

Kazimierz Kloskowski

Syntetyczna teoria ewolucji a neutralizm i punktualizm

Studia Philosophiae Christianae 28/1, 31-51

1992

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.

KAZIMIERZ KLOSKOWSKI

*Księdzu Profesorowi
Szczepanowi W. Śladze
w 30-lecie pracy naukowej*

SYNTETYCZNA TEORIA EWOLUCJI A NEUTRALIZM I PUNKTUALIZM

1. Wprowadzenie. 2. Początki nowego sporu. 3. Teoria mutacji neutralnych. 3.1. Zmienność genetyczna w świetle badań molekularnych. 3.2. Molekularne tempo ewolucji. 3.3. Pozory kontrowersji neutralistów i selekcjonistów. 4. Punktualizm — teoria zaburzonej równowagi. 4.1. Kontekst teorii. 4.2. Problem tempa ewolucji. 4.3. Sposób ewolucji. 5. Uwagi końcowe.

1. WPROWADZENIE

Syntetyczna teoria ewolucji, pod wpływem rozwoju biologii molekularnej, stała się w ostatnich latach przedmiotem nowych dyskusji i analiz krytycznych. Przykładem może być tutaj pojawienie się teorii mutacji neutralnych oraz teorii zaburzonej równowagi. Dlatego też wydaje się zasadne przedstawienie głównych idei wymienionych teorii oraz wskazanie istoty kontrowersji między nimi a klasycznym neodarwinizmem. Ponadto w niniejszym opracowaniu ważnym zagadnieniem będzie odpowiedź na pytanie, czy i w jakim zakresie teorię mutacji neutralnych i zaburzonej równowagi można traktować bądź jako kontynuację i rozwinięcie rozwiązań syntetycznej teorii ewolucji, bądź zakwestionować taki związek¹.

¹ Dokonane analizy w pracach K. Łastowskiego (*Dwa obrazy ewolucji w teorii Darwina*, w: *Klasy — światopogląd — idealizacja*, pod red. P. Buczkowskiego, A. Klawitera, Warszawa — Poznań 1985, 163—182) oraz A. Hoffmana (*Wokół ewolucji*, Warszawa 1983, 1—187) pokazują istotę sporu między punktualizmem a klasycznym neodarwinizmem. Brak jednak w polskiej literaturze podobnie szerokie omówień teorii mutacji neutralnych i jej powiązań z syntetyczną teorią ewolucji.

2. POCZĄTKI NOWEGO SPORU

Początki molekularnego nurtu w ewolucjonizmie zauważyć można już w pracach E. Mayra i F. J. Ayali oraz w późniejszych pracach Th. Dobzhansky'ego. Oczywiście trzeba pamiętać, że nie zmieniła się sama baza teorii ewolucji, tzn. jej populacyjno-genetyczne założenia przedstawione przez J. B. S. Haldane'a, R. A. Fishera, S. Wrighta oraz Th. Dobzhansky'ego były ciągle prawomocne i nadal są rozwijane. Na omawiany w tej pracy nurt teorii ewolucyjnej ogromny wpływ wywarły wyniki badań molekularnych, szczególnie dotyczące struktury DNA i biosyntezy białek. W konsekwencji uległa zmianie koncepcja gatunku (ewoluującego systemu), co uwiadaczniają późniejsze prace E. Mayra. Ponadto inaczej zaczęto traktować rolę środowiska, w którym odbywały się procesy ewolucyjne. Równocześnie pojawiły się i uwybraźniły liczne kontrowersje pomiędzy tezami syntetycznej teorii ewolucji a nowymi wynikami uzyskanymi w ramach biologii molekularnej. A. Urbanek wskazuje na źródła tych kontrowersji², istotne dla zrozumienia tego nowego nurtu syntetycznej teorii ewolucji. Za pierwsze źródło uznać trzeba fakt, że syntetyczna teoria ewolucji i biologia molekularna opierają się na dwóch różnych teoriach dziedziczności. Syntetyczna teoria ewolucji opiera się na chromosomowej teorii dziedziczności, a gen, któremu odpowiada określone miejsce (*locus*) w chromosomie, uważa za jednostkę mutacji. Mutacje są materiałem procesu ewolucyjnego, na który działa dobór naturalny. Z kolei biologia molekularna koncentruje się na badaniu struktury materiału genetycznego oraz pierwotnych produktów genów (relacja DNA — białka). Zmieniło się w konsekwencji pojęcie genu (*cistron*), przez które rozumie się już nie tylko odcinek DNA, jak w chromosomowej teorii dziedziczności, ale określony fragment DNA, który warunkuje biosyntezę danego polipeptydu. Taki „sposób działania systemu genetycznego pociąga za sobą ważne konsekwencje. Po pierwsze wynika z tego, że oddzielne cechy fenotypu kształtują się bezpośrednio w rezultacie pojedynczych mutacji. Nie widać tu potrzeby zespalandia wielu mutacji pod działaniem doboru naturalnego, w celu zapewnienia zmian cech fenotypu. Cechy

² A. Urbanek, *Rewolucja naukowa w biologii*, Warszawa 1973, 144—146; por. tenże, *Ewolucja modelu a teoria doboru naturalnego*, w: *Ewolucja biologiczna. Szkice teoretyczne i metodologiczne*, pod red. C. Nowińskiego, Wrocław — Warszawa — Kraków — Gdańsk 1974, 13—36.

fenotypu molekularnego kształtują się bowiem w rezultacie stosunkowo krótkiego łańcucha przemian kontrolowanego w zasadzie tylko przez pojedynczy gen (*cistron*). Mutacje urastają więc do głównego i jedyne go twórczego czynnika ewolucji. Bowiem nowe cechy biochemiczne ustroju mogą powstawać jako całkowicie gotowe i kompletne twory w wyniku pojedynczej zmiany genu. Podczas gdy rezultaty mutacji rozważane na poziomie całego fenotypu odbijają się typowo na całym kompleksie cech [...], zmiany fenotypów molekularnych ograniczone są tylko do jednej, określonej klasy cząsteczek chemicznych. Ewolucja molekularna ma więc zdecydowanie charakter mozaikowy. W pewnym sensie wydaje się, jak gdyby w świetle danych genetyki molekularnej docho dziło do rehabilitacji poglądów dawnych mendelistów”³. Powyższe pozwala nieco odmiennie spojrzeć na twierdzenie syntetycznej teorii ewolucji, a mianowicie, że mechanizmy na poziomie mikroewolucji (różnicowanie się populacji w ramach gatunku) w sposób wystarczający tłumaczą zarówno procesy makroewolucji (powstawanie rodzajów, rodzin), jak i megaewolucji (tworzenie się rzędów, typów, gromad).

