

Dzik, J. 2010. Biologia ewolucyjna a paleobiologia.
In Barańska, J., Legocki, A. B. (eds). *Polskie i światowe osiągnięcia nauki. Nauki Biologiczne.*
<http://www.fundacjarozejnauki.pl/>

Rozdział 1

Biologia ewolucyjna a paleobiologia

Jerzy Dzik

Instytut Paleobiologii PAN, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa, email: dzik@twarda.pan.pl i Instytut Zoologii Uniwersytetu Warszawskiego, ul. Banacha 2, 02-097 Warszawa, email: dzik@biol.uw.edu.pl

Wprowadzenie - Filogenetyka paleontologiczna: Tradycje polskiej paleobiologii ewolucyjnej, Badania ewolucji kręgowców, Wczesna ewolucja bezkręgowców + Wykorzystanie kopalnego zapisu ewolucji + Proces ewolucji - Pochodzenie życia + Mechanizm ewolucji + Neokatastrofizm + Sens filogenezy.

Wprowadzenie

Mam na półce poźółkły egzemplarz książki *Biologia ogólna. Kurs uniwersytecki* opublikowanej w 1923 roku przez wykładowcę Uniwersytetu Wileńskiego Jana Z. Wilczyńskiego (1891-1970; w 1932 roku represyjnie pozbawiony katedry przez ministerstwo w ramach autorytarnej „reformy jędrzejowiczowskiej”; od 1950 na emigracji). Napisał ją „nie bacząc na ofiarę z własnego czasu i pracy ściśle naukowej” u progu niepodległości, „aby dalszy rozwój nauki [polskiej] oprzeć na pewnym poziomie”. Miał do tego podstawy jako absolwent Uniwersytetu Petersburskiego, uczeń i współpracownik ówczesnych sław biologii światowej, znawca biologii morza, hydrobiologii, zoologii i genetyki. Nadzwyczajna erudycja promieniuje z kart tej książki, (co miałem kiedyś szczęście dostrzec znalazłszy ją w bibliotece swojego liceum). Dziś może posłużyć jako wiarygodny obraz stanu biologii światowej w oczątkach wieku XX. Ta nadzwyczaj pouczająca lektura pozwala ujrzyć początki nowoczesnej biologii w opisie niewykrzywionym przez powszechne dziś przypisywanie wszelkich osiągnięć tym uczonym, którym udało się zdobyć sławę wyłącznych odkrywców wielkich praw nauki. Znamienne jest zdanie Jana Wilczyńskiego o znaczeniu koncepcji ewolucji

dla ówczesnej biologii. Stwierdził, że „trudno byłoby negować istnienie pewnej ewolucji wśród organizmów”, ale „mechanizm pochodzenia gatunków, poza niedawno ustaloną analizą mendelistyczną tej sprawy (wytrzymującą, jak się zdaje najsurowszą krytykę badania doświadczalnego), pozostaje zupełnie niewyjaśniony”. To jedna z wielu na kartach książki uwag krytycznych w stosunku do darwinowskiego objaśnienia niepodważalnego już wtedy zjawiska ewolucji. Uwag wskazujących metodologiczne ułomności dostępnych wtedy teorii ewolucji. Nie spełniały one kryterium odporności na krytykę, której oczekiwano od solidnych hipotez naukowych. „Reasumując całość poglądów na ewolucję, musimy stwierdzić, że pomijając teorie o wyłącznie spekulacyjnym, apriorystycznym charakterze, jesteśmy jeszcze bardzo daleko od cokolwiek ściślejszego rozwiązania sprawy jej mechanizmu”. „Można [...] sądzić, że przyszłość ściślejszej teorii ewolucji należy do badań nad wpływami modyfikującymi naturę genu, a w szczególności, że leży ona w połączeniu doświadczeń mendelistycznych z zagadnieniami przemiany materii i jej energetycznym ujęciem”. To prawda.

O ile, zatem Jan Wilczyński miał wątpliwości, co do wyjaśniającej mocy teorii Darwina, nie zaprzeczał, że ewolucja biologiczna jest faktem przyrodniczym. Takie też było zdanie większości poważnych badaczy w początkach ubiegłego wieku. W konsekwencji tej schizofrenicznej (z punktu widzenia dzisiejszej biologii) sytuacji doszło do pełnego rozdzielenia badań nad przebiegiem ewolucji od nieśmiałych wtedy prób zgodnego z rygorami przyrodoznawstwa wyjaśnienia jej przyczyny. Choć więc podobno historia się nie powtarza, a szczególnie ma to dotyczyć historii nauki, badania nad ewolucją w ich filozoficznym kontekście powrócić musiały do stanu sprzed połowy poprzedzającego, XIX stulecia.

Filogenetyka paleontologiczna

Jakkolwiek obrazoburczo by to dziś nie brzmiało, spory wokół genetycznego podłoża ewolucji są bez istotnego znaczenia dla postępu wiedzy o odwiecznych przemianach świata żywego. Tym bardziej nie miały go przed stuleciem, kiedy paleontologia była dziedziną służebną geologii. Znaczna część badaczy sądziła, że obiektywizowanie i pogłębianie wiedzy o przebiegu ewolucji zwiększa

rozdzielczość i wiarygodność paleontologicznych metod określania wieku warstw skalnych. Użyteczne do tego były szczególnie kopalne szczątki mineralnych muszli czy kości, jak również uwęglone pędy roślin naczyniowych czy organiczne szkielety zwierzęce. Natomiast ogólną wiedzę o pokrewieństwie wysokiej rangi grup zwierząt i roślin botanicy i zoologowie wyprowadzali wyłącznie z anatomii form nam współczesnych. Paleontologia niewiele tu miała do dodania. Jej siła wyjaśniania rosła jedynie w odniesieniu do wyższych zwierząt kręgowych. Ich ewolucja intrygowała ze względu na pokrewieństwo z człowiekiem, nawet jeśli ich użyteczność dla celów geologicznych pozostawała niewielka. Przy zgodnym wysiłku paleontologów i zoologów, pod koniec XIX wieku drzewo rodowe kręgowców zostało, więc w zarysie rozpoznane, w istotnej części dzięki zapisowi kopalnemu. Powiązania między jego głównymi gałęziami są odtąd oczywiste, choć początkowo tylko w nielicznych przypadkach miało to solidne uzasadnienie w znaleziskach prawdziwych wiążących ogniwi (jak praptak *Archaeopteryx*, znany od 1862 roku).

Tradycje polskiej paleobiologii ewolucyjnej. W Polsce pierwszym poważnym paleontologiem, który wykorzystał skamieniałości do czegoś więcej, niż tylko oznaczanie wieku warstw skalnych, był Dymitr Sobolew (1872-1949). Ten znakomity, europejskiej klasy paleontolog immatrykulował się w 1895 roku na Cesarskim Uniwersytecie Warszawskim tylko dlatego, że nieszlacheckie urodzenie (w rodzinie popa) zamykało mu drogę do studiów uniwersyteckich w Rosji. Od 1899 roku był asystentem Władimira P. Amalickiego w gabinecie mineralogicznym Warszawskiego Instytutu Politechnicznego (dzisiejszej Politechniki Warszawskiej). Na uczelni tej był niejedynym wybitnym uczonym; za kolegę miał choćby odkrywcę chromatografii Michaiła S. Cwieta. Doktoryzował się (według ówczesnej terminologii uzyskał magisterium) na Uniwersytecie Moskiewskim w 1911 roku. Zastąpił jako znakomity badacz dewońskich amonitów Gór Świętokrzyskich, a wyniki publikował głównie w *Izvestiach Varšavskogo Politečničeskogo Instituta*. Kiedy w 1914 roku Politechnika została ewakuowana w głąb Rosji, Sobolew objął profesurę w Charkowie.

W ówczesnej paleontologii ewolucyjnej dominowała wiara, że da się odkryć prawa rządzące przebiegiem procesu ewolucji. Szczególnie wpływowym

rzecznikiem tej tezy pod koniec wieku XIX był francuski pionier badań ewolucyjnych Jean Albert Gaudry (1827-1908), który zaczynał karierę jako asystent klasyka paleontologii światowej Alcide d'Orbigny. Z kolei jego studentem i następcą był Marcellin Boule, którego nazwisko przyjdzie tu jeszcze przywołać. Gaudry znajdował argumenty na rzecz ewolucji w wynikach swoich badań nad kopalnymi ssakami kopytnymi. Wnioski teoretyczne przedstawił w *Essai de paléontologie philosophique* (1896), co wpłynęło wprost lub pośrednio na przekonania wielu ówczesnych paleontologów. Odmienne od zajmującego się wówczas podobnymi zagadnieniami Władimira O. Kowalewskiego (1842-1883), Gaudry odrzucał interpretację darwinowską. Wierzył, że prawidłowością jest powtarzalne następstwo stadiów rozwoju ewolucyjnego w poszczególnych liniach. Dymitr Sobolew zidentyfikował takie rytmiczne, jego zdaniem, sekwencje w wielu liniach ewolucyjnych dewońskich amonitów. Dodał do tych obserwacji własną koncepcję generalnej cykliczności ewolucji. W Charkowie pod rządami władzy radzieckiej głoszenie tezy, którą można by interpretować jako twierdzenie, że po osiągnięciu najwyższego stadium rozwoju społecznego znów mogłoby nastąpić stadium wyjściowe, nie mogło mu wyjść na zdrowie. Szczęśliwie skończyło się na "daniu zdecydowanego odporu" przez czynniki ideologiczne. Wysoka pozycja naukowa Dymitra Sobolewa okazała się skuteczną ochroną przed politycznymi represjami.

