschmidta, twórcy saltacjonistycznej teorii ewolucji (por. GOULD, „Ewolucja jako fakt i teoria...”, s. 140). Zniekształcenia dotyczą bardzo często czasu trwania punktuacji. Gould podkreślał, że kreacjoniści uwypuklają słowo „moment”, nie dodając „geologiczny” i nie tłumacząc, ile on trwa. W ten sposób często powołują się na Eldredge’a i Goulda, jako na naukowców paleontologów, którzy potwierdzają ideę boskiego stworzenia gatunków. Gould poświęcił temu zagadnieniu jeden z podrozdziałów „Creationist Misappropriation of Punctuated Equilibrium” książki **The Structure of Evolutionary Theory** (por. GOULD, **The Structure of Evolutionary Theory...**, s. 986-990). Gould i Eldredge są zagorzałymi ewolucjonistami i przeciwnikami idei kreacjonistycznych. Eldredge całe książki poświęcił na krytykę kreacjonizmu naukowego (por. Niles ELDRIDGE, **The Triumph of Evolution**, W.H. Freeman and Company, New York 2000; Niles ELDRIDGE, **The Monkey Business. A Scientist Looks at Creationism**, Washington Square Press, New York 1982). Gould również często i otwarcie występuje przeciwko kreacjonizmowi (por. Stephen Jay GOULD, „Trzy oblicza ewolucji”, w: John BROCKMAN, Katinka MATSON (red.), **Jak to jest? Naukowy przewodnik po wszechświecie**, przeł. Marcin Ryszkiewicz, Wydawnictwo CiS, Warszawa 1997, s. 100 [99-104]).

Gould i Eldredge, mówiąc o krótkim czasie zmiany gatunku, odnoszą się do dziesiątek tysięcy lat. Musimy spojrzeć na gatunki przez pryzmat czasu ich trwania. Aby zobrazować czas punktuacji, Gould posłużył się analogią czasu trwania ciąży ludzkiej. Cięża człowieka trwa 9 miesięcy, co przekłada się średnio (pomijając choroby czy wypadki) na 1-2% życia człowieka. Analogicznie, w średnim czasie życia 4 milionów lat gatunku jego „narodziny” trwają około 40 000 lat.¹⁵ Oczywiście, jest to liczba przykładowa. Wyznaczenie „narodzin” nowego gatunku jest o tyle trudne, że dla każdego z nich jest on inny. Niemniej jednak, mówiąc o punktuacji, musimy pamiętać, że jest ona długa w perspektywie człowieka, lecz krótka w czasie geologicznym, tzn. trwa dziesiątki lub setki tysięcy lat.

Jeśli przyjrzymy się dokładnie zapisowi kopalnemu, to oczywiście możemy zaobserwować ewoluowanie czy to konkretnej cechy, czy to całych gatunków. Dobrze znana i opisana jest ewolucja wzrostu puszek mózgowych hominidów. Jednak przy dokładniejszej analizie okazuje się, że zmiana tej cechy miała charakter raczej skokowy niż stopniowy.¹⁶ Zmiana z czasem pogłębia się, aczkolwiek przerywanymi skokami, a nie jednostajnym kontinuum. Podobnie rzecz ma się z całymi gatunkami – zmiana następuje skokowo, przez co można wyodrębnić gatunek jako realnie istniejący byt.

Specjacja (kladogeneza), ewolucja filetyczna (anageneza)

Powstanie nowego gatunku może polegać na transformacji starego gatunku w nowy w ramach pojedynczej linii rodowej. W starym gatunku kumulują się nowe cechy, które z czasem przekształcają ten gatunek w nowy. Taką transformację nazywamy ewolucją filetyczną lub

¹⁵ Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 768.

¹⁶ Por. ELDREDGE, „Bitwa o słowa...”, s. 161.

anagenezą. Tradycyjny pogląd darwinowski skupia się w głównej mierze właśnie na ewolucji filetycznej.¹⁷

Nowy gatunek może powstać również poprzez oddzielenie się od gatunku macierzystego. W tej sytuacji gatunek straszy i potomny żyją razem w jednym czasie. Taką transformację nazywamy specjacją lub kladogenezą. Ten sposób przekształcania się gatunków jest źródłem wielości form życia. W przypadku ewolucji filetycznej mamy przemianę jednego obiektu w drugi, lecz nadal jest to *jeden* obiekt. W przypadku specjacji od pnia macierzystego oddziela się gatunek potomny i współistnieje ze starszym – z jednego powstały dwa gatunki.

Powstawanie nowego gatunku jest jedną z najistotniejszych cech procesu ewolucyjnego. Rozróżnienie sposobu tworzenia się nowego gatunku jest ważną płaszczyzną, różniącą gradualistów od punktualistów. Gradualiści kładą nacisk na ewolucję filetyczną; nowy gatunek powstaje poprzez *przekształcenie* populacji rodzicielskiej w potomną. Punktualiści natomiast za najistotniejszy proces uważają specjację; nowy gatunek powstaje poprzez *rozszczepienie* populacji rodzicielskiej.¹⁸

Według punktualistów w dużych populacjach działają siły, które przeciwstawiają się ewolucji, czyli że naturalnym stanem dla gatunku jest staza. Potrzebna jest specyficzna zmiana warunków zewnętrznych, żeby mogła rozpocząć się przemiana gatunku (specjacja). Taką zmianą może być izolacja geograficzna, która wyznacza specjację allopatriczną.