Rozwój biologii molekularnej uwyraźnił znane wcześniej, a dotąd nie przełamane trudności natury biologicznej i metodologicznej. Jedną z nich odnosi się do precyzyjnego określenia charakteru pierwszorzędowej struktury białka, głównie współzależności przestrzennej struktury białka i jego biologicznej funkcji⁴. Inną z nich wymienia m. in. Th. Dobzhansky, który opierając się na niezwykle bogatym materiale eksperymentalnym wykazał, że przypadkowe mutacje genowe i chromosomowe, podstawowe dla funkcjonowania doboru naturalnego, mają dla organizmów bardzo często charakter letalny⁵.

Inna trudność dotyczy wątpliwości rodzących się w związku z próbami poszerzania samych wyjaśnień procesów mikro-

³ A. Urbanek, *Revolucja naukowa w biologii*, 148—149; zob. też N. Sueoka, *Directional mutation pressure and neutral molecular evolution*, „Proceedings of National Academy of Science USA” 85 (1988), 2653—2657.

⁴ M. V. Volkenstein, *Punctualism, non-adaptationism, neutralism and evolution*, „Bio-Systems” 20 (1987) 3, 289.

⁵ Th. Dobzhansky, *Position effects on genes*, „Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society” 11 (1936) 3, 365—368; tenże, *The raw materials of evolution*, „The Scientific Monthly” 46 (1938), 445—447.

ewolucyjnych o poziom makroewolucji i megaewolucji⁶. Zastrzeżenia rodzą się tutaj zarówno w perspektywie biologicznej, jak i metodologicznej⁷. Gdy chodzi o pierwszą z nich, to powstaje pytanie, czy odwoływanie się do mutacji i gromadzenie drobnych zmian dziedzicznych może adekwatnie tłumaczyć tak złożone procesy makro- czy megaewolucyjne. Z kolei w perspektywie metodologicznej pojawia się trudność w określeniu precyzyjnych zasad korespondencji terminów, praw, pojęć używanych do wyjaśnień w ramach mikro-, makro- i megaewolucji; przecież wymienione procesy ewolucyjne przebiegają na nieco innych drogach. Dobzhansky uważa jednak, że pojęcia mikro- i makroewolucji są terminami o charakterze opisowym i nie zakładają jakichś zasadniczych różnic stanowiących podstawę określonych czynników ewolucji⁸. Pojęcia te różnią się jedynie tym, że progresywne zmiany wewnątrz gatunku nazwano mikroewolucją, natomiast zmiany zachodzące w jednostkach wyższych od gatunku — makroewolucją. G. G. Simpson wprost twierdzi, że mikro- i makroewolucja nie różnią się jakościowo, stąd też nie widzi racji uzasadniającej, pozwalającej dokonać wyrażonego podziału w zakresie gatunku, rodzaju czy rodziny w badaniach nad procesami ewolucyjnymi⁹.

Spróbuję więc teraz przeprowadzić nieco głębszą analizę rozwiązania wymienionych trudności w ramach koncepcji, które miały w założeniu zakwestionować idee syntetycznej teorii ewolucji. Chodzi tutaj o teorię mutacji neutralnych i teorię zaburzonej równowagi.

3. TEORIA MUTACJI NEUTRALNYCH

Twórcy tej teorii J. L. King, T. H. Jukes, M. Kimura i T. Ohta przyjęli, że na poziomie molekularnym większość zmian ewolucyjnych oraz zmienność zachodząca wewnątrz gatunków są spowodowane nie przez selekcję, ale przypadkowy

⁶ Por. S. J. Gould, *Is a new general theory of evolution emerging*, „*Paleobiology*” 6 (1980) 1, 119—130.

⁷ Por. M. Kimura, *Genetic codes and the laws of evolution as the basis for our understanding of the biological nature of man, w: The search for absolute values: Harmony among the sciences*, ed. by M. Kimura, New York 1977, 621—630.

⁸ Th. Dobzhansky, *Genetics and the origin of species*, New York — London 1964, 16—17.

⁹ G. G. Simpson, *The major features of evolution*, New York 1953, 339.

dryf mutowanych genów, które są selektywnie równoważone. U podstaw tego twierdzenia leżą wyniki badań molekularnych, które pozwoliły wyróżnić kilka rodzajów mutacji w odniesieniu do mechanizmu przystosowawczego. I tak można tutaj wymienić mutacje szkodliwe, a więc eliminowane przez działanie doboru naturalnego. Istnieją też mutacje przystosowawcze faworyzowane przez dobór naturalny oraz mutacje przystosowawczo obojętne, czyli tolerowane przez dobór naturalny. Wyjaśnię więc teraz istotę mutacji neutralnych.

3.1. ZMIENNOŚĆ GENETYCZNA W ŚWIETLE BADAŃ MOLEKULARNYCH

Badania molekularne wykazały, że¹⁰:

1) w cząsteczce białka zachodzą podstawienia jednych aminokwasów w miejsce drugih; wymiany te nie muszą zmieniać funkcjonowania białka,

2) podstawienia wydają się raczej przypadkowe, a nie podporządkowane jakiemś wzorowi,

3) całościowe tempo zmian na poziomie DNA jest bardzo duże, gdyż np. w pokoleniu ssaków dochodzi do podstawienia (wymiany) przynajmniej jednego nukleotydu w okresie 2 lub 2,5 lat.

W konsekwencji M. Kimura¹¹, J. L. King i T. H. Jukes¹², przyjęli, że proces podstawiania (wymiany) nukleotydów podczas ewolucji powstaje raczej jako rezultat przypadkowego utrwalania neutralnych, czyli przystosowawczo obojętnych lub prawie neutralnych mutantów, niż w wyniku doboru naturalnego. Ponadto autorzy ci uważają, że wiele różnorodnych białek jest selektywnie neutralnych lub prawie neutralnych i białka te utrzymują się w populacji dzięki zachowaniu równowagi pomiędzy ciśnieniem mutacyjnym (zdolnością do mutowania danego genu) a przypadkową eliminacją. Inaczej mówiąc, odkryta zmienność genetyczna dowodzi, iż większość różnic genetycznych nie wpływa na zmniejszenie czy też zwiększenie szansy przeżycia. Ponadto utrwalenie bądź wyeliminowanie tych różnic genetycznych w populacji zależy od przypad-

¹⁰ M. Kimura, *The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics*, „Proceedings of National Academy of Sciences USA” 63 (1969), 1183—1187.

¹¹ M. Kimura, *Evolutionary rate at the molecular level*, „Nature” 217 (1968) 5129, 624—626.