Zakorzenie ideowe w koncepcjach Gaudry deklarował także pierwszy polski profesor paleontologii Józef W. Siemiradzki (1858-1933, stryjeczny brat malarza Henryka) wychowanek uniwersytetu w Dorpacie (Tartu), gdzie w różnym czasie działało naukowo wielu Polaków. Stan spraw dobrze ilustruje jego pierwszy w Polsce *Podręcznik paleontologii do użytku szkół akademickich* z 1925 roku oraz publikacje skierowane do ogółu przyrodników. Józef Siemiradzki miał już wtedy katedrę paleontologii na Uniwersytecie Lwowskim, którą stworzył w oparciu o zaplecze Muzeum Dzieduszyckich. Patrząc na przedstawione w nich interpretacje ewolucyjne z dzisiejszej perspektywy chciałoby się je raczej pominąć wstydlwym milczeniem, choć są one odzwierciedleniem poglądów znacznej części ówczesnych badaczy.

Bezpośrednim inspiratorem Siemiradzkiego był Gustav Steinmann (1856-1929), który w 1908 roku w książce *Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre* wyłożył swoją koncepcję ewolucji rozwijającą idee Gaudry. Steinmann zasłużył się raczej jako geolog i jego wkład w biologiczną paleontologię nie jest znaczny. Miał jednak duży wpływ na niemiecką myśl ewolucyjną pierwszej połowy XX wieku jako członek komitetu redakcyjnego pierwszego niemieckiego czasopisma genetycznego *Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre*, założonego przez Erwina Baura (1875–1933). Trudno o większy kontrast, niż ówczesne morganowska genetyka i lamarkistowska idea ewolucji Steinmanna, ale taki był wtedy stan przyrodoznawstwa. Do poszukiwaczy nieosiągalnych (jak dziś wiemy) praw ewolucji należeli najwięksi paleontolodzy tych czasów: badający amonity Otto H. Schindewolf, czy znawca trzeciorzędowych wielkich ssaków Ameryki Płn. Henry F. Osborn (1857-1935).

W międzywojniu niewielu polskich uczonych otwarcie, jak Siemiradzki, głosiło idee ewolucyjne. Zbyt duży był wówczas wpływ kościoła katolickiego na życie publiczne. Idee ewolucyjne są jednak *implicite* zawarte w najpoważniejszych ówczesnych opracowaniach paleozoologicznych czy paleobotanicznych, choć rzadko wykraczały poza czysto dokumentacyjne czy wręcz kolekcjonerskie aspekty paleontologii. Szczególna niechęć do spekulacji cechowała największego z polskich paleontologów, Romana Kozłowskiego (1889-1977). Nie przeszkodziło mu to stwierdzić w przeglądzie stanu wiedzy paleontologicznej *Historja zwierząt* opublikowanym jako rozdział *Wielkiej przyrody ilustrowanej* z 1930 roku, iż dane kopalne dowodzą „w sposób oczywisty”, że „organizmy zmieniały się w czasie”. Przedstawia w nim najlepiej wówczas umotywowane objaśnienia rozmaitych szeregów ewolucyjnych starając się unikać spekulacji i, zgodnie z tytułem rozdziału, opisując raczej historię świata żywego, niż ją interpretując. Tak też postępował w swojej pracy badawczej, która do dziś imponuje solidnością warsztatową.

Roman Kozłowski był wychowankiem paryskiej Sorbony i Muséum National d'Histoire Naturelle, gdzie pracował u wspomnianego już Marcellina Boule'a (1861-1942; sławnego dzięki rekonstrukcji neandertalczyka i obnażeniu

falszerstwa „człowieka z Piltown”). Nie wiem, od kogo zaraził się pozytywizmem metodologicznym. Jakiegokolwiek były źródła inspiracji, postawy dwu czołowych w międzywojniu uniwersyteckich profesorów paleontologii były skrajnie odmienne. Przywołując znów licealne wspomnienia muszę przyznać, że na mój młodzięczy entuzjazm większy wpływ miały teksty Józefa Siemiradzkiego, może i niespójne merytorycznie, ale błyskotliwe i pociągające literacko, niż suche i nużące referowanie faktów przez Romana Kozłowskiego i jego uczniów. Do dziś sędzę, że skuteczniejszą zachętą dla umysłów młodzieży jest danie im szansy zmierzenia się z mistrzem popełniającym błędy w rozumowaniu, ale mającym odwagę zadawania pytań i szukania na nie odpowiedzi. Potrzeba ścisłości metodologicznej przychodzi z wiekiem.

Klasyką paleontologii światowej jest monografia ramienionogów sylurskich (w rzeczywistości głównie wczesnodewońskich) Podola, opublikowana przez Romana Kozłowskiego jako pierwszy tom stworzonej przez niego serii *Palaeontologia Polonica*. Zapewne doświadczenia z pracy w Boliwii zainspirowały go do zastosowania w 1938 roku metod preparacji chemicznej skamieniałości, w szczególności użycia kwasu fluorowodorowego do wydobywania szczątków organicznych z paleozoicznych krzemieni, które mogły być następnie badane klasycznymi metodami histologicznymi. Zasłynął w świecie już po wojnie przedstawieniem dowodu, że graptolity były półstrunowcami pióroskrzelnymi (przedtem powszechnie uważano je za stułbiopławy). Miało to istotny wpływ na podręcznikowe wyobrażenia o kształcie drzewa rodowego zwierząt. Wojnę Roman Kozłowski spędził jako laborant w Państwowym Instytucie Geologicznym, podwładny okupacyjnego dyrektora Rolanda Brinkmanna (1898-1995), którego nazwisko tu jeszcze się pojawi.

Roman Kozłowski stworzył w Warszawie szkołę naukową, która miała charakter paleobiologiczny w dzisiejszym rozumieniu. Przekazał swoim wychowankom pozytywistyczne nastawienie badawcze, z nakazem solidności warsztatowej i unikania spekulacji, a opierania wnioskowania wyłącznie na mocnej dokumentacji kopalnej. Jego interpretacje zawsze miały biologiczną podbudowę i rozległe nawiązania literaturowe. Dwójce jego uczniów przyznać trzeba szczególne zasługi w dalszym rozwijaniu tradycji badań paleobiologicznych: Zofia Kielan-

Jaworowska żelazną ręką kierowała przez lata Zakładem Paleozoologii (dziś Instytut Paleobiologii im. Romana Kozłowskiego) PAN, a Adam Urbanek prowadził odziedziczona po Kozłowskim Katedrę Paleozoologii Uniwersytetu Warszawskiego (dziś Zakład Paleozoologii Wydziału Geologii UW).

Badania ewolucji kręgowców. Zofia Kielan-Jaworowska początkowo rozwijała jeden z wątków badawczych zainicjowanych przez Romana Kozłowskiego, mianowicie interpretację aparatów szczękowych paleozoicznych pierścienic. Znakomicie się z tego wywiązała przygotowując monografię opublikowaną w *Palaeontologia Polonica*, która jest do dziś dziełem klasycznym przedstawiającym różnorodność jednej z pierwotnych grup wieloszczetów i wstępne hipotezy, co do ich powiązań ewolucyjnych. Przez długie lata badania szczęk kopalnych wieloszczetów koncentrowały się w Warszawie, dokąd mimo izolacji politycznej zjeżdżali zagraniczni badacze. Ale główną dziedziną aktywności Zofii Kielan-Jaworowskiej już wówczas były kredowe ssaki i wykopaliska w Mongolii.

Wraz z gobijskimi ssakami po długiej przerwie do Warszawy wróciła światowej klasy paleontologia kręgowców. Jej prekursorem był wspomniany już jako szef Dymitra Sobolewa, pochodzący z Wołynia Władimir P. Amalicki (Amalitzky; 1860-1917), który od 1898 roku kierował katedrą geologii i paleontologii Cesarskiego Uniwersytetu Warszawskiego. Jeszcze jako student odkrył w niemych dotąd skałach północnej Rosji słodkowodne permskie małże. Porównując je z przestudiowanymi w 1894 roku w British Museum gatunkami ze sławnej z powodu znalezisk permskich kręgowców serii Karoo z południowej Afryki doszedł do przekonania, że w Rosji muszą też być kręgowce takie, jak w Karoo. Z uporem penetrując rozległe przestrzenie dorzecza Północnej Dźwiny rzeczywiście je w końcu znalazł. Zgromadził w Warszawie wielką kolekcję, najpierw w Gabinecie Geologicznym Uniwersytetu, następnie od 1904 roku na Politechnice Warszawskiej, gdzie był profesorem, a od 1908 roku dyrektorem (nie opuszczając Uniwersytetu). Zbiory te stały się później zaczątkiem kolekcji Instytutu Paleontologicznego w Moskwie, ale przyczyniły najpierw sławy

Warszawie jako dokumentacja jednego z ważniejszych światowych odkryć paleontologicznych na przełomie wieków.

