

Szczepan W. Ślaga

Goldschmidowska teoria mechanizmu ewolucji

Studia Philosophiae Christianae 2/2, 199-217

1966

Artykuł został zdigitalizowany i 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.

SZCZEPAN W. ŚLAGA

GOLDSCHMIDTOWSKA TEORIA MECHANIZMÓW EWOLUCJI

1. Uwagi wprowadzające, 2. Chromosomalna teoria dziedziczności i zmienności, 3. Mutacje systemowe źródłem zmienności ewolucyjnej, 4. Genetyczne podstawy preadaptacji i izolacji, 5. Przebieg procesu ewolucyjnego, 6. Uwagi krytyczne.

Teoria ewolucji, której ogólna osnowa streszcza się w twierdzeniu, że wszystkie obecnie istniejące różnorodne formy zwierzęce i roślinne powstały z organizmów prostszych w wyniku różnicowania się, selekcji i przemian, jakie nagromadziły się w kolejnych pokoleniach, sama przeszła w ciągu stulecia swego istnienia daleko posuniętą ewolucję. O ile początkowo uwagę uczonych zajmował problem stwierdzenia obiektywności faktu ewolucji, to w późniejszych okresach ośrodkiem zainteresowań stało się zagadnienie czynników przyczynowych i mechanizmów procesu ewolucyjnego.

1. Uwagi wprowadzające

Jedna z prób przyczynowej analizy czynników i mechanizmów rozwoju żywej przyrody pochodzi spod pióra wybitnego genetyka obecnego stulecia — Ryszarda Benedykta Goldschmidta, zmarłego w 1958 r.¹ Autor ten znany jest z badań

¹ Dane biograficzno-bibliograficzne o Goldschmidcie zaczerpnięto z następujących prac: Caspari E., Richard Benedict Goldschmidt 1878—1958, „Genetics”, 45 (1960), n. 1, s. 1—5; Kosswig C., Richard Gold-

w dziedzinie protozoologii, cytologii, embriologii, histologii, neurologii, a przede wszystkim genetyki, ewolucjonizmu, zagadnień determinacji płci, analizy interseksualizmu. W genetyce od początku swej naukowej działalności dążył z jednej strony do fizjologiczno-dynamicznego ujmowania zjawisk dziedziczności, a z drugiej do przeciwstawiania stosowanej w genetyce metodzie analitycznej metody syntetycznej, co wiąże się ściśle z fizjologicznym kierunkiem genetyki — tzw. fenogenetyką — której był pionierem.

R. B. Goldschmidt urodzony 24 kwietnia 1878 r. we Frankfurcie nad Menem, studiował w Heidelbergu u znanych zoologów Kühne'a, Kossela, promowany przez Bütschliego w 1902 r. Od 1903 był współpracownikiem R. Hertwiga na uniwersytecie w Monachium kolejno jako asystent, docent, profesor. Od r. 1914 pracował w Kaiser-Wilhelm Institut für Biologie w Berlinie-Dahlem, a w r. 1921 został dyrektorem tego Instytutu. W międzyczasie (1924—1926) pracuje w Tokyo University. W 1936 r. przeniósł się do Ameryki zostając profesorem zoologii na California University w Berkeley. Umiera 25 kwietnia 1958 odznaczony trzema doktoratami h. c. pozostawiając po sobie w spuściźnie ponad 250 prac i 17 książek, z których na uwagę zasługują zwłaszcza: „Physiologische Theorie der Vererbung”, Berlin 1927; „Einführung in die Vererbungswissenschaft”, Berlin 1928; „Physiological Genetics”, New York 1938; „Theoretical Genetics”, Berkeley and Los Angeles 1955 i inne.

Działalność naukową w dziedzinie genetyki rozpoczął Goldschmidt od prac nad X-chromosomami u motyla „*Lymantria dispar*”, a wyniki badań nad różnicowaniem płci u motyli po-

schmidt gest., „Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft”, 22 (1959) 425—26; Mather K., Past zoologists and present genetics, „Nature”, 178 (1956) 821—22; Seiler J., Richard Goldschmidt 12. 4. 1878 — 24. 4. 1958, „Bayerische Akademie der Wissenschaften”, Jahrbuch 1960, 153—157; Stern C., Richard Goldschmidt 12. 4. 1878 Frankfurt a. M. bis 25. 4. 1958, „Die Naturwissenschaften” 45 (1958) 429—31; Witschi E., Richard B. Goldschmidt, „Biologische Zentralblatt” 78 (1959) 209—213.

służyły mu do rozwinięcia teorii determinacji płci oraz ogólnej teorii działania i struktury tzw. genu. Badając wpływ genów i środowiska na kształtowanie się organizmów, odkrył zjawisko fenokopii (1935), polegające na tym, że cecha organizmu powstała pod wpływem środowiska jest identyczna z cechą wywoływaną zwykle obecnością określonego genu. Fenokopia jako zmiana rozwojowa nie jest dziedziczna, chociaż często trudno odróżnić ją od cechy dziedzicznie uwarunkowanej mutacją genu.