¹² J. L. King, T. H. Jukes, *Non-darwinian evolution*, „Science” 164 (1969) 3881, 788—794.

ku. J. L. King i T. H. Jukes, chcąc osłabić akcentowanie znaczenia doboru naturalnego, ów mechanizm ewolucji nazywają *non-Darwinian evolution*¹³. Ustosunkowując się krytycznie do tego określenia Dobzhansky mówi, że chodzi tutaj o *random walk evolution*¹⁴. Dla Kimury ważne jest tutaj nie tyle słownictwo, ile istota tegoż mechanizmu, którego kluczem jest dryf genetyczny¹⁵. Rola dryfu polega na przypadkowym eliminowaniu znacznej większości alleli i utrwalaniu pozostających w populacji (neutralnych). Ważnym czynnikiem jest tu działanie ciśnienia mutacyjnego. Gdy bowiem przyjmie się, że mutacje neutralne istnieją, a dryf genetyczny oddziałuje dość długo (np. przez miliony pokoleń), to wówczas ulegnie zmianie skład genetyczny populacji. Omawiany autor akcentuje to w następującej formule: dla każdej neutralnej mutacji, która występuje w populacji, prawdopodobieństwo ostatecznego utrwalenia (*fixation*) jest równe jej początkowej częstotliwości. Przeciętny czas niezbędny do utrwalenia mutacji — pomijamy tutaj allele wyeliminowane — zależy od wielkości populacji. Inaczej mówiąc, wydajność rozrodcza populacji jest równa liczbie rozmnażających się organizmów w jednym pokoleniu i jest znacznie mniejsza od całkowitej liczby organizmów w gatunku.

Należy tutaj mocno podkreślić to, co dalej zostanie uzasadnione, że mianowicie dobór naturalny w sensie darwinowskim nie jest w opozycji do neutralnej teorii ewolucji. Jak wiadomo, według Darwina dobór to przeżycie najstosowniejszego, decydujące o reprodukcji indywidualnego organizmu.

Wyniki badań molekularnych uwybraźniły jednak w ostatnim czasie, że należy odróżnić mutacje genowe zachodzące w organizmie od substytucji genowej w populacji¹⁶. Odnosząc to sformułowanie do określenia doboru naturalnego, trzeba zaznaczyć, że nie tyle chodziło Darwinowi o proces eliminacji szkodliwych mutantów, co raczej o proces utrzymania, utrwalenia najbardziej przystosowanych mutantów. Stąd też możemy domniemywać (operując terminami współczesnymi), że dla Darwina proces utrzymania najstosowniejszych mutantów

¹³ J. L. King, T. H. Jukes, *Non-darwinian evolution*, 789—790.

¹⁴ Zob. Th. Dobzhansky, *Genetics of the evolutionary process*, New York — London 1970, 29, 391—395.

¹⁵ M. Kimura, *Evolutionary rate at the molecular level*, 25.

¹⁶ M. Kimura, *The neutral theory of molecular evolution*, „Scientific American” 241 (1970) 5, 5; por. J. L. King, T. H. Jukes, *Non-darwinian evolution*, 796—797.

rozgrywa się nie tylko na poziomie osobniczym (mutacje genowe), ale także na poziomie organizmalno-populacyjnym (zastąpienie jednego genu przez drugi — *gene substitution*). Według zwolenników neutralnej teorii na tempo mutacji typu substytucji ma przy tym ogromny wpływ efektywna wielkość populacji i stopień selektywnej korzyści.

Ponadto trzeba zaznaczyć, iż geny obojętne przystosowawczo są funkcjonalne w tym sensie, że różne allele mogą być w równym stopniu użyteczne dla procesów przeżycia i reprodukcji osobnika¹⁷. Jeżeli mutujący allel zakoduje różne aminokwasy w białku, to zmodyfikowane białko może funkcjonować niemal identycznie jak forma pierwsza.

3.2. MOLEKULARNE TEMPO EWOLUCJI

Drugą, obok wielkości zmienności odpowiedniej dla określonego pokolenia, podstawą teorii mutacji neutralnych jest tempo zmian genetycznych w ewolucji pokoleń.

Badania M. Kimury i współpracowników wykazały, że 1) zachodzi znaczna różnica pomiędzy mutacją typu substytucji na poziomie molekularnym (mutacja genowa) i na poziomie organizmalno-populacyjnym (zastąpienie jednego genu przez drugi); na pierwszym poziomie substytucja ta przebiega w dość wysokim tempie, natomiast na poziomie organizmalno-populacyjnym znacznie wolniej, 2) tempo powstawania mutacji (typu substytucji) w ciągu długich odcinków czasu jest dla danej cząsteczki białka stałe u różnych gatunków¹⁸.

M. Kimura przyjął, że jednostką określającą tempo ewolucji molekularnej jest 1 pauling, tj. tempo mutacji typu substytucji wynosi 10^{-9} na aminokwas oraz na rok¹⁹. I tak okazało się, że szybkość ewolucji molekularnej dla złożonego białka cytochromu C wynosi w przybliżeniu 0,3, podczas gdy średnie tempo dla kilku białek prostych jest około 1,6 raza większe²⁰. Z powyższego wynika, że trzeba wyraźnie odróżnić

¹⁷ M. Kimura, J. F. Crow, *The number of alleles that can be maintained in a finite population*, „Genetics” 49 (1964), 725—738.

¹⁸ M. Kimura, T. Ohta, *Protein polymorphism as a phase of molecular evolution*, „Nature” 229 (1971), 467.

¹⁹ M. Kimura, *The rate of molecular evolution considered from the standpoint of population genetics*, 1181 i 1185.

²⁰ M. Kimura, T. Ohta, *Protein polymorphism as a phase of molecular evolution*, 467; por. J. L. King, T. H. Jukes, *Non-darwinian evolution*, 788.

tempo powstawania mutacji w typie substytucji mających znaczenie przystosowawcze od tempa powstawania mutacji w typie substytucji neutralnych.

Gdy przyjmie się, że k to tempo mutacji w typie substytucji (zamiana nukleotydu albo aminokwasu na inny) podczas ewolucji, wyrażone stosunkiem średniej liczby mutacji, zastępowanych (wymienianych) w populacji na *cistron*, do jednostki czasu (np. rok), wówczas mutacje, neutralne pod wpływem przypadkowego procesu — dryfu genetycznego, określa wzór:

$$k = u$$

gdzie u jest tempem neutralnej mutacji mierzonej na gametę i na jednostkę czasu w danym *locus*. A więc tempo ewolucji ujęte w kategorii mutacji w typie substytucji w populacji jest po prostu równe tempu mutacji na gametę, niezależnie od rozmiarów populacji.

Jednostajne tempo mutacji w typie substytucji w danym odcinku czasu (roku) dla danego białka może być wyjaśnione przez uchwycenie niezmienności tempa mutacji neutralnych przez rok w zmieniających się liniach rodowych. Wszelkie zaś odchylenia od tego stałego tempa wynikają z mutacji *cistronów*, charakteryzujących się wysokim stopniem przystosowalności.