Jeszcze bardziej sensacyjnym odkryciem niewątpliwie polskiej paleontologii było znalezisko z 1907 roku ciał wielkich plejstoceńskich ssaków z zachowanymi miękkimi tkankami w kopalni wosku ziemnego w Staruni na ukraińskim Podkarpaciu. W Krakowie katedrę paleontologii, powołaną dopiero w 1911 roku, miał wtedy biostratygraf Józef Grzybowski, który jako pierwszy w świecie w 1897 roku wykorzystał otwornice do datowania materiałów pozyskiwanych z wierceń poszukiwawczych. Geologiczne ukierunkowanie badań oznacza, że nie było to miejsce dogodne do rozwijania paleobiologii czy badań kręgowców. Opracowaniem anatomii nosorożca i mamuta zajęli się więc zoologowie. W 1929 Polska Akademia Umiejętności podjęła dodatkowe wykopaliska, podczas których wydobyto kompletny okaz drugiego nosorożca (opisany w 1930 roku przez Jana Stacha), który znajduje się do dziś w Krakowie. Henryk F. Hoyer jr (1864-1947) w 1937 roku opublikował podsumowanie tych badań w dziele *Fauna dyluwialna Polski*. Zespół krakowskiego Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN (powstałego z dawnego Muzeum Fizjograficznego PAU) kontynuuje do dziś badania kręgowców trzeciorzędu i czwartorzędu, są to jednak w większości opracowania opisowe, rzadko podejmujące wątki ewolucyjne. Przez pewien czas specjalnością tej grupy badaczy były brekcje kostne z jaskiń plioceńskich.

Jednym z największych osiągnięć światowej paleontologii w początkach XX wieku było wskazanie kopalnych ryb trzonopłetwych (a nie ryb dwudysznych, jak się niesłusznie zdawało zoologom) jako przodków płazów i rozpoznanie rzeczywistych stosunków ewolucyjnych między rybami i bezszczękowcami. Szczególne znaczenie dla rozwoju tych idei miały badania bezszczękowców, ryb i najdawniejszych płazów prowadzone przez szwedzkich badaczy Erika Stensiö (1891-1984) i jego następcę Andersa E.V. Jarvika (1907-1998). Stensiö zastosował technikę stopniowego szlifowania zawartych w skale szczątków kostnych i montowania z plastrów woskowych trójwymiarowego modelu do badań jamy mózgowej pancernych bezszczękowców z wczesnego dewonu. Choć technika nie była nowa (w paleontologii stosowano ją od 1913 roku), rezultaty okazały się oszałamiające. Stensiö zrekonstruował nie tylko kształt mózgu i labiryntu ucha

wewnętrznego, ale i bieg złożonego systemu nerwów zwierząt sprzed prawie 400 mln lat. Jarvik przez dziesięciolecia prowadził szczegółowe badania późnodewońskiej ryby trzonopłetwej *Eusthenopteron* i znalezionych w 1932 roku na Grenlandii w skałach późnego dewonu szczątków przejściowych ogniw między rybami trzonopłetwymi i płazami. W późniejszych latach badania te przejęli badacze brytyjscy.

Główną z tez postawionych przez Jarvika było uznanie płazów ogoniastych i bezogonowych za gałęzie ewolucyjne wywodzące się od różnych grup ryb trzonopłetwych (na podstawie odmienności części nosowych a wbrew choćby podobieństwu budowy kończyn). Lekkomyślnie przeciągnął ich linie genealogiczne w głąb czasu geologicznego aż po prekambryj. Uczeń Kozłowskiego, Julian Kulczycki, w 1960 roku użył nowych danych paleontologicznych o rybach trzonopłetwych z wczesnego dewonu Gór Świętokrzyskich do zaprzeczenia Jarvikowi. W dyskusję skutecznie włączył się też w 1962 roku ze swoimi obserwacjami biologicznymi Henryk Szarski (1912-2002), który od 1935 do 1982 uprawiał zoologię w Katedrze Anatomii Porównawczej Uniwersytetu Jagiellońskiego (z przerwą na Uniwersytet Mikołaja Kopernika w Toruniu od 1948 do 1967 roku). Miał już wówczas wysoką pozycję w światowej nauce, publikując od 1951 roku w najlepszych czasopismach brytyjskich. Koncepcja Jarvika poszła w zapomnienie.

Dalszemu rozwojowi polskiej paleontologii impet nadały ekspedycje paleontologiczne na Pustynię Gobi (wspomniane już w kontekście badań ssaków kredowych) organizowane od 1963 do 1971 roku przez Zofię Kielan-Jaworowską. Naszymi poprzednikami w badaniach kredowych złóż dinozaurów w Mongolii był pionier gobijskich ekspedycji Roy C. Andrews (1884-1960), który penetrował te regiony w latach 1922-1930 i, już po wojnie, badacze rosyjscy. Polskich wypraw było osiem, a ich plonem dziesięć monograficznych tomów opracowań zebranych materiałów i liczne publikacje w czasopismach międzynarodowych (również *Nature* i *American Scientist*). Utrzymały poziom światowy; trafiły też w dobrą koniunkturę dla badaczy ssaków, bo niemal równocześnie badacze amerykańscy i brytyjscy kompletowali przy użyciu danych z triasu i jury szereg ewolucyjny łączący gady ze ssakami. Wyjaśniła się nareszcie natura przemian pomiędzy

gadzim połączeniem złożonych z wielu kości żuchwy a stanem typowym dla ssaków, gdzie dawne kości stawu szczękowego są częścią ucha środkowego. Przez dziesięciolecia funkcjonalna niemożność przejścia od żuchwy gadziej do ssaczej była koronnym argumentem przeciwników ewolucji i nawet Otto H. Schindewolf uznawał, że przemiana taka byłaby możliwa tylko w stadium embrionalnym. Zofia Kielan-Jaworowska uczyniła z Warszawy jedno ze światowych centrów badania ewolucji kręgowców mezozoicznych, w szczególności ssaków. Jej szeroko znanym osiągnięciem jest przedstawienie kopalnego zapisu ewolucji kory nowej (*neocortex*) w mózgu wczesnych ssaków. Polscy badacze są współautorami i redaktorami klasycznych podręczników o pokrewieństwach najdawniejszych ssaków (Zofia Kielan-Jaworowska) i dinozaurów (Halszka Osmólska). Wśród znalezisk mongolskich był też embrion ptaka o stopniu rozwoju szkieletu dowodzącym bardzo daleko posuniętego zagniazdownictwa (pisklę wkrótce po wykluciu mogło być zdolne do lotu) zinterpretowany przez Andrzeja Elżanowskiego. Dziś kontynuacją badań mezozoicznych kręgowców, choć na daleko mniejszą skalę, są opracowania rezultatów wykopalisk w warstwach skalnych triasu regionu krakowskiego i Górnego Śląska.

Znakomity i dziś już nie budzący większych kontrowersji postęp w rozumieniu przebiegu ewolucji dokonał się w ostatnim stuleciu na krańcu drzewa rodowego zwierząt kręgowych – w odniesieniu do pochodzenia człowieka. Dzięki badaniom prowadzonym przez wiele zespołów badawczych w południowej i południowo-wschodniej Afryce, wiemy już, jak dokonało się przejście od nadrzewnych małp człekokształtnych do dwunożnych istot ludzkich i jak rozprzestrzeniły się one na resztę świata. Przebieg tych zdarzeń był w zarysie przeczuwany przez klasyków ewolucji, ale zaskoczeniem było stwierdzenie, dzięki odciskom stóp w Laetoli liczącym około 3,5 mln lat i szczątkom kostnym zbliżonego wieku, że dwunożność wyprzedziła rozrost mózgu. Szczątki czworonożnego przodka człowieka sprzed prawie 4,5 mln lat dały już niemal kompletny szereg ogniw wiążących nas ze światem zwierząt. Materiał kopalny pozostaje, rzecz jasna, bardzo niepełny, co sprzyja terminologicznemu zagmatwaniu dyskusji o ewolucji człowieka. To już jednak dziedzina antropologii, na której omawianie nie ma tu miejsca.

Wczesna ewolucja bezkręgowców. Adam Urbanek na Uniwersytecie Warszawskim przejął po Romanie Kozłowskim badania graptolitów, ukierunkowując je na zagadnienia dogłębnie ewolucyjne i biologiczne. Wykorzystując gęsty stratygraficznie zapis kopalny odtwarzał ewolucję tych kolonijnych półstrunowców starając się zrozumieć jej fizjologiczne podłoże. Graptolity formowały drogą pączkowania (bezpłciowo) kolonie, były zatem organizmami klonalnymi, ale mimo identyczności genetycznej osobników, morfologia tworzonego przez nie szkieletu bywała odmienna i ewoluowała rozbieżnie. Rozwój takiej kolonii (astogeneza) jest ścisłym analogiem organogenezy, która też przecież polega na różnicowaniu nie różniących się genetycznie jednostek (komórek). Był w tej materii pionierem. Rezultaty badań astogenezy, teoretyczne interpretacje mechanizmu regulacji różnicowania w obrębie kolonii czy przykłady Haeckelowskiej „rekapitulacji filogenezy w astogenezie”, wzbudzały wówczas zainteresowanie najbardziej opiniotwórczych uczonych. Niestety, mimo pewnych wysiłków rozciągnięcia tych badań i na inne organizmy klonalne (mszywioly), nie były one kontynuowane. Nie dotrwały do czasów fascynacji klonowaniem. Na podstawowe pytania o mechanizm astogenezy nie znaleziono dotąd odpowiedzi, choć przy dzisiejszym postępie w technikach badawczych i przy coraz ściślejszej współpracy paleontologów z biologami molekularnymi są one w zasięgu ręki.