Z gentyki pojętej fizjologicznie i rozwojowo wyłoniły się koncepcje ewolucyjne. Goldschmidt dość wcześnie zajął się zagadnieniami rozwoju świata żywego, a będąc przekonanym, że ewolucja nie może mieć miejsca bez zmienności i bez dziedziczenia zmian, w genetyce szukał skutecznej pomocy dla zrozumienia mechanizmów ewolucji. Jedną z pierwszych jego prac w tym przedmiocie pochodzi z 1918 r.: „A preliminary report on some genetic experiments concerning evolution” (*American Naturalist*); z późniejszych warto wymienić: „Some aspects of evolution” (*Science*, 1933); „The material basis of evolution” (*New Haven* 1940); „Evolution as viewed by one geneticist” (*American Scientist*, 1952); „An introduction to the popularized symposium on evolution” (*Scientific Monthly*, 1953) i inne.

Ze względu na ściśle powiązania zagadnień ewolucyjnych z genetycznymi przedstawienie goldschmidtdowskiej teorii mechanizmów ewolucji poprzedzone zostanie omówieniem poglądów zoologa kalifornijskiego na temat dziedziczności i zmienności.

2. Chromosomalna teoria dziedziczności i zmienności

Darwinowska teoria rozwoju świata żywego wskazywała na walkę o byt i dobór naturalny jako na podstawowe czynniki kontrolującego i regulującego mechanizmu ewolucji. Nie dało to jednak pełnego wyjaśnienia procesu ewolucyjnego, gdyż nie obejmowało jego wyjściowego podłoża materialnego, jakim jest dziedziczność i zmienność. Po długotrwałych dys-

kusjach w przedmiocie genetycznych podstaw ewolucjonizmu zapoczątkowanych jeszcze przez A. Weismanna, a zwłaszcza W. Batesona i H. de Vriesa, dołączył swój głos R. Goldschmidt, którego poglądy wyrosły szczególnie z badań nad efektem pozycji i teorią genu. Dlatego też ostrze jego krytyki zostało przede wszystkim skierowane przeciw przyjmowanym powszechnie za jego czasów pojęciom genów i mutacji.

Właściwie przez całe życie Goldschmidt zajmował się istotą genu, chociaż poglądy jego w tym względzie podlegały dość wyraźnej ewolucji. Przez długi okres czasu traktował on gen jako enzym o właściwościach katalitycznych, którego ilościowymi zmianami tłumaczył różnorodną zjawiska dziedziczności i rozwoju². Później jednak, w r. 1937, odstąpił od tego poglądu³ na rzecz nowego, który uzasadniał we wszystkich późniejszych pracach. Otóż, używając nadal pojęcia genu, pojmował go nie jako oddzielną cząstkę, lecz jako integralną część kontinuum biochemicznego jakim jest chromosom. Goldschmidt uważał chromosom za olbrzymią cząstkę białkową, w której genami są pewne obszary pozbawione ostrych granic⁴. Ujęcie takie nie przyznawało genom większej autonomii

² R. Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft, Berlin 1928, 521—22; por. Genetic factors and enzyme reaction, „Science”, 43 (1916) 98—100; The gene, „Quat. Rev. Biol.”, 3 (1928); Genetics and development, „Biol. Bull.”, 63 (1933); Gen und Augeneigenschaft, I—II, „Zeits. indukt. Abstamm. u. Vererb.-Lehre”, 69 (1935) 38—131.

W Physiological Genetics, New York—London 1938, s. 282 Goldschmidt określa gen w następujący sposób: a. jest to substancja wysokoaktywna nawet w małych ilościach, b. substancja genu jest poddawana przed każdym podziałem komórki, c. może podlegać określonym, nagłym i czasem odwracalnym zmianom zwanym mutacjami, d. zmutowany gen jest stały tak jak i wyjściowy aż do momentu następnej mutacji.

³ R. Goldschmidt, Spontaneous chromatin rearrangements in Drosophila, „Nature”, 140 (1937); Gene and character IV—VIII, „Univ. Calif. Publ. Zool.”, 41 (1937) 277—342.

⁴ Por. Theoretical Genetics, Berkeley and Los Angeles 1955; oraz art. The impact of genetics upon science, zam. w Genetics in the 20th Century, New York 1951, s. 4 n.

i zastępowało dawną teorię uznającą geny za oddzielne drobiny uporządkowane liniowo wzdłuż chromosomu. Z jego punktu widzenia podstawowymi czynnikami dziedziczności są chromosomy z ich złożoną architekturą wewnętrzną, a rozmaite cechy mogą być wyróżnione i zlokalizowane w różnych punktach tej architektury. Te zlokalizowane różnice możemy nazywać genami, ale już nie jako oddzielne jednostki.

Poszukując przyczyn takiego stanowiska Goldschmidta, możemy się zgodzić z opinią C. Sterna, że „pierwotne sformułowanie tej nowej myśli było przesadne i chyba zabarwione osobistym rozgoryczeniem człowieka wyrwanego ze swego środowiska. Jednak głębsza analiza zagadnienia wyrosła niebawem spod jego pióra, gdy głos nowatora znalazł odzew w sposobie myślenia ludzi jemu współczesnych”⁵. Jak zobaczymy niżej, ten odzew, początkowo przychylny, przekształcił się później w dość ostrą krytykę.