Należy równocześnie pamiętać, że jeżeli mutacja polegająca na substytucji (mutacja typu substytucji) zachodzi dzięki naturalnej selekcji (mutacje mają znaczenie przystosowawcze), wówczas tempo

$$k = 4N_e s_1 u$$

gdzie N to efektywna wielkość populacji, tj. zawierająca odpowiednią liczbę osobników aktywnych podczas reprodukcji, s to współczynnik selekcji, a u to tempo, w którym są wytwarzane korzystne mutacje na gametę i na jednostkę²¹. Ale „bardziej zaskakująca niż stałe tempo ewolucji jest druga cecha ewolucji molekularnej; im większe znaczenie funkcjonalne molekule lub części molekule, tym wyższe ewolucyjne tempo mutacji w typie substytucji. Występują takie obszary DNA pomiędzy genami, na przykład w wypadku wyższych organizmów, nawet we wnętrzu genów, które nie biorą udziału

²¹ M. Kimura, T. Ohta, *Protein polymorphism as a phase of molecular evolution*, 467

w kształtowaniu białek i mogą być mniej podatne na dobór naturalny; poczynione ostatnio badanie wykazało, że substytucja nukleotydów jest szczególnie powszechna w tych obszarach DNA”²².

Z powyższego wynika, że stałe tempo mutacji neutralnych w typie substytucji jest w opozycji do zmian molekularnych będących skutkiem działania doboru naturalnego. Inaczej mówiąc, tempo utrwalania mutacji neutralnych nie zależy ani od działania doboru naturalnego, ani od wielkości efektywnej populacji. Tempo tego procesu jest równe frekwencji powstawania określonej mutacji²³.

Reasumując powiemy, że badania molekularne potwierdzają istnienie mutacji neutralnych i ich ogromną rolę w procesie ewolucji (molekularnej). W konsekwencji znaczenie działania doboru naturalnego w rozumieniu dotychczasowym musi ulec zmianie. Dotąd bowiem traktowano dobór naturalny jako czynnik kontrolujący zmiany ewolucyjne w organizmach, populacjach, gatunkach itd. Dzięki odkryciu mutacji neutralnych okazało się jednak, że działanie doboru naturalnego nie jest uniwersalne. „Kontrola selekcyjna mutacji neutralnych lub prawie neutralnych jest albo niemożliwa, albo bardzo mało efektywna. Mutacje neutralne mogą wprawdzie nie mieć aktualnego znaczenia przystosowawczego, trudno jednak wątpić, że ich kumulatywne rezultaty są całkowicie pozbawione znaczenia dla określenia możliwości przyszłościowych zmian ewolucyjnych”²⁴.

3.3. POZORY KONTROWERSJI NEUTRALISTÓW I SELEKCYONISTÓW

Zwolennicy podkreślający fundamentalne znaczenie doboru naturalnego (selekcyoniści) podejmują liczne próby podważania wyników badań molekularnych i kwestionują stanowisko neutralistów, dopuszczających możliwość pozostawiania mutacji przystosowawczo obojętnych, a jednocześnie istotnych dla ewolucji, poza działaniem doboru²⁵. Dla dalszych analiz zwróć uwagę jedynie na niektóre szczegóły tych kontrowersji.

²² M. Kimura, *The neutral theory of molecular evolution*, 6—7.

²³ M. Kimura, T. Ohta, *On some principles governing molecular evolution*, „Proceedings of National Academy of Sciences USA” 71 (1974), 2848—2852.

²⁴ A. Urbanek, *Rewolucja naukowa w biologii*, 201—202.

²⁵ Szczegółowo omawia te kontrowersje M. Kimura, *The neutral theory of molecular evolution*, Cambridge 1983, passim.

Zarówno neutraliści, jak i selekcyjniści akceptują powszechność negatywnej selekcji eliminującej szkodliwe, nieprzystosowawcze mutacje z populacji. Selekcyjniści uważają przy tym, że zmiany mutacyjne są stałe dzięki działaniu darwinowskiej selekcji na mutacje korzystne; natomiast neutraliści podkreślają działanie przypadkowego dryfu genetycznego na selektywnie obojętną (neutralną) mutację²⁶. Przy bliższej jednak analizie tych twierdzeń okazuje się, że zachodzi tutaj jedynie pozorna niezgodność. I tak, gdy chodzi o wielkość zmienności genetycznej, w której istotną rolę odgrywa przystosowawcza neutralność większości różnic pośród alleli (neutraliści), to da się ją pogodzić z istotną rolą selekcji naturalnej (selekcyjniści). Wynika to stąd, że zmienność zachodząca w obrębie pokolenia jest ogromna, a nawet gdyby większość tych zmian była neutralna, to i tak różnice zmieniające wartość przystosowawczą stałyby się „materiałem”, na który działał dobór naturalny. Istota problemu leży więc w tym, „jak duża część zmienności genetycznej utrzymuje się dzięki przypadkowi, a jaka część utrwała się dzięki swojej przewadze przystosowawczej. Przykładowo, mutacja trzeciego nukleotydu w kodonie (triplet nukleotydów kodujący jeden aminokwas) często wytwarza nowy kodon, który jest bliskoznacznym w translacji, oba triplety (oryginalny i zmieniony) kodują ten sam aminokwas. Takie ciche mutacje, które nie zmieniają białka kodowanego przez określony gen, mogą rzeczywiście być neutralne, obojętne przystosowawczo, a ich frekwencja w populacji może zależeć głównie od działania przypadku”²⁷.

Podobnie można pogodzić selekcyjonistów i neutralistów, gdy chodzi o problem tempa ewolucji molekularnej. Pierwsi podkreślają zmienność tempa ewolucji molekularnej, drudzy natomiast mówią o stałości. Mianowicie, należy spojrzeć na kwestię tempa od strony funkcji spełnianych przez geny i białka. Częstość substytucji nukleotydów czy aminokwasów może wzrastać w pewnych okresach pod wpływem działania doboru naturalnego i przypadku. Ważne dla zmian częstości wymienionych substytucji są zmiany środowiskowe oraz zmiany liczebności populacji. Jednak w dłuższych okresach, w któ-

²⁶ T. H. Jukes, M. Kimura, *Evolutionary constraints and the neutral theory*, „Journal of Molecular Evolution” 21 (1984), 90.

²⁷ G. L. Stebbins, F. J. Ayala, *The evolution of darwinism*, „Scientific American” 253 (1985) 1, 76; tłumaczenie tegoż artykułu E. Smuk zamieszczone w: „Problemy” 487 (1987) 2, 50.

rych nie zmieniają się podstawowe funkcje genów i białek, odnosi się wrażenie stałości tempa ewolucji. Jeżeli zmienia się środowisko, zmienia się również działanie doboru naturalnego, a w konsekwencji zmienia się tempo mutacji. Natomiast gdy zostaje zredukowana liczebność populacji, to istotną rolę zaczyna odgrywać dryf genetyczny, czyli przypadek. Równocześnie należy zwrócić uwagę na pewną prawidłowość. Gdy wszystkie wymienione czynniki mają stałą wartość, to tempo ewolucji też jest stałe²⁸.