Badania Romana Kozłowskiego i Adama Urbanka były możliwe dzięki stosowaniu od lat trzydziestych na szeroką skalę chemicznych metod pozyskiwania skamieniałości. Nie były to wówczas jeszcze techniki powszechnie znane, jak to jest dziś. Warszawa miała istotny udział w ich upowszechnianiu. Brzemienna w skutki była wizyta w ówczesnym Zakładzie Paleozoologii PAN, na fali odwilży chruszczowowskiej, Aleksego J. Rozanowa z Władimirem W. Missarzewskim z Moskwy, którzy przywieźli próbki badanych przez siebie skał wapiennych z kambru Syberii. Zastosowanie metod Kozłowskiego ujawniło w nich bogactwo pierwotnie i wtórnie sfosfatyзовanych mikroskopijnych skamieniałości. Późniejsze badania prowadzone w Moskwie na szerszą skalę doprowadziły do udokumentowania w 1969 roku generalnej obfitości sfosfatyзовanych skamieniałości (*small shelly fossils*) w skałach powstałych w początkach okresu

kambryjskiego. Warstwy skalne tego wieku obfitujące w *small shelly fossils* są znane niemal z całego świata (najobfitsze w Meishucun w prowincji Yunnan w Chinach) i z tego zrodziła się koncepcja „eksplozji kambryjskiej”.

Idea ta znajdowała równoległe wsparcie w odnowionym na początku lat siedemdziesiątych zainteresowaniu kambryjskimi skamieniałościami organizmów bez szkieletu mineralnego. Pierwsza taka, środkowokambryjska „fauna” z rejonu przełęczy Burgess na pograniczu Kolumbii Brytyjskiej i prowincji Alberta w Kanadzie została rozpoznana i wstępnie opisana w 1913 roku, ale pozostawała niemal w zapomnieniu przez ponad pół wieku. Dopiero badania zespołu Harry B. Whittingtona z uniwersytetu w Cambridge uczyniły z niej zoologicznie wiarygodne źródło wiedzy o najdawniejszych bezkręgowcach. Przełom wywołała praca doktorska Simona Conway Morrisa, ucznia Whittingtona, opublikowana w 1977 roku, dowodząca, że dominującą grupą zwierząt w faunie Burgess były robaki obłe Priapula. Później, na podstawie innych kambryjskich stanowisk kopalnych podobnego typu (szczególnie Chengjiang z prowincji Yunnan, ale także z Syberii i, w głębokich wierceniach, z Polski) inni badacze udowodnili, że drugą pod względem różnorodności grupą kambryjskich zwierząt byli przodkowie dzisiejszych pratchawców i niesporczaków. Nie ma natomiast wśród kambryjskich znalezisk wiarygodnych płazińców, meduz czy stułbiopławów. Jest to całkiem niezgodne z wyobrażeniami o wczesnej ewolucji bezkręgowców powziętymi na podstawie badań dzisiejszych zwierząt.

Barierą, którą należało przełamać, zanim obserwacje paleontologiczne pogodzone zostały z anatomią form dzisiejszych i ich pokrewieństwami wywnioskowanymi z danych molekularnych, było właściwe zinterpretowanie skamieniałości sprzed początku kambru. Prekambryjskie „pióra morskie” są znane już od 1929 roku, kiedy Georg Gürich (1859-1938; urodzony w Dobrodzieniu, pracownik Uniwersytetu Wrocławskiego w latach 1884-1891, a po okresie nauczania w szkole, od 1910 w Hamburgu) opublikował opis pierwszych szczątków tego typu z Namibii. Rzeczywisty wiek tych skamieniałości ujawnił się dopiero w 1947 roku, kiedy znaleziono je w towarzystwie bardziej różnorodnego zbiorowiska w rejonie miejscowości Ediacara na południu Australii poniżej wczesnokambryjskich wapieni. Lista stanowisk „fauny z Ediacara” szybko się

rozszerzała i wykorzystując głównie materiał wiertniczy ze wschodniej Europy Borys S. Sokolow wydzielił okres wendu (Vendian) jako jednostkę dawniejszą od kambru (niedawno pod presją Anglosasów przegłosowano zmianę nazwy na Ediacaran).

Mało informatywne odciski ciał organizmów w gruboziarnistym piaskowcu z Ediacara przez dziesięciolecia były przedmiotem najbardziej fantastycznych interpretacji, które nie posuwały do przodu sprawy zrozumienia początków ewolucji organizmów wielokomórkowych. W 1999 roku Adolf Seilacher z Tybingi i James Gehling z Adelaidy wykazali, że skamieniałości te formowały się w bezpośrednim związku z matami mikrobialnymi, bardzo częstymi w prekambrze. Dopiero jednak znaleziska znacznie lepiej zachowanych skamieniałości tego typu nad Morzem Białym umożliwiły zrozumienie sposobu ich powstawania i odtworzenie anatomii. Wydaje się, że woda nad matą była zatruta siarkowodorem; osiadłe na niej zwierzęta były zapewne wyposażone w symbiotyczne chemoautotroficzne bakterie. Odciski ich ciał nie dają więc informacji o anatomii typowych ówczesnych zwierząt. Ślady aktywności stowarzyszone z trupami innych organizmów dowodzą, że dostawszy się do tego środowiska szybko zdychały. Są to jednak interpretacje wciąż nieufnie przyjmowane przez większość badaczy.

Jeśli środowisko „fauny z Ediacara” było rzeczywiście skrajne, to zapisu początkowych etapów ewolucji świata zwierzęcego należałoby szukać gdzie indziej. Zachęcający zdawał się zapis kopalny w postaci śladów pełzania i rycia na powierzchni ówczesnego dna morskiego. Okazało się jednak, że pierwsze ślady penetracji osadu przez zwierzęta pojawiają się tuż przed końcem wendu, wraz z najdawniejszymi szkieletami mineralnymi. Najwidoczniej dopiero pojawienie się dużych drapieżników wymusiło na pozostałych zwierzętach ewolucyjne skrycie się w mule albo wyposażenie w ochronny szkielet. Nie ma zatem większych szans na uzyskanie informacji o wcześniejszych stadiach ewolucji na podstawie sposobu ich rycia czy właściwości szkieletu. Poczekać musimy na odkrycie stanowiska kopalnego prekambryjskich organizmów z miękkimi tkankami zachowanymi na podobnej zasadzie jak w Chengjiang czy Burgess. Nie będzie to jednak łatwe, bo dno morskie w czasach wendu nie było jeszcze przecież spulchnione przez

zwierzęta ryjące. Nie dawało to szans na uwiecznienie w płynnym mule i utrwalenie całych ciał zwierzęcych tak, jak to się działo w epokach późniejszych.

Wykorzystanie kopalnego zapisu ewolucji. Istotna część postępu, jakiego doświadcza klasyczna paleozoologia w ostatnim półwieczu, wynika z rygorystycznego zastosowania koncepcji gatunku biologicznego do kopalnych zespołów skamieniałości. Oznacza to nie tylko rozpoznanie zmienności w obrębie poszczególnych struktur morfologicznych, ale także złączenie w jedną całość informacji o dawnych populacjach zawartych w osobno zachowujących się szczątkach szkieletowych. Dyskusja o tym, jak to robić, rozpoczęła się przy okazji badań aparatów szczękowych kopalnych wieloszczetów prowadzonych w Instytucie Paleobiologii PAN, ale pełne rozwiązanie problemu zawdzięczamy badaczowi aparatów gębowych konodontów Walterowi C. Sweetowi z Columbus, Ohio. Jego uczniowie, posługując się raczkującymi wtedy technikami komputerowymi, w 1969 roku uzasadnili a w 1971 wprowadzili do rutyny paleontologicznej biologiczny z ducha sposób rekonstruowania i nazywania wieloelementowych struktur szkieletowych. Jest on dziś powszechnie stosowany nie tylko przez badaczy bezkręgowców takich jak wieloszczety czy szkarłupnie, których szkielety po śmierci rozpadają się na setki osobnych elementów, ale również szczątków kręgowców z jaskiniowych brekcji kostnych (co zresztą zdawało się od początku najbardziej oczywiste). Oznacza to wprowadzenie rozumowania hipotetyczno-dedukcyjnego do interpretacji zespołów skamieniałości: hipotezę o przynależności zestawu szczątków szkieletowych do jednego gatunku testuje się próbkami z innych stanowisk o odmiennym składzie gatunkowych, a zatem z innymi kombinacjami elementów szkieletowych.

Niestety, podejście to z niechęcią jest traktowane przez badaczy kopalnych śladów działalności życiowej organizmów, preferujących skompromitowane już dawno koncepcje czysto typologicznej „parataksonomii”. Bardzo utrudnia to wykorzystanie informacji o behawiorze wymarłych zwierząt do rozważań o ich ewolucji, zarówno w odniesieniu do kręgowców, jak i najpierwotniejszych zwierząt bezkręgowych. Wagę tego źródła informacji dla zrozumienia przebiegu ewolucji pokazuje niedawne znalezisko tajemniczych tropów ze środkowego

dewonu Gór Świętokrzyskich, które ożywczo pobudziło spory o pochodzenie czworonogów.