W trakcie dociekań nad naturą materiału genetycznego Goldschmidt dążył do wykazania, że klasyczne pojęcie genu było zbyt proste lub określane operatywnie poprzez powiązanie go z eksperymentalnie determinowanymi cechami bez przyjmowania jakichś założeń o jego rzeczywistym istnieniu⁶. Gen może być zaobserwowany i badany tylko w trakcie jakichś zmian. „Fakty genetyki — pisze nasz autor — mogą być oczywiście opisywane w terminach genów, ale pojęcie genów jako jednostek winno być całkowicie odrzucone wraz z teorią plazmy zarodkowej”⁷. „Fakty zmusiły nas do porzucenia teorii korpuskularnej genu i do przejścia do teorii genu jako drobnej partii pewnej całości; całość ta ma określony wzór strukturalny decydujący o normalnym jej funkcjonowaniu”⁸.

⁵ C. Stern, Richard Goldschmidt..., „Die Naturwissenschaften” 45 (1958) 430.

⁶ Por. Theoretical Genetics, 188.

⁷ Physiological Genetics, 311.

⁸ Theoretical Genetics, 189.

Spośród podanych przez Goldschmidta faktów⁹ przemawiających na korzyść tezy, że chromosom jest rzeczywistą jednostką dziedziczności, przytoczymy jedynie te, które wskazują jednocześnie na poglądy autora w kwestii mutacji:

- a. działanie promieni X na chromosomy powoduje złamania i inne przegrupowania, a może także powodować mutacje genów;
- b. wpływ temperatury powiększający szybkość mutacji powoduje także zmiany chromatyny u roślin i zwierząt;
- c. skutek fenotypowy przegrupowań czyli tzw. efekt pozycji, pod który mogą być włączone wszystkie skutki zachodzące równocześnie z przegrupowaniami, jest tym samym co mutacja genu. W rzeczywistości wiele skutków, które pierwotnie zaliczano do mutacji, okazało się efektami pozycji przegrupowań.

W rzeczywistości w ramach efektu pozycji istnieje wiele zjawisk będących skutkami przegrupowań, jak deficyjencje, translokacje, duplikacje (Goldschmidt wylicza 11), które są paralelne do spontanicznego pojawiania się tzw. mutacji genu. Podobny skutek fenotypowy mają przegrupowania w pewnym obszarze i dlatego mogą być opisane jako różne allelomorfy. Goldschmidt analizuje wiele wypadków skomplikowanych przegrupowań zachodzących spontanicznie wewnątrz różnych odmian *Drosophila*, które doprowadziły do pojawienia się pewnej liczby fenotypów¹⁰. Istnieją pewne zmiany, które zachodzą w wielu różnych punktach chromosomów, powodując podobny skutek fenotypowy. U drosofili zdarzają się częste małe zmiany, które w części są deficyjencjami, a w części prawie nie różnią się od mutacji genu. U *Drosophila melanogaster* obserwowano, że normalne oczy zmieniają się czasem w wąskie (bar) nie na skutek mutacji genu, ale zdwojenia chromosomu

⁹ *Physiological Genetics*, 311—314.

¹⁰ Por. *Spontaneous chromatin rearrangements in Drosophila*, „*Nature*”, 140 (1937); *Spontaneous chromatin rearrangements and the theory of the gene*, „*Proc. Natl. Acad.*”, 1938; *The theory of the gene*, „*Scientific Monthly*”, 46 (1938) 1—6.

odpowiedzialnego za wygląd fenotypowy oczu. Potrójny odcinek chromosomu daje oczy jeszcze węższe (ultra bar), a w pewnych wypadkach następuje powrót do normy. Dzieje się tak wskutek odmiennego ułożenia, zwiększenia lub zmniejszenia liczby odcinków w odpowiednich chromosomach *Drosophila*¹¹.

Wszystkie te fakty stanowiąc mają silny argument na korzyść tezy, według której chromosomy są rzeczywistymi jednostkami dziedziczności, kontrolującymi rozwój szczepu dzikiego, a czysto steryczne (steric) zmiany w poszczególnych punktach jego długości powodują odchylenia od typu dzikiego. Dlatego też według Goldschmidta „gen nie istnieje”¹².

Inny zarzut względem koncepcji genetycznych został skierowany przeciwko teorii mutacji. Z powyższego jak widać, że dla Goldschmidta mutacja jako zmiana dziedziczna to po prostu zmiana w przestrzennym układzie części chromosomu, lub — jak sam się wyraża — „mutacja to nagła zmiana w zrębie chromosomów w jądrze komórki”¹³. Pojmując w ten sposób zmiany dziedziczne, Goldschmidt zajmuje się tak teorią mutacji genu czyli mikromutacją, jak przede wszystkim makromutacjami jako wielkimi zmianami całego systemu chromosomalnego. Tego typu całościową reorganizację układu genetycznego zoolog kalifornijski nazywa mutacjami układowymi czy systemowymi (systemic mutation), a szczególna rola tego typu makromutacji w procesie ewolucji zasadza się na tworzeniu wielkich grup systematycznych, preadaptowanych genetycznie do przeżywania w odmiennym środowisku.