Reasumując można wnioskować, że teoria mutacji neutralnych i syntetyczna teoria ewolucji (w swej wersji klasycznej) są komplementarne, stanowiąc doskonałe, wzajemne uzupełnienie. Zwolennicy tej pierwszej teorii akcentują przy tym, że wiele zmian zachodzących podczas ewolucji ma swoje źródło w powstawaniu, utrwalaniu i kumulacji mutacji neutralnych. Gdy chodzi natomiast o dobór naturalny, to w istocie rzeczy nie kwestionują oni samej roli tego czynnika w procesie ewolucji jako decydującego o pojawianiu się przystosowań, a jedynie precyzują jego zasięg i intensywność.

4. PUNKTUALIZM — TEORIA ZABURZONEJ RÓWNOWAGI

N. Eldredge i S. J. Gould ogłosili w 1972 r. główne założenia teorii nieciągłego stanu równowagi (*punctuated equilibria*)²⁹. Autorzy ci uważają, że wszystkie organizmy pochodzą od pojedynczego, wspólnego przodka, gatunki powstają w wyniku stopniowego różnicowania się. Materiały kopalne dowodzą, że 1) gatunki pozostają przez względnie długi okres nie zmienione, 2) stare zaś gatunki zanikają i w ich miejsce w sposób nagły pojawiają się inne, nowe. Zjawiska te zachodzą w małych populacjach. Procesy ewolucyjne stanowią przy tym swoiste wzajemne oddziaływanie dwóch systemów hierarchicznych: uszeregowanej informacji genetycznej zawartej w genach, organizmach, gatunkach i wyższych jednostkach taksonomicznych i również „uszeregowanej” ekologii obrazującej wzajemne związki zachodzące pomiędzy tworcami biologicznymi i środowiskiem fizycznym³⁰. Jest to propozycja weryfikowalna i niezwykle atrakcyjna dla systematyka przywiązanego

²⁸ Zob. G. L. Stebbins, F. J. Ayala, *The evolution of darwinism*, 78.

²⁹ N. Eldredge, S. J. Gould, *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, w: *Models in paleobiology*, ed. by T. J. M. Schopf, San Francisco 1972, 82—115.

³⁰ Por. S. J. Gould, *Darwinism and the expansion of evolutionary theory*, „Science” 216 (1982) 4544, 385—386.

do schematów i modeli³¹. Czy może stanowić nową formę syntezy ewolucji? Odpowiedź na to pytanie uzależnia N. Eldredge od właściwego, wieloaspektowego widzenia i rozumienia ewolucji. Precyzując tę refleksję, Gould uważa za konieczne zbudowanie nowej, ogólnej teorii ewolucji, w której uwzględni się pojęcie hierarchiczności struktur biologicznych, zwracając równocześnie uwagę na problemy pomijane czy odrzucane w klasycznej „współczesnej syntezie”³².

4.1. KONTEKST TEORII

Od momentu tworzenia się „współczesnej syntezy” w latach trzydziestych jej twórcy w dość jednostronny sposób traktowali ewolucję, redukując ją do procesów modyfikujących adaptację dzięki selekcji naturalnej. W konsekwencji z perspektywy zasadniczo jednej tylko nauki, genetyki ewolucyjnej, utworzono uproszczoną wizję świata biologicznego, a szczególnie procesów ewolucyjnych. Argumentem przeciwko takim uproszczeniom mogą być strukturalnie zachowane skamieniałości, na których podstawie stwierdza się, że ewolucja miała miejsce przed miliardami lat; trudno jednak zanalizować kinetykę tych zjawisk, a tym samym szczegółowo opisać poszczególne etapy ewolucji³³. Stąd też nie może dziwić pojawienie się teorii zaburzonej równowagi, w której nie tyle odrzuca się samą ideę syntetycznego spojrzenia na ewolucję, ile próbuje się wyznaczyć nowy jej charakter, inny niż w latach trzydziestych i czterdziestych naszego stulecia. To nowe rozumienie syntezy oparte jest na założeniu hierarchiczności procesów ewolucyjnych. Okazuje się, że już Th. Dobzhansky miał taką wizję hierarchicznej ewolucji³⁴. W ramach tej propozycji głosił on, że procesy genetyczne wewnątrz poszczególnych organizmów, szczególnie mutacje, funkcjonowały na jednym poziomie (poziom pierwszy). Niemniej jednak, gdy bierzemy się pod uwagę znaczenie allelicznych wariacji (np. we-

³¹ Por. S. J. Gould, N. Eldredge, *Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered*, „Paleobiology” 3 (1977) 2, 120—139.

³² S. J. Gould, *Is a new and general theory of evolution emerging?*, „Paleobiology” 6 (1980) 1, 119; por. N. Eldredge, N. Stanley, N. Salthe, *Hierarchy and evolution*, w: *Oxford surveys in evolutionary biology*, ed. by R. Dawkins, M. Ridley, Oxford 1984, vol. I, 184—208.

³³ Por. A. Urbanek, *Zycie prekambry — problemy powstawania wczesnych etapów życia na ziemi*, „Postępy Nauk Geologicznych” 2 (1970), 6—8.

³⁴ Th. Dobzhansky, *Genetics and the origin of species*, New York 1937.

wnątrz populacji) pomiędzy organizmami, wówczas dominującymi czynnikami stają się selekcja, dryf, a także struktura i wielkość populacji. Można więc stwierdzić, że pogląd Th. Dobzhansky'ego o hierarchicznym uporządkowaniu genów, organizmów, populacji (i gatunków) stanowi swoiste spojrzenie na ewolucję. Zdaniem N. Eldredge'a i J. S. Goulda taka nowa interpretacja badań naukowych Th. Dobzhansky'ego może być uważana za niezwykle kontrowersyjną w porównaniu z dotychczas rozpowszechnionymi opiniami.

Przyjęcie tezy o hierarchiczności procesów ewolucyjnych zależy przede wszystkim od zarzucenia zbyt jednostronnie rozumianych tez redukcjonizmu, które stanowiły bazę dla „współczesnej syntezy”. Chodzi przede wszystkim o to, aby procesy ewolucyjne nie były charakteryzowane z punktu widzenia jednej tylko dziedziny, np. genetyki populacji w wypadku syntetycznej teorii ewolucji. Niezwykle też istotna jest świadomość rozwoju samych pojęć czy terminów we „współczesnej syntezie” oraz właściwego ich rozumienia i odnoszenia do odpowiednich poziomów procesów ewolucyjnych. Przykładem mogą być pojęcia statyki i dynamiki ewolucyjnej. Statykę rozumie Th. Dobzhansky jako czynnik uruchamiający i przerywający działanie ewolucji. Z kolei dynamika to oddzielenie czynnika uruchamiającego od jego mechanizmu decydującego o ewolucji⁸⁵. Jest to swoista klasyfikacja zmienności na poziomie genetyki. Równocześnie nie można zapominać o tym, że odpowiednie mutacje i zmiany chromosomalne na poziomie procesów populacyjnych są określone jako dryf i selekcja.