Podobnie jest w paleobotanice, gdzie każdej osobno znajdowanej części pędu roślinnego (również ich odmiennym stanom zachowania) nadaje się osobną binominalną nazwę. Jest to obciążenie tej dziedziny badań istotnie opóźniające jej rozwój i obniżające status naukowy. Mimo to, przez ostatnie stulecie nasze rozumienie ewolucji i pochodzenia roślin lądowych niepomiarowo się pogłębiło. Tak jak w przypadku paleozoologii, nie do przecenienia jest znaczenie nagłego rozkwitu filogenetyki molekularnej. Do niedawna paleontolodzy zabiegali o względy zoologów i botaników, doświadczając w tym względzie lekceważenia z powodu oczywistej niekompletności zapisu kopalnego (historycy chyba nie podchodzą z równym pobłażaniem do archeologów z powodu niepełnej dokumentacji budowy piramid). Nieoczekiwanie paleontologia stała się niezbędną filogenetykom molekularnym, bo tylko dane kopalne umożliwiają kalibrowanie zegara molekularnego. Koncepcję zegara, czyli założenie stałego tempa zmian w określonym typie cząsteczki niezależnie od organizmu, przedstawili już w 1962 roku Emil Zuckerkandl i Linus Pauling a dziś jest to fundament technik mogących przekształcić dendrogramy podobieństw w realne drzewa rodowe. Marzeniem biologów molekularnych jest wyjaśnienie genetycznego podłoża zmian anatomii i fizjologii. Drogę w tym kierunku otworzyło w 1983 roku zaskakujące odkrycie Waltera J. Gehringa, że segmentalne geny homeotyczne regulujące rozwój tak odległych zwierząt jak muchy i myszy są sobie homologiczne. Nastąpiły po tym niezliczone próby odtworzenia ewolucji tych genów, które w przyszłości (miejmy nadzieję nie nazbyt odległej) pozwolą zapewne zrozumieć ewolucję ich działania.

To dzięki danym molekularnym i ultramikroskopowym wiemy dziś, że ramienice są krewniakami (a ich niezidentyfikowane dotąd kopalne formy przodkami) roślin lądowych. Wśród prowadzących badania pokrewieństw molekularnych tych glonów są na Uniwersytecie Warszawskim współpracownicy Jana Kwiatowskiego, który należy też do zespołu wpływowego ewolucyjnego genetyka Francisco Ayali. Jedynym dotąd paleontologicznym dowodem wkraczania przodków ramienic do środowisk lądowych w okresie ordowickim są izolowane spory w diadach i tetradach mejotycznych podobne do zarodników

dzisiejszych wątrobowców. Spójne logicznie hipotezy objaśniające mechanizm samego przejścia między ramienicami z dominacją stadium haploidalnego do roślin lądowych z przemianą pokoleń wciąż czekają na konfrontację z materiałami kopalnymi. Przełomem w rozumieniu wczesnej ewolucji roślin na lądzie było w latach siedemdziesiątych zidentyfikowanie gametofitów rozlicznych wczesnodewońskich psylofitów (*nota bene*, nazwa ta znikła z literatury paleobotanicznej w wyniku szczególnego pojmowania zasad nomenklatury). Zaczyna się zarysowywać przebieg rozejścia się dróg ewolucji mszaków i paprotników. Coraz bardziej kompletne są też rekonstrukcje paleozoicznych paproci, skrzypów i widłaków. W Polsce, oceniając to z perspektywy stulecia, za największe osiągnięcie w badaniach kopalnych flor wypada uznać opublikowaną w 1934 i 1938 monografię Jana Zerndta żeńskich zarodników (megaspor; wyrastały z nich żeńskie gametofity) widłaków z karbonu Górnego Śląska. Jest to dziedzictwo kłopotliwe, bo Jan Zerndt, który był nauczycielem gimnazjalnym, przyjął w czasie wojny niemieckie obywatelstwo i zginął po niewłaściwej stronie frontu. Gdyby danym Zerndta nadać dziś sens biologiczny, miałyby z pewnością fundamentalne znaczenie dla zrozumienia ekologii i ewolucji flory węglowej.

W ciągu ostatniego dziesięciolecia znacznie pogłębiło się rozumienie ewolucji roślin iglastych, która prześludzona jest dość szczegółowo aż w głąb okresu karbonu. Najbardziej niecierpliwie oczekiwania mamy jednak w odniesieniu do kopalnego zapisu roślin kwiatowych. W tej bowiem dziedzinie największe są postępy filogenetyki molekularnej i najbardziej zaskakujące jej wnioski. Wynika z nich, że tradycyjna dychotomia jedno- i dwuliściennych nie ma uzasadnienia ewolucyjnego. Jednoliścienne są tylko jedną z wielu gałęzi rozwojowych w obrębie roślin kwiatowych a najwcześniej wyodrębnione linie ewolucyjne są reprezentowane w dzisiejszych florach przez formy bardzo zmienione anatomicznie, takie jak tropikalna *Amborella* czy nasz rogatek *Ceratophyllum*. Coraz więcej danych, a wśród nich najdawniejszy dobrze poznany przedstawiciel kwiatowych *Archaeofructus* z wczesnej kredy Chin, przemawia za tym, że początki tej gałęzi ewolucyjnej roślin wiązały się ze środowiskiem wodnym. Z prowadzonych w Polsce badań filogenezy molekularnej poszczególnych grup kwiatowych najbardziej generalne znaczenie mają opracowania ewolucji

baldaszkowych przez Krzysztofa Spalika ze wspomnianego zespołu botaników warszawskich.

Proces ewolucji

Tylko skamieniałości mogą dać bezpośredni wgląd w procesy ewolucyjne, które dokonywały się w skali milionów lat i przed setkami milionów lat. Gromadzenie danych niezbędnych do odtworzenia przebiegu ewolucji na takiej podstawie jest jednak żmudne i nie daje bezpośrednich korzyści praktycznych. Nie tylko z tego powodu bywa źle widziane przez zarządzających nauką. W czasach przed narodzinami filogenetyki molekularnej niełatwo było, przy rygorystycznym respektowaniu pozytywizmu metodologicznego w nauce i żałośnie szczątkowym rozumieniu mechanizmów biologicznych, odtwarzać przebieg ewolucji i doskonalić metody wnioskowania. Ośmielali się to czynić tylko ci, którzy za plecami czuli siłę autorytetu czołowych instytucji naukowych ówczesnego świata. W proporcji do rozległości pola badań, były to działania o marginalnym znaczeniu. O ile wiem, w Polsce międzywojennej szczegółowych badań przebiegu ewolucji nie prowadzono.

Interpretacja kopalnego zapisu ewolucji wymaga zrozumienia mechanizmów „kamienienia” (fosylizacji). Szczególne znaczenie mają tu prowadzone również u nas badania biomineralizacji węglanowej (przez Jarosława Stolarskiego w Instytucie Paleobiologii) czy krzemionkowej (Andrzej Pisera z tegoż instytutu), które nadążają za światowym postępem wiedzy. W dziedzinach tych, podobnie jak w przypadku fosfatytacji, dzięki której tworzą się zęby i kości, wiodąca jest rola medycyny, gdzie skoncentrowane są znaczne siły ludzkie i środki. Jednym z najpoważniejszych odkryć ostatnich lat jest rozpoznanie przez zespół z laboratorium Derka Briggsa z Uniwersytetu Yale mechanizmu zachowywania się szkieletów organicznych zbudowanych z nietrwałych polimerów (kolagenu czy chityny) w wyniku ich przekształcenia wewnątrz osadu w polimery alifatyczne. Zakończyło to trwające pół wieku dociekania.

Największe osiągnięcie przedwojennej paleontologii w dziedzinie szczegółowego odtwarzania przebiegu ewolucji przypadło wspomnianemu już

geologowi Rolandowi Brinkmannowi (1898-1995) z Getyngi. W 1929 roku opublikował biometryczne opracowanie ewolucji jurajskich amonitów *Kosmoceras* na podstawie licznych i obfitych próbek pobranych warstwa po warstwie w profilu geologicznym koło Peterborough w Anglii. Było to ukoronowanie nieśmiałych i często metodologicznie ułomnych prób czynionych przez innych badaczy, by wykazać ewolucję na poziomie populacji. Dla porządku wypada zaznaczyć, że dzisiejszego rozumienia populacji wówczas jeszcze nie było i Brinkmann (podobnie jak jego poprzednicy) jedynie intuicyjnie wyczuwał sens zmienności. Wyniki Brinkmanna wielokrotnie później komentowano, ale niewiele do dziś ukazało się opracowań ewolucyjnych równie solidnie uzasadnionych faktami.

Badań ewolucyjnych na poziomie przemian zmienności populacji nie da się prowadzić przy użyciu pojedynczych skamieniałości. Są to więc działania bardzo uzależnione od technik pozyskiwania skamieniałości. Dzięki ich doskonaleniu próbki skał wapiennych, ilastych czy krzemionkowych dostarczają milionów skamieniałości do badań. Większość skamieniałości wydobytych drogą preparacji chemicznej jest mikroskopijnych rozmiarów, co wymaga tanich i łatwo dostępnych technik obrazowania. Nic więc dziwnego, że na szerszą skalę badania konodontów czy *small shelly fossils* mogły się rozwinąć dopiero wraz z upowszechnieniem mikroskopii elektronowej (SEM). Dziś to standardowe narzędzie paleontologa. Jego wzbogaceniem są techniki tomograficzne, które zastąpiły pracowicie niegdyś wycinane plastry wosku. Nowe horyzonty otworzyło wykorzystanie spójnej wiązki promieni X do prześwietlania mikroskamieniałości, wciąż nazbyt kosztowne i pracochłonne, by stosować je szerzej. Dostarcza już jednak danych bardzo użytecznych w poznawaniu generalnej filogenezy organizmów.