Zarówno w przypadku darwinowskiej wizji ewolucji filetycznej, jak i punktualistycznej wizji specjacji, należy podkreślić słowo „przeważnie”. Oczywiście, gradualiści dopuszczają możliwość specjacji, a

¹⁷ Por. Kazimierz JODKOWSKI, „Punktualizm w perspektywie I. Lakatosa kryteriów postępu i degeneracji programu badawczego”, *Przegląd Filozoficzny – Nowa Seria* 2004, t. 13, nr 3 (51), s. 54 [53-62], <http://www.nauka-a-religia.uz.zgora.pl/index.php?action=tekst&id=23>.

¹⁸ Por. Krzysztof ŁASTOWSKI, **Rozwój teorii ewolucji. Studium metodologiczne**, *Filozofia i logika*, nr 43, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu, Poznań 1987, s. 190-191.

punktualiści dopuszczają możliwość ewolucji filetycznej. Różnica poglądów tkwi w częstotliwości występowania i w roli, jaką te mechanizmy odgrywają w powstaniu nowego gatunku.¹⁹

Rodzaje specjacji

Rodzaje specjacji zależą od przyjętych wcześniej kryteriów tego podziału; tak więc można podzielić specjacje ze względu na przyczyny i podstawy genetyczne bądź też ze względu na geograficzne pochodzenie barier rozrodczych.²⁰ Teoria przerywanej równowagi skupia się na wariantach modeli specjacji wyodrębnionych geograficznie. Według tego kryterium wyróżnia się: specjację sympatryczną, która zachodzi w obrębie populacji,²¹ specjację parapatryczną, która występuje w wyniku wykształcenia bariery rozrodczej²² oraz specjację allopatryczną, która zachodzi pomiędzy populacjami izolowanymi geograficznie. Można wyodrębnić dwa typy specjacji allopatrycznej: specjację perypatryczną, która polega na dywergencji małej populacji oraz specjację przez wikariancję, która polega na zróżnicowaniu się dwóch dużych populacji.²³

¹⁹ Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 777; GOULD, *Niewczesny pogrzeb Darwina...*, s. 189-190.

²⁰ Por. Douglas J. FUTUYMA, *Ewolucja*, tłumaczenie i redakcja Jacek Radwan, Wydawnictwo Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa 2008, s. 384.

²¹ Por. Halina KRZANOWSKA, Adam ŁOMNICKI (red.), *Zarys mechanizmów ewolucji*, Wydawnictwo naukowe PWN, Warszawa 1997, s. 258-260.

²² Por. KRZANOWSKA, ŁOMNICKI (red.), *Zarys mechanizmów ewolucji...*, s. 263.

²³ Czasami specjacja perypatryczna opisywana jest jako odrębne zjawisko (por. KRZANOWSKA, ŁOMNICKI (red.), *Zarys mechanizmów ewolucji...*, s. 263). Gdzie indziej jest traktowana jako jeden z dwóch typów specjacji allopatrycznej. (Por. FUTUYMA, *Ewolucja...*, s. 384). W tym ujęciu model specjacji teorii przerywanej równowagi nazywany jest specjacją perypatryczną. (Por. FUTUYMA, *Ewolucja...*, s. 510-511). Rozgraniczenie to pozwala uniknąć nieporozumień związanych z tymi dwoma typami specjacji. Gould przyjmował specjację allopatryczną o typie perypatrycznym, natomiast odrzucał specjację allopatryczną przez wikariancję (por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 780).

Początkowo teoria przerywanej równowagi największą rolę w powstawaniu nowych gatunków przypisywała specjacji allopatrycznej.²⁴ W tej perspektywie duże populacje są zwykle stabilne, ponieważ mutacje są przytłoczone przez rozmiary puli genetycznej. Nawet jeśli mutacje zachowują się, to większość gatunku i tak pozostaje ze starą pulą genetyczną, więc gatunek trwa bez zmian. Ta tendencja do stabilizacji gatunku zostaje przerwana, kiedy mała, marginalna część populacji zostaje odcięta od większej części swojego gatunku. Odcięcie najczęściej występuje poprzez izolację geograficzną, czyli przez naturalne bariery takie jak łańcuch górski, lodowiec, pustynia czy woda. W takim przypadku nacisk selekcyjny jest bardzo silny i nowe cechy szybko utrwalają się w tej małej populacji. Stara, większa część populacji jest gatunkiem macierzystym, a mała, izolowana populacja przekształca się w nowy gatunek potomny.²⁵