Rzecz zrozumiała, że właściwa charakterystyka syntetycznej teorii ewolucji wymaga wyprecyzowania, czym jest synteza. Należy przede wszystkim pamiętać, że „wielu ewolucjonistów byłoby zaskoczonych utożsamianiem dwóch podstawowych twierdzeń współczesnej syntezy, wyszczególnionych przez Goulda (ekstrapolacjonizmu, czyli stopniowej substytucji alleli jako modelu dla wszystkich zmian ewolucyjnych, i wyłącznego znaczenia selekcji dla adaptacji) i większość nie zgadzała się, że współczesna synteza załamała się. Wrażenie, że skonstruowano „marionetkę”, zostaje potwierdzone wówczas, gdy odkryje się, że proponowane nowe tematy są

⁸⁵ *Tamże*, 15: „[...] statics, which treats of the forces producing a motion and the equilibrium of these forces, and dynamics, which deals with the motion itself and the action of forces producing it”.

częścią i pakietem współczesnej syntezy”³⁶. Chodzi tutaj o stopniowo coraz precyzyjniejsze definiowanie takich pojęć, jak gatunek, populacja, a także wprowadzenie nowych sformułowań, np. o wielopoziomowej selekcji. W konsekwencji Eldredge wnioskuje, że synteza ma ciągle jeszcze duże znaczenie dla teorii ewolucji³⁷. Jeszcze dziś wielu paleontologów, genetyków analizuje procesy ewolucyjne w ramach jednej nauki, genetyki. U podstaw tego poglądu leży określenie w sposób jednoznaczny mechanizmów ewolucji. Okazuje się jednak, że procesy ewolucyjne „wymykają się” wielu badaniom eksperymentalnym. Wymagają one zmiany perspektywy badawczej. W której podkreśla się po pierwsze, że świat biologiczny jest hierarchicznie zorganizowany. Ten hierarchiczny system jednostek ma wymiar genealogiczny i ekologiczny. Genealogiczną hierarchię tworzą takie „jednostki biologiczne” jak kodony, geny, organizmy, układy organizmów, gatunki, monofiletyczne grupy taksonomiczne. Natomiast hierarchię ekologiczną tworzą: enzymy, komórki, organizmy populacji, miejscowe ekosystemy, regiony biotyczne, cała biosfera. Procesy zachodzące pomiędzy tymi jednostkami, jak również pomiędzy całą hierarchią jednostek Eldredge nazywa ewolucją. U podstaw zaś tych wzajemnych oddziaływań, a więc procesu ewolucji, leży funkcjonalna wartość ilości informacji zawartej w genomie. Z kolei Gould wprost twierdzi, że ewolucja jest hierarchicznym procesem z uzupełnieniami, ale o różnych sposobach zmian na trzech głównych poziomach: wariacji w populacjach, specjacji i wzoru makroewolucji³⁸.

Ponadto wspomniana zmiana płaszczyzny badawczej dotyczy zarzucenia dotychczasowej analizy ewolucji z perspektywy gatunku na rzecz genów. Ewolucję traktuje się tutaj jako próbę rozwiązania „strategii genów”³⁹.

W konsekwencji zmieniona płaszczyzna podejścia do procesów ewolucyjnych poszerza zakres mechanizmu selekcji naturalnej, odnoszonej dotychczas bądź do organizmów, bądź do

³⁶ G. L. Stebbins, F. J. Ayala, *Is a new evolutionary synthesis necessary?*, „Science” 213 (1981) 4511, 967.

³⁷ N. Eldredge, *Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought*, New York — Oxford 1985, 139—178.

³⁸ S. J. Gould, *Is a new and general theory of evolution emerging?*, 119.

³⁹ Por. R. Dawkins, *The extended phenotype. The gene as the unit of selection*, Oxford — San Francisco 1982, 15—16.

gatunków⁴⁰. Dla Goulda i Eldredge'a⁴¹ mechanizm doboru naturalnego funkcjonuje na poziomie każdej jednostki w wymienionych systemach hierarchicznych, co pozwala głębiej zrozumieć procesy makroewolucyjne, nie negując paradygmatów neodarwinizmu (zmienności dziedzicznej i wpływu środowiska). Pomimo takich prób tworzenia teorii, hipotez przebiegu procesów ewolucyjnych, jak słusznie zauważa R. Sattler, ciągle niejasne jest określenie doboru naturalnego i roli, jaką spełnia⁴². Nie wyjaśniono do tej pory w sposób jednoznaczny, czy dobór naturalny trzeba traktować jako podstawowy czynnik ewolucji. Ponadto pojęcie selekcji naturalnej jest używane w kilku znaczeniach. Często np. traktuje się ją bądź jako dobór naturalny zewnętrzny (środowisko decyduje o selekcji), bądź jako dobór naturalny wewnętrzny (selekcja dokonuje się na poziomie organizmu, poprzez korekty procesów mutacyjnych). Stąd też teorię zaburzonej równowagi z wyszczególnieniem hierarchicznej struktury jednostek biologicznych można uważać za ciekawą próbę przewyżczenia wymienionych wyżej trudności. Oczywiście w tej nowej syntezie zasób informacji poszczególnych jednostek biologicznych trzeba właściwie rozumieć. Szczególnie dotyczy to zdolności przystosowawczych tych jednostek. Przystosowanie bowiem do środowiska wcale przecież nie musi być utożsamiane ze wzrostem ilości posiadanej informacji. Niemniej jednak propozycja N. Eldredge'a i S. J. Goulda zasługuje na uwagę, gdyż bardziej precyzyjnie niż w tradycyjnych ujęciach syntetycznej teorii ewolucji ukazuje zachodzące procesy na poziomie każdej jednostki biologicznej obu wymienionych hierarchii oraz uwypukla ich przyczyny⁴³.

4.2. PROBLEM TEMPŁ EWOLUCJI

Z faktu nieciągłości materiałów kopalnych autorzy teorii zaburzonej równowagi wyprowadzają wniosek, że tempo ewolucji morfologicznej (o takiej ewolucji mówi omawiana teoria) jest nieregularne w porównaniu ze stałością tempa zakłada-

⁴⁰ Por. S. J. Gould, *The meaning of punctuated equilibrium and its role in validating a hierarchical approach to macroevolution*, w: *Perspectives on evolution*, ed. by R. Milkman, Massachusetts 1982, 92—97.

⁴¹ S. J. Gould, N. Eldredge, *Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered*, 139—145.

⁴² R. Sattler, *Biophilosophy. Analytic and holistic perspectives*, Berlin — Heiderberg — New York — Tokyo 1986, 195—196.