Do najdogodniejszych obiektów badań ewolucyjnych, dzięki obfitości szczątków i wiarygodności datowań, należą czwartorzędowe ssaki. Björn Kurtén (1924-1988) z Helsinek i Adrian Lister z Londynu mają wielki wkład w szczególne biometryczne opracowanie szeregów ewolucyjnych dużych ssaków dyluwialnych. Jeszcze użyteczniejszy materiał do szczegółowych rozważań przebiegu ewolucji, dający również wzorce do datowania warstw skalnych, stanowią zęby trzonowe gryzoni, szczególnie norników, którymi m.in. zajmował się Adam Nadachowski z Krakowa. Badacz trzeciorzędowych ssaków Philip D.

Gingerich (ur. 1938) w 1976 ochrzcił mianem „stratofenetyki” tę metodę badawczą polegającą na kompletowaniu stratygraficznie gęstych biometrycznych opisów próbek z kopalnych populacji.

Bodaj najpełniejszą w literaturze światowej biometryczną dokumentację ewolucyjnych przemian ontogenezy na poziomie populacji przedstawiła w 1989 roku Ewa Olempska z Instytutu Paleobiologii PAN, wykorzystując wylinki kopalnych stawonogów do kalibrowania rozwoju osobniczego w jednostkach zbliżonych do rzeczywistego czasu. Pokazała, jak w trakcie ponad dwudziestu milionów lat innowacje anatomiczne pojawiające się w końcowych stadiach ontogenezy stopniowo i całkowicie płynnie rozszerzały się na stadia coraz wcześniejsze. Mimo publikacji w międzynarodowym czasopiśmie, praca ta nie została doceniona przez międzynarodowe środowisko paleontologów, jej rezultaty sprzeczne są bowiem z paradygmatem kladystyki (skomentuję to dalej). Podobny los spotkał całą serię podobnych doniesień z Instytutu Paleobiologii PAN.

Szczegółowe badania przebiegu ewolucji na poziomie populacji w odniesieniu do zdarzeń sprzed setek milionów lat nabierają szczególnego smaku, jeśli uwzględnić również ich wymiar geograficzny. A był on wówczas zupełnie odmienny od dzisiejszych stosunków przestrzennych pomiędzy stanowiskami kopalnymi z różnych czy tych samych łądów. Wynika to z dryfu kontynentów, idei, której losy były podobne do teorii Darwina. Zaproponował ją w 1912 roku Alfred L. Wegener (1880-1930) na podstawie raczej spekulatywnego dopasowania zarysu kontynentów (co czyniono już od stuleci) i porównania struktur geologicznych po obu stronach rozdzielających je dziś oceanów. Wegener nie był w stanie wskazać mechanizmu geofizycznego, który mógłby ruszyć z posad kontynenty i przez to teoria poszła w zapomnienie. Dopiero dzięki badaniom struktur dna oceanicznego, prowadzonym głównie w celach militarnych w czasach „zimnej wojny” pojawiły się dane, które posłużyły Harry’emu H. Hessowi (1906-1969) do przedstawienia w 1962 roku założeń tektoniki płyt. Dziś to podstawowa teoria geologii. Skutki jej zastosowania są takie, że wczesnopaleozoiczne organizmy z regionu bałtyckiego należą do tej samej jednostki biogeograficznej, co region Appalachów, do tego leżącej wtedy daleko na południowej półkuli. Są całkiem obce ówczesnym faunom szkockim, czy z centrum Ameryki Płn., które

stanowiły inny osobny kontynent leżący na równiku. Szczególnie przydatne do tego rodzaju badań ewolucyjnych w wymiarach morfologicznym, czasowym i geograficznym są organizmy pelagiczne, takie jak konodonty, amonity czy graptolity, o rozległych (ale zmiennych w czasie) arealach poszczególnych gatunków. Publikacji z należyтым metodologicznym rygoryzmem podchodzących do takich zagadnień jest jednak wciąż mało.

Przy graficznym przedstawianiu przemian ewolucyjnych stosowane bywają wyrafinowane techniki matematyczne (np. do opisu konturu może służyć analiza składowych harmonicznych), których główną wadą jest nieporównywalność po nieznacznym nawet zmienieniu techniki pomiaru. Z zasady są też nierealistyczne biologicznie. Odnosi się to nawet do jednej z prostszych i bardziej użytecznych technik komputerowego generowania kształtów muszli przedstawionej w 1966 roku przez Davida M. Raupa (ur. 1933) z Chicago. Miała ona bardzo stymulujący wpływ na badania zmian rozkładu kształtów muszli różnych organizmów w czasie geologicznym, ale później przedstawione zostały inne techniki generowania złożonych kształtów brzeźnie przyrastającego szkieletu, które bardziej realistycznie odwzorowują sytuację biologiczną.

Wypada przyznać, że wyniki badań przebiegu ewolucji wzdłuż poszczególnych linii rozwojowych są nieufnie przyjmowane przez biologów. Jeśli bowiem literalnie rozumieć dane biologii ewolucyjnej, kopalnego zapisu ciągłych przemian ewolucyjnych być nie może. Doświadczenia w laboratoriach i podczas hodowli pokazują przecież, jak łatwo drogą doboru sztucznego można doprowadzić do dogłębnych zmian anatomii czy fizjologii organizmów w czasie jednego, czy najwyżej parudziesięciu ludzkich pokoleń. Jeśliby tak było w naturze, żadne przejścia morfologiczne nie miałyby szans zapisania w seriach warstw skalnych obejmujących setki tysięcy czy miliony lat. Na zjawisko niezgodności zapisu kopalnego z oczekiwaniami biologów ewolucyjnych zwrócił uwagę już John B.S. Haldane, a w 2001 roku przypomniał Jeffrey S. Levinton nazywając je *paradoksem Haldane'a*. Ewolucja w zapisie kopalnym jest dla nich stanowczo zbyt powolna. W każdym z udokumentowanych biometrycznie pełnych szeregów przemian zmierzających w kierunku nowości anatomicznych, zakres przemian odpowiadający odmienności pomiędzy współwystępującymi gatunkami potrzebuje

setek tysięcy, jeśli nie miliona, lat. Nie do wyjaśnienia jest, jak przez miliard lat mogła pozostać niemal niezmieniona morfologia (a zapewne i biologia) sinic. W 1993 roku Philip D. Gingerich podsumował dane o kopalnym zapisie tempa ewolucji i stwierdził prowokacyjnie, że im krótszy czas obserwacji, tym szybsza ewolucja.

Ewidentnie, klasyczne wyobrażenia o genetycznym podłożu ewolucji są odległe od realiów. Wyprowadzone zostały bowiem przez klasyków z obserwacji tego, jakie efekty morfologiczne czy fizjologiczne daje psucie (w wyniku mutacji) zasobów informacji funkcjonalnej kumulowanych w trakcie długich epok geologicznych. Ziarnista koncepcja jednostek dziedziczenia i ewolucji jest już nie do utrzymania, co wynika choćby z mechanizmu splicingu czy istnienia ruchomych ramek odczytu informacji genetycznej. Pytanie, jaka jest zatem rzeczywista natura przemian genomu w ewolucji. Na pewno nie da się na nie poprawnie odpowiedzieć ignorując dane paleontologiczne i zaniedbując badania empiryczne w tej dziedzinie.

Pochodzenie życia

Koncepcje biogenezy w oczywisty i dogłębny sposób są powiązane z postępowaniem w poznawaniu chemicznego podłoża procesów życiowych. Ten sposób rozumowania stał się możliwy po zsyntezowaniu mocznika przez Friedricha Wöhlera w 1828 roku i wypełnił się wraz z syntezą polipeptydów przez Emila Fischera w 1906 roku. Było już wtedy jasne, że drogą abiotyczną mogą powstać wszystkie podstawowe składniki organizmów żywych. Hipoteza Franka J. Allena, że powstawały one przy udziale wyładowań atmosferycznych w pierwotnej atmosferze gotowa była już w 1899 roku. I na tym w istocie możliwości wyjaśnienia genezy życia na gruncie klasycznej chemii się wyczerpały. By posunąć sprawę do przodu, należało wpierw zrozumieć istotę procesów chemicznych w komórce i wydobyć z tej wiedzy esencję życia, czyli najprostszy możliwy zestaw procesów chemicznych wystarczający do podtrzymania procesów życiowych. Ale na to trzeba było czekać jeszcze pół wieku.

Wbrew słabości podstaw empirycznych, o biogenezie poczęło się jednak pisać i dyskutować znacznie wcześniej pod naporem czynników ideologicznych i politycznych. Na zapotrzebowanie to pierwszy odpowiedział Aleksander I. Oparin (1894-1980), podsumowując w 1936 roku wiedzę o w rzeczywistości mało istotnych (jak to widzimy z dzisiejszej perspektywy) analogiach sposobu funkcjonowania organizmów w świecie procesów fizycznych i chemicznych. Pokutujące do dziś w podręcznikach biologii opowieści o koacerwatach czy strukturach dysypatywnych są niewątpliwie interesujące, ale w niewielkim stopniu przybliżają do zrozumienia istoty życia. Nawet symulujące „pierwotny bulion” doświadczenia Stanleya L. Millera (1930-2007) z 1952 roku, poza empirycznym potwierdzeniem dość wówczas oczywistych intuicji Allena, stały się sławne raczej trafiając w potrzeby opinii publicznej niż odpowiadając na nietrywialne pytania. Do dziś przecież nie możemy się zgodzić co do składu chemicznego pierwotnej atmosfery i hydrosfery.