3. Mutacje systemowe źródłem zmienności ewolucyjnej

Wraz z rozwojem zagadnień genetycznych poczęto w teorii ewolucji przyjmować tezę, że dobór naturalny może dzia-

¹¹ *Physiological Genetics*, 31—32, 304—305.

¹² *Ibid.*, 314.

¹³ An introduction to a popularized symposium on evolution, „*Scientific Monthly*”, 67 (1953) 185.

łać wtedy, gdy istnieje coś, co może selekcjonować, a więc gdy mutacje umożliwiają dowolny wybór sposobu ustosunkowania się do środowiska¹⁴. Ponieważ jednak mutacje są na ogół bezkierunkowe, noszące często piętno schorzeń¹⁵, i nie przystosowane do działających na organizm czynników środowiska, powstała trudność w zrozumieniu ich roli w ewolucji. Zwłaszcza mutacje spontaniczne, nawet o większym efekcie morfologicznym, występują rzadko, a większość z nich wykazuje obniżenie żywotności w stosunku do typu dzikiego (wilde-type). Później jednak wykazano, że drobne mutacje są znacznie częstsze i że w populacjach różnych gatunków występują mutacje nagromadzone w poprzednich pokoleniach tak, że zaczęto je uważać za istotne źródło zmienności dziedzicznej jako głównego mechanizmu procesów ewolucyjnych. Według Goldschmidta zmienność dziedziczna, tak w wolnych jak i mieszanych populacjach gatunków roślin czy zwierząt oznacza obecność nie tylko indywidualnych mutantów, ale całego szeregu ich kombinacji. Normalna populacja kilku organizmów może zawierać szereg form dziedzicznie różnych, których względna ilość może być obliczona nawet po pewnej ilości pokoleń¹⁶. Zmiany obserwowalne w populacjach mogą być przy tym różnej wielkości począwszy od niewielkich zmian indukowanych przez sztuczny dobór osobników aż do zmian filogenetycznych.

Przyjmując w 1940 r. istnienie zasadniczych różnic między

¹⁴ Por. C. A. Villie, *Biologia*, tłum z ang., Warszawa 1965, 701—702.

¹⁵ Nie można więc — pisze Goldschmidt — nie uznać anormalnego, chorobliwego charakteru pewnych mutacji, jakkolwiek z punktu widzenia samej genetyki jest to zgoła obojętne. Mutacje bowiem pomagają nam zorientować się co do zachowania się normalnych zawiązków za pomocą analizy odpowiednich skrzyżowań i w tych sprawach nie nas nie obchodzi wartość biologiczna samych zmian mutacyjnych... Niemniej jednak powyższe zjawiska zyskują ogromne znaczenie, jeśli je rozpatrywać z punktu widzenia teorii ewolucji. — *Nauka o dziedziczności*, Warszawa (b.d.w.), 183.

¹⁶ An introduction to a popularized symposium on evolution, s. 186.

mikro- i makroewolucją¹⁷, Goldschmidt nigdy nie zaprzeczał, aby mutacje genowe i rekombinacje mogły prowadzić w sposób ciągły i stopniowy do powstania różnicowań wewnątrz gatunku, do pojawienia się podgatunków, odmian i ras geograficznych. Nawet bardzo małe zmiany genowe danej cechy mogą rozprzestrzenić się poprzez populacje w kolejnych generacjach¹⁸. Jednak akumulacja nawet wielkiej ilości mutantów i ich rekombinacji, choćby przez kilka pokoleń, prowadzi jedynie do zmian mikroewolucyjnych i nie może przyczynić się do przekształcenia niższej kategorii taksonomicznej w wyższą¹⁹. Stąd dla zrozumienia makroewolucji jako procesu powstawania przede wszystkim nowych gatunków zrodziła się u Goldschmidta koncepcja wspomnianych wyżej mutacji systemowych jako wielkich zmian w materiale genetycznym²⁰. Bo jeżeli zmiany strukturalne mają odegrać jakąś rolę w procesach ewolucyjnych, muszą powodować skutki całkowicie różne od tych, jakie są wywoływane przez mutacje punktowe, a więc muszą to być strukturalne zmiany chromosomu. Takie mutacje systemowe mogą już we wczesnych stadiach przekształcać procesy embrionalne powodując zmiany ujawniające się w dojrzałym organizmie i to mogło decydować o kierunku zmian ewolucyjnych²¹.

W „Theoretical Genetics” podaje Goldschmidt wiele przykładów na poparcie teorii głoszącej, że mutacje systemowe o bardzo dużym zasięgu, pojawiające się nagle, prowadzą do

¹⁷ The material basis of evolution, New Haven 1940.

¹⁸ Por. R. Goldschmidt, A preliminary report on some genetic experiments concerning evolution, „American Naturalist”, 52 (1918) 28—50; Die Genetik der geographischen Variation, „Bull. Proc. 6th Int. Congr. Genet.” (Ithaca), 1 (1933) 173—184.

¹⁹ An introduction to a popularized symposium on evolution, 187; por. Nauka o dziedziczności, 188, gdzie reprezentowany jest analogiczny pogląd autora w pierwotnej łagodnej formie.

²⁰ Por. An introduction to a popularized symposium on evolution, 188, oraz Theoretical Genetics, 191, 490.