⁴³ Por. N. Eldredge, *Unfinished synthesis. Biological hierarchies and modern evolutionary thought*, 202—205.

nego w klasycznych wersjach syntetycznej teorii ewolucji⁴⁴. O ile Simpson interpretował taką nieciągłość brakiem danych paleontologicznych, które w przyszłości zostaną odkryte, o tyle Eldredge i Gould podkreślają, że dane paleontologiczne świadczą o tym, iż nowe gatunki pojawiały się podczas ewolucji w sposób skokowy. Przy tym jednak procesy ewolucyjne podlegają czasowo gwałtownym zmianom skokowym, po których następują długie okresy zastoju. Bardzo precyzyjnie wyraża powyższe A. Hoffman. W dużych populacjach przeważa dobór naturalny stabilizujący, który faworyzuje osobniki przeciętne, a nie skrajnie odbiegające od normy. Dlatego gatunki trwają na ogół nie zmienione w sztywnych ramach homeostazy morfologicznej. Natomiast w małych peryferycznych populacjach, często podlegających nowym dla gatunku warunkom, selekcja jest dostatecznie ostra, a bezwładność populacji na tyle obniżona, aby doprowadzić do rewolucji genetycznej, tj. opanowania populacji przez zupełnie nowy genotyp⁴⁵.

Jak się wydaje, kluczem do zrozumienia założeń i konsekwencji teorii zaburzonej równowagi jest przyjęcie, że podkreślane gwałtowne skokowe zmiany ewolucyjne dzieją się w określonym odcinku czasu. Skala czasu w perspektywie paleontologicznej, którą przyjmują Eldredge i Gould, jest zapewne inna od tej, na którą powołują się klasycy syntetycznej teorii ewolucji, zakładający perspektywę genetyczno-populacyjną. Oczywiście jest to, że kolejne warstwy pokładów geologicznych tworzyły się przez wiele tysięcy lat, również skamieniałości zachowane w tych warstwach świadczą o zachodzeniu zmian w ciągu tysięcy pokoleń. Wygląd tych skamielin oraz łączenie ze sobą mogą sprawiać wrażenie, że zachodziły tu gwałtowne zmiany ewolucyjne. Broniąc się przed takim stwierdzeniem Eldredge i Gould wyraźnie mówią, że zgodnie z przyjętymi założeniami znaczny fragment ewolucji morfologicznej gatunków związany jest z procesem specjacji, który przebiega bardzo gwałtownie, tzn. momentalnie w skali czasu geologicznego⁴⁶. Ponadto proces ten przebiega w małych populacjach. Stąd też przebieg tak rozumianej ewolucji nie da się zrekonstruować na podstawie odkrywanych wciąż skamieniałości.

⁴⁴ Por. S. J. Gould, *The meaning of punctuated equilibrium...*, 83—87.

⁴⁵ Zob. A. Hoffman, *Wokół ewolucji*, Warszawa 1983, 121.

⁴⁶ Por. S. J. Gould, *Is a new and general theory of evolution emerging?*, 125.

Z kolei, gdy uwzględni się to, że 1) dane genetyki molekularnej potwierdzają występowanie dużych zmian genetycznych towarzyszących procesom specjacji⁴⁷, a 2) skala czasu w sensie genetycznym jest inna niż w sensie geologicznym⁴⁸, wówczas zmiany genetyczne uważa się za stopniowe nawet wówczas, gdy dotyczą wielu setek pokoleń.

Pojawienie się zatem różnic morfologicznych pomiędzy gatunkami podczas procesu specjacji ma charakter momentalny w skali czasu geologicznego, stopniowy zaś w skali czasu genetycznego. N. Eldredge i S. J. Gould wyraźnie zaznaczają przy tym, że empiryczny rozkład tempa ewolucyjnego jest tak podstawowy dla ich badań paleontologicznych, jak podstawowe są zakresy zmienności dla genetyków. Inaczej mówiąc, podobnie jak genetycy potrafili identyfikować tylko cechy zmienne, tak i paleontolodzy, patrząc przez ślepe okulary, gromadzili przykłady w jednej tylko kategorii: poszukiwali mianowicie dowodów wolnej, stałej i stopniowej zmiany jako jedynej, prawdziwej reprezentacji ewolucji w skamieniałościach. Dwie inne klasy informacji były lekceważone lub po prostu ignorowane: 1) luki morfologiczne w sekwencjach stratygraficznych, które mogły sugerować punktualistyczne widzenie ewolucji, przypisywano brakom danych paleontologicznych, 2) ewolucyjna staza (zastój), chociaż uznawana przez wszystkich i uwzględniana przez stratygrafów w ich pracy zawodowej, była przez ewolucjonistów ignorowana i traktowana jako brak danych⁴⁹.

4.3. SPOSÓB EWOLUCJI

Już w 1944 r. G. G. Simpson podkreślał, że trendy ewolucyjne, tj. stopień rozwoju ewolucyjnego organizmów, przemiany zachodzące w liniach filogenetycznych, pojawiają się dzięki ewolucji genetycznej oraz dzięki zróżnicowanemu przeżywaniu i pomnażaniu gatunków⁵⁰. N. Eldredge i S. J. Gould podejmując tę myśl zmieniają najpierw perspektywę oceny

⁴⁷ Por. S. J. Gould, *Darwinism and the expansion of evolutionary theory*, 383.

⁴⁸ Por. Th. Dobzhansky, *Genetics and the origin of species*, New York 1937, 34—38.

⁴⁹ Por. N. Eldredge, S. J. Gould, *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, 83—84, 103, 112—115; S. J. Gould, N. Eldredge, *Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered*, 116.

⁵⁰ G. G. Simpson, *Tempo and mode in evolution*, New York 1944, 149—169.

samych trendów ewolucyjnych. Mianowicie, zmiany widoczne w różnorodności świata organicznego upatrują w procesach ewolucyjnych, których istotę stanowi historia gatunków. W konsekwencji odrzucają pośrednio twierdzenie klasycznej wersji syntetycznej teorii ewolucji, zgodnie z którym mutacje decydują o zmienności osobniczej, a dobór naturalny je selekcjonuje. Uznają natomiast za mechanizm ewolucji to, że specjacja decyduje o zmienności, selekcja gatunkowa zaś (nowo wprowadzony przez nich typ selekcji) „oczyszcza” tę zmienność i nadaje jej odpowiedni kierunek. Oczywiście jest więc dla Eldredge'a i Goulda że trendy ewolucyjne przedstawiają różnicowanie się podgrup z potencjalnie przypadkowego pola zjawisk specjacji⁵¹. W takiej perspektywie specjacja jest „surowcem” dla makroewolucji, a genetyczna substytucja wewnątrz populacji właściwie nie może być ekstrapolowana na wszystkie wydarzenia tworzące historię życia.

Zgodnie z koncepcją selekcji gatunkowej (*species selection*)⁵² przyjmuje się, że gatunek posiadający określoną cechę ma po prostu większą szansę przetrwania i wydania nowych gatunków niż gatunek nie posiadający tej własności. Selekcja gatunkowa wynika bezpośrednio z prawdziwości dwóch przesłanek, które można stestować jako:

- 1) model zaburzonej równowagi,
- 2) teoremat, zgodnie z którym zbiór zmian morfologicznych wytworzonych dzięki specjacji stanowi istotę kierunkowych trendów ewolucyjnych wewnątrz gatunku.