Większość badaczy jest zdania, że pierwotny ocean miał odczyn kwaśny, przede wszystkim ze względu na duży udział kwasu węglowego przy zbliżonym do dzisiejszych proporcjach jonów chlorkowych, sodowych i wapniowych. Oprócz trudnych wciąż do interpretacji danych geologicznych, argumentów na rzecz tej tezy dostarczają badacze ewolucji procesów metabolicznych wskazujący na to, że grup aktywnych enzymom dostarczają tylko metale tworzące siarczki rozpuszczalne w kwaśnym środowisku (Fe, Mn, Zn, Co, Ni), podczas gdy metale tworzące siarczki nierozpuszczalne w takim środowisku są truciznami (Pb, Hg, Sn, As, Sb, Bi, Cd, Cu, Ag) a miedź pojawia się dopiero u organizmów tlenowych. Są jednak i nieliczni zwolennicy tezy przeciwstawnej, wyprowadzający skład pierwotnego oceanu z rezultatów wietrzenia dzisiejszych skał wylewnych i postulujący, że udział jonów chlorkowych był wówczas znacznie mniejszy niż obecnie a odczyn wód był przez to alkaliczny. Tezy tej bronił Egon T. Degens (1928-1989) ze współpracownikami z Hamburga proponując w 1985 roku koncepcję „oceanu sodowego”. Do zespołu tego należał też Józef Kaźmierczak z Instytutu Paleobiologii. Modelem pra-oceanu są dla zwolenników tego poglądu dzisiejsze jeziora sodowe, zwykle formujące się w kraterach wygasłych wulkanów.

Opis stosunków biotycznych w ich toni i osadach ma być drogą do zrozumienia początków ewolucji życia na Ziemi.

Swoboda spekulowania na temat początków życia na Ziemi znajduje żyzną glebę w ubóstwie solidnych danych o najpierwotniejszych formach żywych w zapisie kopalnym. Przez długie dziesięciolecia głównym argumentem na rzecz dawności życia było interpretowanie wzbogacenia kopalnych związków organicznych w lekki stabilny izotop węgla (^{12}C) jako skutku syntezy biologicznej. Najbardziej wpływowym rzecznikiem tej tezy był Manfred Schidlowski (ur. 1933 w Szczecinie), który w 1988 roku uznał drobiny grafitowe w apatycie z datowanego na 3,85 mld lat pasa zieleńcowego Isua (*Isua Greenstone Belt*) z grenlandzkiej wyspy Akilia, za powstałe biologicznie. Jeśliby to była prawda, niewiele czasu miała ewolucja na osiągnięcie wydajności biosyntetycznej na tyle dużej, by jej rezultaty zaznaczyły się w masie kopalnego osadu.

Zadziwiające jest w tym kontekście to, że już w 1970 roku *Science* opublikowało artykuł dowodzący, że podczas produkcji benzyny syntetycznej metodą Fischera-Tropscha wzbogacanie w lekki izotop węgla jest wielokrotnie większe od obserwowanego w procesach biologicznych. Wynika to z przyczyn termodynamicznych. Informacja ta od dawna zamieszczana jest w podręcznikach geochemii. Dane izotopowe w żadnym wypadku nie powinny więc być wykorzystywane do uzasadniania biologicznego pochodzenia związków organicznych powstałych w epokach, w których możliwa jeszcze była synteza abiotyczna. Trzeba było dopiero artykułu odpowiednio wysoko afiliowanego badacza (z Oksfordu), by ukazać niewłaściwość tej metody wnioskowania, od dziesięcioleci podtrzymywanej przez recenzentów *high profile journals*. Nie ma już większego znaczenia to, że skały wyspy Akilia są prawdopodobnie pochodzenia wulkanicznego a ich wiek jest zawyżony.

Łatwość, z jaką przyjęte zostało organiczne pochodzenie grafitu z Akilia było usprawiedliwione wcześniejszymi doniesieniami J. Williama Schopfa o rzekomych szczątkach kolonijnych organizmów bakteryjnych z niewiele młodszych skał. W 1987 roku stwierdził je w liczących 3,46 mld lat krzemieniach Apex z grupy Warrawoona w Australii. Implikacje były takie, że ewolucja doprowadziła już wówczas organizmy do zdolności wytwarzania bogatych w substancję organiczną

ścian i formowania wielokomórkowych nitkowatych kolonii. Nie dość jednak, że rzekome kolonie wykazują podejrzaną zmienność rozmiarów i kształtów, ale można je znaleźć również w liczących 3,5 mld lat barytach powstających w hydrotermalnych warunkach, zbyt toksycznych, by mogły w nich przetrwać jakiegokolwiek znane nam organizmy dzisiejsze, a cóż dopiero pierwotne. To prawie na pewno artefakty procesów mineralizacji i diagenety – pseudofosylia. Po krytycznym ich przejrzeniu najdawniejszymi wiarygodnymi znaleziskami skamieniałych organizmów bakteryjnych rozpoznawalnych dzięki uwęglonym ścianom komórkowym pozostały szczątki z krzemieni formacji Gunflint w kanadyjskiej prowincji Ontario. Znane dzięki publikacji Stanleya A. Tylera i Elso S. Barghoorna z 1965 roku, liczą „tylko” 1,9 mld lat. Zakwestionowanie organicznej natury znalezisk rzekomych mikroorganizmów z ery archaicznej, które trafiły już do szkolnych podręczników, spowodowało zwiększone zainteresowanie mechanizmami formowania się takich skamieniałości. Józef Kaźmierczak z Instytutu Paleobiologii włączył się w tę dyskusję na łamach *Nature* i *Science*, wspierając J.W. Schopfa.

Niewiele więc paleontologia i geologia potrafią powiedzieć o początkach życia na Ziemi. Skamieniałości z Gunflint i młodszych formacji skalnych dowodzą, że już dwa miliardy lat temu istniały kolonijne autotroficzne bakterie gramujemne wyposażone w oba systemy fotosyntezy, czyli sinice. To one są odpowiedzialne za powstanie atmosfery tlenowej. Dane sedymentologiczne, przedstawione już w 1958 roku przez mineraloga Paula Ramdohra (1890-1985), wskazują na to, że do około 2,5 mld lat temu udział tlenu w atmosferze był znikomy. Mimo wszczypanych co pewien czas dyskusji, mało nowego na ten temat udało się odtąd dodać.

Postęp biologii molekularnej po zinterpretowaniu w 1953 roku struktury DNA przez Francisca H.C. Cricka (1916-2004) i Jamesa D. Watsona (ur. 1928) oraz pełnym wyjaśnieniu mechanizmu dziedziczności, jasno wykazał naiwność wcześniejszych rozważań w duchu oparinowskim na temat pochodzenia życia. Poważne hipotetyzowanie trzeba było zacząć od nowa. I wtedy ujawniły się nieprzełamywalne trudności. Nawet najprostsze do wyobrażenia układy żywe, w których nośnikiem informacji genetycznej jest DNA a katalizatorami białka

enzymatyczne, są zbyt złożone, by powstać spontanicznie. Po drodze jest przecież transkrypcja i translacja z kodem genetycznym. Co więcej, złożoność takich powiązań przy niewątpliwie małej efektywności katalizy w najwcześniejszych stadiach ewolucji eliminowała korzyści z dopiero co usuniętej ułomności teorii Darwina, czyli ze znajomości mechanizmu ścisłego dziedziczenia właściwości fizjologicznych. Próbę wybrnięcia z kłopotu zaproponował Manfred Eigen w 1971 rozdzielając hipotetyczne najprostsze układy żywe na elementarne cykle zależności, znacznie prostsze i przez to stabilne, które zachowując pewną autonomię w obrębie „hipercyклу” byłyby mniej narażone na niewierność przekazu informacji. Jak to często w nauce bywa, problem sam się rozwiązał w całkiem nieoczekiwany sposób. W 1976 roku Jeffrey Tse-fei Wong analizując różnorodność tripletów kodu genetycznego zauważył zadziwiającą zgodność między ich podobieństwem do siebie (swego rodzaju „filogenezą” kodu) a powiązaniem kodowanych przez nie aminokwasów w szlakach ich syntezy. Innymi słowy, przedstawił teorię koewolucji kodu genetycznego i aminokwasowego składu białek. Wynika z niej, że na początku kodowanych było ledwie kilka najprostszych chemicznie aminokwasów, z których nie sposób złożyć skutecznie i specyficznie działający enzym. Wkrótce potem pojawiać się zaczęły doniesienia, że to cząsteczki RNA mogą wypełniać funkcje enzymów. Dziś wiemy, że nawet rybosomy są „rybozymami” i w wielu najbardziej podstawowych (i archaicznych) procesach fizjologicznych białka są ledwie opakowaniem dla katalizujących procesy cząsteczek RNA, aromatycznych aminokwasów czy kompleksów nieorganicznych. Możliwe jest więc życie bez enzymów i bez kodu genetycznego. Narodziła się idea „świata RNA”, która niesłychanie uprościła problem powstania życia. Znaczna część wcześniejszych spekulacji okazała się bezprzedmiotowa.

Wciąż jednak pozostaje trudność spontanicznego utworzenia pierwszej ewoluującej, tzn. samokatalizującej swoje powielanie, cząsteczki RNA. Cukier ryboza, który jest nieodłącznym składnikiem RNA, jest dziś syntezowany przy udziale enzymów i nie można założyć istnienia w archaicznym proceście spontanicznie syntezowanej rybozy wraz z pierścieniowymi zasadami azotowymi o niezbędnym stężeniu. Wygląda jednak na to, że trudność ta jest przełamywana

przez eksperymenty chemiczne, w których całe cząsteczki nukleotydów powstają spontanicznie przy katalizującym udziale jonów fosforanowych. Od strony chemicznej spontaniczne powstanie życia na poziome „świata RNA” jest więc możliwe. Pozostaje jednak do rozpisania szczegółowy scenariusz zdarzeń i jego powiązanie z danymi geologicznymi.