²¹ Por. The material basis of evolution, 322; Homeotic mutants and evolution, „Acta Biotheoretica”, 10 (1952) 87—104.

różnicowania się gatunków i wyższych jednostek taksonomicznych. W taki np. sposób mogła przebiegać ewolucja od wymarłych już Archeopteryx do współczesnych ptaków poprzez skrócenie ogona i przekształcenie go w dodatkową powierzchnię służącą do sterowania w czasie lotu. Podobnie mutacja systemowa powodująca skrócenie i zlanie się kręgów ogona u przodka kota z *Manx* doprowadziła do jego obecnej postaci. Inny przykład czerpie Goldschmidt z badań nad zwierzętami segmentowymi, np. myriapoda, arachnoidea, insecta, u których poszczególne segmenty mogą być używane do różnych funkcji. U drosofilii np. tkanka embrionalna może się rozwinąć w skrzydła, nogi lub anteny, zależnie od różnych czynników powodujących mutację. Tkanka boków trąszki może się rozwinąć w nogi, a u wija lub pająka mogą powstać skrzydełka przez pojedynczą lub kilka mutacji. Tego typu mutacje systemowe we wczesnych okresach rozwoju embrionalnego prowadzą do pojawienia się postaci fenotypowej znacznie odbiegającej od postaci macierzystej. Są to właściwie potworki różniące się w strukturze od typowego przedstawiciela danego gatunku i najczęściej jako nie przystosowane do życia, giną bezpowrotnie. Dla tych z nich, które mogą dać początek nowemu szczepowi i przystosować się do nowego środowiska, Goldschmidt w „The material basis of evolution” zaproponował nazwę *hopeful monsters* („potworki przyszłości”).

Potworki przyszłości mogły w nowym środowisku spełniać czynności niemożliwe do wykonania dla reszty przedstawicieli gatunku. Istnienie tego rodzaju organizmów ma potwierdzać goldschmidtowską teorię mutacji systemowych (układowych), jako istotnego i fundamentalnego źródła wielkich zmian ewolucyjnych.

4. Genetyczne podstawy preadaptacji i izolacji

Istotną rzeczą w ewolucji jest to, aby zmiany genetyczne, czy to powstałe na skutek makromutacji czy też nagromadzenia się mutacji drobnych w danym organizmie, mogły utrzy-

mać się i być przekazywane kolejnym generacjom²². Jest to możliwe dzięki procesowi adaptacji, bowiem zmiany mutacyjne, często niekorzystne dla organizmu w jego normalnych warunkach, mogą okazać się pożytecznymi, gdy organizm ten migruje do nowego środowiska.

I w tej sprawie Goldschmidt reprezentuje specyficzne stanowisko. Utrzymuje mianowicie, że wśród mutantów genetycznych wiele jest tego rodzaju, że po zmianie normalnego środowiska przez migracje czy lokalne zmiany klimatu, gleby czy pożywienia, są już przygotowane do nowej niszy geograficzno-ekologicznej²³. Organizm więc może być genetycznie w jakiś sposób przystosowany do utrzymania się przy życiu w nowym środowisku zmienionym, zanim się w nim znajdzie, a zatem mutacje te uprzedzałyby zmianę środowiska²⁴.

Istotnym punktem w teorii Goldschmidta jest to, że mutacje systemowe powodują adaptatywne zmiany w fenotypie jako następstwo przemian materiału genetycznego, bez uciekania się narazie do doboru naturalnego odpowiedzialnego za szczegóły przystosowań. Mutacje obniżające przystosowanie organizmu są nieużyteczne ewolucyjnie, a te, które powiększają takie przystosowanie do wszelkiego środowiska, są wysoce nieprawdopodobne. Jeżeli jednak mutacje powiększają przystosowanie organizmu do określonego nowego środowiska, stanowią punkt wyjścia do powstania nowej grupy. Tak samo, gdy umożliwiają organizmowi przeżycie w inny sposób w dawnym środowisku. Tak więc przed zmianą warunków zewnętrznych pojawiają się mutacyjne uzdolnienia do wyboru trudności. Pojedyncza np. mutacja redukująca trzypalczystą stopę do jednopalczastej, a palec boczny do pozostałości zaledwie śladowej, mogła zwiększyć uprzednie przystosowanie konia do życia w nowym środowisku; taka preadaptacja szczegółowa

²² Por. Wstęp do nauki o życiu, tłum W. Adolph, Warszawa (b.d.w.), 298—302.

²³ An introduction..., 187.

²⁴ Jedno z pierwszych określeń preadaptacji pochodzi z r. 1928: Einführung in die Vererbungswissenschaft, 551.

nowego typu kończyn rozprzestrzeni się przez populację²⁵. „Idealne przystosowanie — pisze nasz genetyk — nie oznacza więc długiego procesu stopniowych przeobrażeń, lecz jedynie fakt posiadania przez dany ustrój cech, które predestynują go do przebywania w danym środowisku i do pędzenia danego trybu życia”²⁶. Po prostu osobnik preadaptowany przeżyje w nowych warunkach, inne zginą. W ten sposób wspomniane wyżej hopeful monsters, powstałe na drodze wielkich mutacji, stanowią punkt startowy dla pojawienia się całkowicie nowego kierunku ewolucyjnego²⁷.