Obrazowo nasi autorzy przedstawiają powyższe następująco: selekcja gatunkowa = zaburzona równowaga + reguła Wrighta.

Dotychczasowe rozważania wskazują wyraźnie na zasadniczą różnicę pomiędzy pojawianiem się i rozprzestrzenianiem gatunków a powstawaniem i rozprzestrzenianiem się genów, kombinacji genowych w ramach populacji. Gdy chodzi o tę drugą grupę procesów, to z twierdzeń klasycznego neodarwinizmu⁵³ jasno wynika, że poszczególne allele konkurują ze sobą, aby zdobyć dominację w puli genowej danej populacji. Proces tej konkurencji prowadzi do zaniku alleli nieprzystoso-

⁵¹ N. Eldredge, S. J. Gould, *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, 111—112.

⁵² S. J. Gould, N. Eldredge, *Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered*, 139—140.

⁵³ Por. K. Kłoskowski, *Zagadnienie determinizmu ewolucyjnego. Studium biofilozoficzne*, Gdańsk 1990, 12—101.

wanych. Nieco inaczej wygląda sprawa powstawania i rozprzestrzeniania się gatunków. Według koncepcji N. Eldredge'a i S. J. Goulda wymienione procesy wcale nie muszą prowadzić do zaniku gatunku. W konsekwencji sam sposób ewolucji można zredukować do związków zachodzących pomiędzy procesami przekształcania ewolucyjnego zachodzącego wzdłuż linii ewolucyjnych (anageneza) i rozszczepiania się jednego gatunku na nowe gatunki (kladogeneza). To w istocie rzeczy pozwala traktować anagenezę jako swoistą akumulację kladogenezy filtrowanej przez kierunkowe działanie selekcji gatunkowej⁵⁴. Proces ten polega na tym, że wraz z rozszczepieniem się gatunku i pojawieniem się nowych ma miejsce nagły, stosunkowo krótkotrwały wybuch nowych cech morfologicznych. Po takim okresie pojawia się zastój, podczas którego aż do zaniknięcia lub przekształcenia się gatunku nie zachodzą zmiany morfologiczne⁵⁵. Daje się zatem zauważyć związek specjacji z pojawieniem się zmian morfologicznych.

5. UWAGI KOŃCOWE

Podsumowując trzeba mocno podkreślić, że teoria zaburzonej równowagi jest teorią dotyczącą specjacji, zbudowaną na świadectwach skamieniałości. Stąd też testowalność teorii zmian w gatunkach i podczas procesu specjacji wiąże się nie z jakąkolwiek skalą czasu, ale skalą czasu geologicznego. Natomiast w ramach teorii mutacji neutralnych podkreśla się, że zmiany ewolucyjne mogą zależeć w znacznej mierze od mutacji, które nie podlegają działaniu doboru naturalnego; zależą więc w znacznym stopniu od dryfu genetycznego. Innymi słowy, tym co łączy klasyczny neodarwinizm z teorią zaburzonej równowagi, jest kierunkowe działanie doboru naturalnego. Z kolei łącznikiem syntetycznej teorii ewolucji i teorii mutacji neutralnych jest dryf genetyczny. Teoria mutacji neutralnych pokazuje odmienną od klasycznych ujęć rolę doboru naturalnego w ewolucji; równocześnie jednak precyzyjniej wyjaśnia tę rolę. W konsekwencji jasnym staje się pogląd, że mutacje ograniczają się do poziomu zmienności, a nie ne-

⁵⁴ S. J. Gould, N. Eldredge, *Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered*, 141; por. N. Eldredge, J. Cracraft, *Phylogenetic patterns and the evolutionary process. Method and theory in comparative biology*, New York 1980, 13 i 265.

⁵⁵ C. Tudge, *The simple mechanics of evolution*, „New Scientist” 122 (1989) 1664, 71.

gują działania doboru naturalnego. Ogólnie przyjmowane determinanty ewolucji pozostają nadal te same, natomiast teoria zaburzonej równowagi oraz mutacji neutralnych precyzuje zakres ich działania.

Tego typu wnioski uwyraźniają, że próby wykorzystania wyników badań molekularnych de facto nie wpłynęły na rozwój syntetycznej teorii ewolucji. Wręcz przeciwnie, ukazały jej słabość, którą wyraża twierdzenie R. M. Buriana głoszącego, że żaden ewolucyjny paradygmat nie istniał i nie istnieje. Syntetyczną teorię ewolucji, jako jeden ze sposobów interpretacji ewolucji, trzeba co najwyżej uznać za traktat tj. porozumienie pomiędzy badaczami różnych profesji zajmującymi się ewolucją, bądź „schematic theory”⁵⁶. Z kolei dla mnie jest to teoria wielu teorii która skostniała i przeżywa swój zastój już od lat 50-tych naszego stulecia⁵⁷. Niemniej jednak wydaje się zasadne, z punktu widzenia filozofii biologii, podjęcie się refleksji nad słusznością tego typu twierdzeń. Chodzi mi przede wszystkim o rozstrzygnięcie problemu ciągłości rozwoju syntetycznej teorii ewolucji. Nadto trzeba zwrócić uwagę na stosowane w jej ramach metody i stopień konfirmacji twierdzeń oraz określić jej strukturę. Zagadnienia te jednak przekraczają ramy niniejszego opracowania i dlatego chciałbym, by stały się przedmiotem analiz kolejnych artykułów.

THE SYNTHETIC THEORY OF EVOLUTION AND THE NEUTRAL THEORY AND PUNCTUATED EQUILIBRIA

Summary

The considerations in the paper corresponds to the findings of such scholars as: J. L. King, T. H. Jukes, M. Kimura, T. Ohta, N. Eldredge, S. J. Gould. The basic problem of this article is an attempt to answer the question if the neutral theory and punctuated equilibria make continuation and development of interpretation of the synthetic theory of evolution or if they are not within its trend.

The former one stresses the fact that the evolutionary process, to a considerable degree depends on the mutations which do not undergo the natural selection; so they are dependent on the genetic drift activity. At the same time the theory explains clearly the mutations which

⁵⁶ R. M. Burian, *The influence of the evolutionary Paradigms, w: Evolutionary Biology at the crossroads. A Symposium at Queens College*, ed. by M. K. Hecht, Flushing — New York 1989, 149—166.

⁵⁷ K. Kloskowski, *Zagadnienie determinizmu ewolucyjnego*, 231—232.

limit to a level of the genetic variability but do not negate the activity of the natural selection. The punctuated equilibria on the other hand lays emphasis on the changes in the classes being verifiable on the base of fossil record. It is not difficult to find out that the fundamental mechanisms of evolution still fulfil their function similar to those classical neodarwinism mention. Nevertheless the neutral theory and punctuated equilibria specifies the sphere of their activity. This does no change at all the grounds of the evolutionary process in which the appearing novelty is a result of the cooperation of the deterministic and chances factors.