Teoria przerywanej równowagi przechodziła różne etapy, kiedy to twórcy zmieniali punkty ciężkości poruszanych zagadnień i szczegóły teorii.²⁶ Po latach dyskusji zmianie uległ również wybór najistotniejszej dla punktualizmu specjacji. Gould i Eldredge przyznali, że początkowe przekonanie o istotności specjacji allopatrycznej było zbyt naiwne²⁷ i skłonili się ku specjacji sympatrycznej.²⁸ Specjacja sympatryczna zakłada, że nowe formy wyodrębniają się wewnątrz obszaru występowania form macierzystych. W tym modelu populacje są

²⁴ Por. Roger LEWIN, Robert FOLEY, **Principles of Human Evolution**, Blackwell Science LTD, Malden, Oxford, Victoria 2004, s. 52; GOULD, **The Structure of Evolutionary Theory...**, s. 779, 797. Eldredge i Gould przejęli koncepcję specjacji allopatrycznej od Ernsta Mayra, sformułowaną w jego klasycznym traktacie w 1963 roku. Podkreślał on konieczność rozdzielenia się oraz izolacji geograficznej części populacji, aby mogły się rozpocząć procesy specjacyjne.

²⁵ Por. GOULD, **Niewczesny pogrzeb Darwina...**, s. 190.

²⁶ Por. wyżej przypis 6 na stronie 3 tego artykułu.

²⁷ Por. GOULD, **The Structure of Evolutionary Theory...**, s. 779, 797.

²⁸ Por. GOULD, **The Structure of Evolutionary Theory...**, s. 779; GOULD, **Niewczesny pogrzeb Darwina...**, s. 190.

mniejsze, a przemiany szybsze niż w specjacji allopatrycznej.²⁹ Czynnikiem powodującym zróżnicowanie populacji może być dobór naturalny działający rozrywająco. Z czasem musi się jednak wykształcić izolacja rozrodcza, aby uniknąć ponownego scalenia populacji oraz pojawienia się fenotypów pośrednich. Taka sytuacja uwidoczniłaby się w zapisie kopalnym jako punktuacja, czyli wzorzec zgodny z teorią przerywanej równowagi.

Gould jednak nie jest tak zdecydowany w kwestii specjacji sympatrycznej, jak dawniej w kwestii specjacji allopatrycznej – przyjmuje raczej pozycję agnostyka. Uważa, że teoria przerywanej równowagi wymaga po prostu jakiegokolwiek stwierdzonego mechanizmu specjacji, w jakimkolwiek trybie czy stylu. Ważne jest to, by specjacja była na tyle nagle i ograniczona w miejscu, aby w zapisie kopalnym jawiła się jako punktuacja.³⁰ Zmienia również rolę, jaką przypisywał specjacji: wcześniej odgrywała ona istotną rolę w tempie zmian gatunków. W nowym ujęciu specjacja nie jest czynnikiem przyspieszającym ewolucyjne tempo, tylko czynnikiem „wyłapującym” i utrwalającym zmiany w gatunku. Tak więc, mimo że specjacja nie wywołuje zmian, to jednak dzięki izolacji rozrodczej utrwała zmiany sprawiając, że tworzy się nowy gatunek.³¹

Dominująca względna częstotliwość

Według Goulda trzy główne pojęcia teorii przerywanej równowagi, które należy sprecyzować, to pojęcie stazy, przzerwania stazy (czyli punktuacja) oraz dominującej względnej częstotliwości.³²

²⁹ Por. GOULD, *Niewczesny pogrzeb Darwina...*, s. 190; GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 779.

³⁰ Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 780.

³¹ Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 800-802.

³² Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 765.

Eldredge i Gould nigdy nie twierdzili, że w zapisie skamielin nie ma przykładów gradualizmu. Można znaleźć i są udokumentowane przykłady stopniowej, gradualistycznej transformacji gatunków. Udokumentowane są również przykłady punktualizmu. Jednak pojedyncze przykłady jakiegokolwiek wzorca mówią jedynie o tym, że dany przypadek jest możliwy, a nie, że jest znamieny dla mechanizmów ewolucji.

Dlatego tak ważnym pojęciem jest dominująca względna częstotliwość – określa ona, jak często dany wzór występuje w zapisie skamielin. Paleontologia jest nauką o większości przypadków, o ogólnym wzorze występującym w przyrodzie, a nie o pojedynczych, unikalnych przypadkach.

Teoria przerywanej równowagi opiera się na dominującej względnej częstotliwości, a nie na samym fakcie zwykłego występowania wzorca punktacyjnego.³³ Znaczy to, że według punktualistów zdecydowana większość zapisu skamielin ukazuje wzorzec punktuacyjny – długie okresy stazy przerywane gwałtownym pojawieniem się nowego gatunku.

Dlatego wykazanie przykładu, czy nawet udokumentowanie idealnego przypadku wzorca punktuacji jest niewystarczające. Teoria przerywanej równowagi wymaga, aby zdecydowana większość gatunków powstała nagle oraz by przez większość czasu gatunki te trwały w stazie.



Joanna Najder

³³ Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*, s. 765.