Może się zdarzyć, że selekcja zacznie swe działanie we wczesnym okresie rozwoju osobniczego, powodując zmiany większe od mikroewolucyjnych, uzależnionych od poszczególnych genów i wówczas jest to jakby półmetek między preadaptacją a normalną adaptacją. Zazwyczaj jednak selekcja działa później, udoskonalając przystosowanie poprzez eliminowanie pierwotnych form.

Proces ewolucyjny, polegający na „wchodzeniu” preadaptowanych mutantów do określonej populacji i zajmowanie przez te mutanty różnych obszarów geograficzno-ekologicznych nazywa Goldschmidt „adaptive radiation”²⁸. Aby mógł nastąpić dalszy krok ewolucyjny w kierunku nowego gatunku, konieczne jest istnienie izolacji wewnątrz gatunku, z którego wywodzą się mutanty. Zdaniem Goldschmidta ta zasada ewolucyjna oznacza nie tyle izolację fizyczną jako pewne bariery mikro- czy makrogeograficzne lub ekologiczne, ale przede wszystkim izolację genetyczną powstałą przez mutacje i rekombinacje²⁹. Genetycznie odizolowane, nowe grupy mutantów, upodabniając się do gatunków, które — jak wiadomo — są bezpłodne między sobą lub też wydają bezpłodne potom-

²⁵ Ibid., 549—550.

²⁶ Nauka o dziedziczności, 186.

²⁷ The material basis of evolution, 390 n.

²⁸ An introduction to a popularized symposium on evolution, 186; por. jego Ecotype, ecoscopies and macroevolution, „Experientia”, 4 (1948) 465—472.

²⁹ An introduction to a popularized symposium on evolution, 187.

stwo, mogą awansować do rangi nowych gatunków³⁰. Aczkolwiek mechanizm powstawania izolacji genetycznych jest jeszcze niedostatecznie zbadany, zabezpieczenie wyróżnicowanych mutacyjnie nowych osobników przed krzyżowaniem się z osobnikami spokrewnionymi, stanowi ważny czynnik na drodze do wytworzenia się nowych gatunków.

5. Przebieg procesu ewolucyjnego

Nakreślony wyżej obraz mechanizmów i czynników procesu ewolucyjnego w ujęciu Ryszarda Goldschmidta nie byłby pełny, jeżeli pominąć pytanie, w jaki sposób działają tego rodzaju mechanizmy.

Konsekwencją przyjęcia wielkich mutacji systemowych, powodujących radykalną reorganizację wewnętrznej struktury chromosomu, było twierdzenie, że w trakcie przebiegu procesów ewolucyjnych powstają nie tylko najniższe jednostki taksonomiczne na drodze nagłych jednorazowych mutacji, ale także wielkie grupy systematyczne. Takie właśnie zmiany genetyczne są wymagane do wyjaśnienia ewolucji wyższych kategorii organizmów.

W dyskusji z neodarwinowskim schematem działania ewolucji Goldschmidt wykazuje, na przykładzie rozwoju ptaków, że ich ewolucja nie rozpoczyna się z podgatunkowej populacji należącej do klasy Reptilia przez gromadzenie się drobnych mutacji w trakcie tworzenia się niższych jednostek taksonomicznych, lecz od razu tworzy się klasa ptaków, rozpadająca się potem na rzędy, rodziny, rodzaje czy gatunki³¹. Stąd zrodziło się u naszego zoologa fundamentalne twierdzenie odnośnie przebiegu procesu rozwoju rodowego: najpierw powstają wielkie jednostki systematyczne,

³⁰ Ibid., l. c.

³¹ Evolution as viewed by one geneticist, „American Scientist”, 40 (1952) 92.

a ewolucja działa z góry w dół³². O tym przekonują fakty tak logiczne jak i historyczno-paleontologiczne³³.

Przyjmując przeciwną neodarwinizmowi zasadę działania ewolucji z góry w dół, czyli od wyższych kategorii do niższych, Goldschmidt zajął również odrębne stanowisko odnośnie sprawy tempa przemian ewolucyjnych. Uważał mianowicie, że stosunkowo słabe działanie selekcji na mutanty dawało w efekcie zbyt powolne tempo i że taki proces nie mógłby dokonać, nawet w długich okresach geologicznych, tych skutków, jakie obserwujemy dziś w świecie istot żywych. To między innymi było powodem przyjęcia mutacji systemowych, dzięki którym ewolucja zachodzi nie stopniowo, ale skokowo, a tym samym i w znacznie szybszym tempie³⁴. Przyspieszenie tempa ewolucji może dokonać się także wtedy, gdy dominujący kierunek wielkich mutacji będzie szczęśliwie koincydował z kierunkiem selekcji³⁵.

6. Uwagi krytyczne

Reasumując nasze rozważania powiemy, że specyficzna, genetyczna koncepcja ewolucyjna Goldschmidta wyraża się w tym, że reorganizacja systemu chromosomalnego osobnika danego gatunku powoduje powstanie mutantów, wśród których znajdują się potworki z przyszłością, preadaptowane genetycznie do rozprzestrzenienia się poprzez populacje i przeżycia w zmienionym środowisku. W ten sposób mutacje systemowe w populacji, preadaptacja, „adaptive radiation” wraz z mechanizmami izolującymi i ewentualnym późniejszym działaniem selekcji wyjaśniają geograficzny i ekologiczny obraz tak wewnątrz gatunku³⁶ jak i wyższych jednostek.

³² Ibid., 91—92.

³³ Ibid., l. c.

³⁴ *Theoretical Genetics*, 488—490.

³⁵ Por. E. O. Dodson, *Evolution*, The encyclopedia of the biological sciences, ed. by P. Gray, New York—London 1961, 365.

³⁶ An introduction to a popularized symposium on evolution, 187.

Z tak rozumianej teorii mechanizmów i czynników ewolucji świata żywego wynikają daleko posunięte konsekwencje, zwłaszcza skokowość, przyspieszenie tempa ewolucji, jej kierunek z góry w dół, ograniczenie roli wpływu selekcji na powstawanie nowych form. Stąd nie dziwi nas, że głosy krytyki, choć nieliczne, pochodziły głównie od przedstawicieli neodarwinizmu ortodoksyjnego.

Całość goldschmidtdowskiej teorii mechanizmów ewolucji nie została opracowana. Istnieją jedynie drobne przyczynki, głównie w postaci recenzji prac autora oraz luźnych uwag zawartych we wspomnieniach pośmiertnych. Ostatnio głosy krytyczne stają się coraz liczniejsze.

Zacznijmy od genetycznych podstaw ewolucyjnej teorii Goldschmidta. Uporczywa walka z teorią genu i mutacji punktowych okazała się w rzeczywistości mało przydatna tak dla genetyki jak i ewolucjonizmu, o czym świadczy fakt, że sam autor we wszystkich późniejszych pracach posługuje się tymi terminami, a mutacjom genowym przyznaje, jak widzieliśmy, pewną rolę, przynajmniej w mikroewolucji. Historia koncepcji genu upewniła nas — zdaniem Mathera — że pojmowanie fizjologiczne nie zastąpiło mechaniczno-korpuskularnego³⁷. Gdy zaś idzie o mutacje systemowe, to jest możliwe, że spełniają one, choćby w rzadkich wypadkach, rolę determinant przyczynowych ewolucji. Przeciwnicy przynajmniej nie dowiedli, że mutacje systemowe nie wykazują takiego działania, ale zarzucali, że są one także (tak samo, jak zdaniem Goldschmidta gen) „niepodobne niczemu, co nawet zaobserwowane, mogło by być naukowo przyjęte”³⁸. T. A. Goudge z pewnością zajmuje zbyt minimalistyczne stanowisko, gdy twierdzi, że „ani mutacje systemowe postulowane przez Gold-

³⁷ K. Mather, Past zoologist and present genetics, „Nature”, 178 (1956) 822.

³⁸ T. A. Goudge, The ascent of life. A philosophical study of the theory of evolution, London 1961, s. 94. Por. też G. G. Simpson, który w The meaning of evolution, New Haven 1960 na s. 232 wyraża podobną do Goudge'a opinię.

schmidta, ani skumulowane skutki małych mutacji postulowane przez obecną teorię selekjonistów, nie są uważane za adekwatne wyjaśnienia zjawisk makroewolucji”³⁹.

Za Dobzhanskym powiedzieć należy, że pojęcia mikro- i makroewolucji są terminami relatywnymi, posiadającymi czysto opisowe znaczenie i nie implikującymi żadnych istotnych różnic, tkwiących u podstaw czynników przyczynowych⁴⁰. Dlatego też, skoro badanie mechanizmów mikroewolucji zamyka się w ramach analizy genetycznej, zwłaszcza genetyki populacji, poprzez analizę takich czynników genetycznych jak mutacje, selekcja, dryft itp., to zrozumienie zjawisk makroewolucji może dokonać się jedynie przez uogólnienie wniosków i wykorzystanie wyjaśnienia przyczynowego, jakie jest stosowane w zakresie zmian mikroewolucyjnych. W świetle tych racji przyjmowanie niejasnego i nie dającego się eksperymentalnie sprecyzować pojęcia makroewolucji, jako różnego jakościowo od mikroewolucji, wydaje się dla wielu autorów całkowicie nieuzasadnione, nawet jako hipoteza tłumacząca powstawanie gatunków i wyższych jednostek taksonomicznych⁴¹. W ogóle, jak utrzymuje G. G. Simpson⁴², mikro- i makroewolucja nie różnią się jakościowo i wobec tego nie istnieją uzasadnione racje przyjmowania jakiegoś podziału na poziom gatunków i poziomy rodzaju czy rodziny przy badaniu dróg rozwoju świata żywego.

Inni autorzy, np. J. M. Smith, nie mogą zrozumieć, w jaki sposób mutacje systemowe mogą powodować w małym stopniu

³⁹ T. A. Goudge, op. cit., 131.

⁴⁰ Th. Dobzhansky, *Genetics and the origin of species*, New York — London 1964, s. 16—17. Między tymi pojęciami istnieje ta jedynie różnica, że historyczne zmiany wewnątrz gatunku zostały nazwane mikroewolucją, a zmiany takie w zakresie jednostek wyższych od gatunku — makroewolucją (por. G. G. Simpson, *The major features of evolution*, New York 1955, s. 338).

⁴¹ S. Wright, *The material basis of evolution*, „Scientific Monthly”, 53 (1941) 165—170; por. też F. Mayer, *Problématique de l'évolution*, Paris 1954, s. 101—102.

zmiany adaptatywne proporcjonalne do różnic między gatunkami, chociaż przyznają, że poszczególne mutacje, zmieniając tzw. nacisk selekcji, mogły odegrać jakąś rolę w powstawaniu nowych grup i to tym bardziej, że w pewnych okolicznościach nawet duże zmiany są adaptatywne⁴³. Cała koncepcja przyszłościowych potworków powinna być traktowana z wielką ostrożnością, o czym świadczy przykład Archeopteryx, który nie był wcale przystosowany lepiej do życia od swych przodków posiadających twarde ogony jako stabilizatory w ruchu; zmiana funkcji ogona wymagała ewolucji mechanizmów czuciowo-zachowawczych, systemu nerwowego i odruchów uzdalniających do fruwania bez stabilizatora, a to jest nie do pomyślenia bez wyraźnego i stopniowego wpływu selekcji⁴⁴.

Podobnie badania Goldschmidta nad ewolucją larw muchy *Arachnocampa luminosa* i powstaniem przystosowań do jaskiniowego trybu życia (świecenie, mięsożerność, wydzielanie śluzu itp.) nie dowodzą według St. Skowrona⁴⁵, że pojawienie się tylu nowych cech i przystosowań morfologiczno-ekologicznych jest wynikiem jednej czy kilku mutacji systemowych. Tak różnorodne cechy przystosowawcze musiały rozwijać się stopniowo i niezależnie od siebie.

Koncepcja potworków przyszłości, gdyby nawet została dowiedziona jako fakt, nastęrcza inne jeszcze trudności. Aby tego rodzaju mutant mógł przekazać dziedzicznie swe cechy następnym generacjom, musiałyby znaleźć analogicznego sobie partnera w swoim środowisku, a to wydaje się mało prawdopodobne⁴⁶.

Jeżeli nie da się utrzymać tezy o skokowości zmian mikroewolucyjnych w procesie powstawania gatunku, który two-

⁴² G. G. Simpson, *The major features of evolution*, s. 339.

⁴³ J. M. Smith, *The theory of evolution*, Harmondsworth Middlesex 1962, s. 283—284.

⁴⁴ *Ibid.*, 283.

⁴⁵ St. Skowron, *Ewolucjonizm*, Warszawa 1963, 265—266; por. J. Huxley, *Evolution, the modern synthesis*, London 1955, 456—457.

⁴⁶ St. Skowron, *op. cit.*, 249 .

rzy się, jak utrzymuje większość ewolucjonistów, przez powolne gromadzenie i utrwalanie się różnic i zmian w populacji podgatunku, odmian czy ras, to tym bardziej skokowe zmiany makroewolucyjne nie mogą być uznane za źródło tworzenia się wyższych od gatunku grup taksonomicznych.

Niezgodność poglądów Goldschmidta z ortodoksyjnym neodarwinizmem w sprawie stopniowego i ciągłego charakteru procesu ewolucji i specjacji uwidaczniała się coraz bardziej w miarę krystalizowania i rozbudowywania przez naszego autora tezy, że skokowe powstawanie wielkich grup systematycznych jest logiczną konsekwencją przyjętych założeń, mianowicie koncepcji mutacji systemowych, jako *per se* nieciągłych, wielkich zmian genotypu.

GOLDSCHMIDT'S THEORY OF EVOLUTIONARY MECHANISMS

S u m m a r y

The purpose of the article is to describe not elaborated up to day the Goldschmidt's theory of mechanisms and internal factors in evolution as well as estimate critically. Richard B. Goldschmidt (1878—1958) well-known researche worker on genetics in his books and many articles was investigated the connection between genetics and evolution and was analysed the causal factors of evolution. Specifically genetic conception of evolution according to Goldschmidt relies on the fact that rearrangements of chromosomal system of the individual of determined species effects the origin of mutants, among which there are hopeful monsters, gentically pre-adapted to expand throughout populations and survive in changed environment. In this way systemic mutations and to survive in changed environment. In this way systemic mutation mechanisms and eventually severe selection pressure explains geographic-ecological picture within the species and higher categories. The consequence of this theory is the acceptance af a fact of the accelerating mechanisms of evolution by means of saltation and the limitation of the role of selection pressure on the origin of new forms. Goldschmidt assumed that big categories existed first and the evolution is working downward.

In the critical part of the article author stresses that the Goldschmidt's obstinate struggling against the theory of gene and of mutation appeared as almost useless both to genetics and evolution. Introduced concept of systemic mutation doesn't explain entirely the macro-

evolution as a creative process of species and of higher groups. There is no reason to admit of qualitative differences between micro- and macro-evolutionary processes likewise there is abortive conception of hopeful monsters. The saltation and suddenness in the origin of big systematic groups is the logical result of systemic mutation as per se non-continuous and major changes of the genotype. These are the main objects of attacks from the side of orthodox Darwinism.