Fundamentalną przesłankę do tworzenia takiego scenariusza dał już w 1944 roku komentarz fizyka Erwina Schrödingera (1887-1961). Zwrócił uwagę na to, że procesy życiowe w pewnym sensie naruszają II. zasadę termodynamiki o generalnym wzroście entropii we Wszechświecie. Źródłem „negentropii” w świecie żywym jest bowiem ewolucja drogą doboru naturalnego. Selekcjonując przypadkowo powstającą zmienność dobór wprowadza do układów żywych nową informację. Ideę opisu zjawiska ewolucji darwinowskiej w kategoriach teorii informacji Claude’a Shannona próbowano rozwijać w latach siedemdziesiątych, ale nieprzewidywaną trudnością okazał się pomiar zawartości rzeczywiście istotnej informacji funkcjonalnej w układach żywych. Pozostała przez to jedynie nośnym intelektualnie i użytecznym dydaktycznie sposobem intuicyjnego uchwycenia istoty życia. U nas docenił jej wartość mikrobiolog Władysław Kunicki-Goldfinger (1916-1995), znakomity dydaktyk i popularyzator teorii ewolucji.

Wystarczy zatem nadać procesom chemicznym atrybuty ewolucji darwinowskiej, by zainicjować życie. Próbuje do tego doprowadzić Jack W. Szostak na uniwersytecie Harvarda, z obiecującymi rezultatami. Prócz elementów składowych, takim elementarnym obiektem żywym trzeba też dostarczyć energii do reakcji. Günther Wächtershauser w 1988 roku zaproponował możliwe źródło energii jak i sposób przestrzennego uorganizowania procesów zanim możliwe było wyodrębnienie ich błoną lipidową (dopiero w świecie DNA, bo bez białek porowych w błonie nie jest przecież możliwe pobieranie substratów ani usuwanie produktów metabolizmu). Źródłem energii, jego zdaniem, mogłaby być synteza pirytu a procesy życiowe odbywałyby się na powierzchni kryształów.

Mechanizm ewolucji

Okolo roku 1900 eksplozywny rozwój genetyki nieomal dobił teorię Darwina, znajdującą się już od dawna na bocznym torze rozwoju nauki. Paradoxem jest, że wtedy właśnie usunięta została najpoważniejsza i fatalna (choć długo ignorowana) ułomność koncepcji Darwina, na którą zwrócił już uwagę w 1867 roku inżynier H.C. Fleeming Jenkin (1833-1885), mianowicie jej niezdolność do wskazania źródła dziedzicznej zmienności i mechanizmu jej przekazywania. Przeciwnikom Charlesa Darwina (i jemu samemu) zdawało się, że w wyniku procesów płciowych następuje zlewanie się właściwości rodzicielskich, eliminujące wszelkie nowe i korzystne odchylenia od normy. Tymczasem badanie pierwszych genetyków wskazały na to, że jednostki dziedziczenia są ziarniste (wtedy dopiero przypomniano klasyczne doświadczenia z krzyżowaniem groszku, które już w 1866 roku opublikował Gregor J. Mendel) a odmienność losowo pojawiających się cech (mutacji) bywa wystarczająca, by ich nosicieli uznać za należących do nowego gatunku. Przyłożyło się do tego mylne zrównanie przez Hugona M. de Vriesa (1848-1935) efektów ploidyzacji z mutacjami genowymi. Teoria Darwina, objaśniająca ewolucję jako kumulowanie się drobnych zmian drogą doboru wydała się więc zbyt zbyteczna. Co więcej, genetyka posługuje się metodami ilościowymi i ma pod tym względem wszelkie atrybuty nowoczesnej nauki, w przeciwieństwie do zwykle spekulatywnych i literackich z ducha rozważań o historii organizmów. Nic dziwnego, że genetyka mendlowska (czy raczej morganowska) przyciągnęła najtęższe umysły biologii.

Wśród nich Jana Czekanowskiego (1882-1965), wychowanka Uniwersytetu w Zürichu, poliglotę i polihistora. Jan Czekanowski od 1913 do 1945 tworzył we Lwowie własną szkołę antropologii. Rozpoczął od opublikowania w 1913 roku pierwszego polskiego podręcznika statystyki *Zarys metod statystycznych w zastosowaniu do antropologii*. Nadało to jego publikacjom atrybut wysoce wówczas cenionej ścisłości. Jedynym problemem pozostały fałszywe (jak dziś wiemy) wyjściowe założenia jego teorii. Czekanowski poszedł skrajnie daleko w adaptowaniu idei mendlizmu i stworzył pozornie klarowny system klasyfikacji

cech rasowych dziedziczonych jako bloki. Ich mieszanie miało dawać obserwowaną różnorodność typów antropologicznych, a składniki należało rozdzielić drogą statystycznej interpretacji danych biometrycznych. Jak zauważył w roku 1962 Tadeusz Bielicki (ur. 1932), tak ujęte typy rasowe można by uznać za zestawy pleiotropowo działających genów rekombinowane jako nierozłączne bloki. Nadałoby to koncepcji Czekanowskiego postać testowalnej hipotezy. Jednak porównanie jej postulatów z obserwacjami dotyczącymi rozkładu zmienności morfologicznej w populacjach ludzkich prowadzi nieuchronnie do jej falsyfikacji. Teoria ras Czekanowskiego okazała się więc ciekawym metodologicznie przykładem doprowadzenia do absurdu koncepcji ziarnistości jednostek genetycznych stosowanej przez wczesną genetykę morganowską.

Wbrew przekonaniu pionierów genetyki, ziarnistość jednostek dziedziczenia wcale jednak nie jest sprzeczna z gaussowskim rozkładem zmienności w populacjach organizmów, znanym od czasu przedstawienia go w 1835 roku przez L. Adolphe J. Quételeta (1796-1874).

Już w 1908 roku lekarz ze Stuttgartu Wilhelm Weinberg (1862-1937) wykazał, że frekwencje poszczególnych jednostek dziedziczenia (alleli) dają się wyliczyć z prostych równań. Odkrycie w 1911 roku przez Thomasa H. Morgana (1866-1945) zjawiska rekombinacji materiału genetycznego przed mejozą (*crossing over*) nadało fizyczny sens teoriom genetyki. Rozpoznawanie jednostek dziedziczenia i ich mapowanie na łańcuchu DNA (chromosomach) przez ponad pół wieku było możliwe wyłącznie dzięki rekombinacji podczas procesów płciowych. Do pełnego pogodzenia teorii Darwina z genetyką doprowadziły matematyczne modele genetyki populacji Anglików Ronalda A. Fishera (1890-1962) i Johna B.S. Haldane'a (1892-1964) oraz Amerykanina Sewall Wrighta (1889-1988), a ukoronowaniem tego etapu ewolucji biologii była stworzona przez genetyka Fiodora (Theodosiusa) Dobzhansky'ego (1900-1970) i zoologa Ernsta Mayra (1904-2004) koncepcja gatunku biologicznego jako obiektywnej jednostki grupującej populacje zdolne do wymiany informacji genetycznej drogą płciową. Przepelnieni euforią z powodu niewątpliwych osiągnięć, genetycy populacyjni założyli w 1947 roku czasopismo *Evolution*, redagowane przez Ernsta Mayra, które miało z teorii ewolucji uczynić naukę ilościową i predyktywną – zaprzeczenie

historyczystycznych spekulacji o przebiegu ewolucji. Pojęcie biologii ewolucyjnej stało się odtąd eufemistycznym określeniem genetyki populacyjnej (choć dziś mawia się, że nie ma innej biologii niż ewolucyjna).

Tak się zatem złożyło, że przełamanie pozornego konfliktu między genetyką a teorią Darwina dokonało się dzięki istnieniu płci. Ale przecież komórka jako elementarna jednostka biologiczna, wraz z niemal całym aparatem fizjologicznym umożliwiającym organizmom funkcjonowanie w środowisku, uformowała się długo przedtem zanim organizmy jednokomórkowe zyskały zdolność do uporządkowanej cyklicznej wymiany informacji genetycznej. Większość osiągnięć ewolucji świata żywego dokonała się bez udziału płci i bez związku z istnieniem gatunku biologicznego. Zjawiska płciowe nie są niezbędnym aspektem ewoluującego organizmu a gatunki są konsekwencją, nie zaś tworzywem ewolucji. Niemal obsesyjne skupienie badaczy mechanizmu ewolucji na różnych aspektach zjawiska płci i gatunku jest zaszłością historyczną w rozwoju nauki a nie niezbędnym atrybutem badań ewolucyjnych. Także fałszywe przekonanie o predyktywności badań ewolucyjnych jest trudne do przełamania, bo odpowiada stereotypowemu pojmowaniu naukowości. Ewolucja jest rzeczywiście fundamentalnym aspektem życia, ale jej badanie oznacza działanie w obrębie nauk historycznych. Kolejnym paradoksem jest więc to, że albo trzeba się pogodzić z nieprzewidywalnością ewolucji, by ją poznać, albo żyć złudzeniami, że dotrze się do jej natury klasycznymi metodami fizykochemii.

Zagadnieniem z dziedziny mechanizmów ewolucji, które w ostatnich dziesięcioleciach wzbudzało szczególne kontrowersje jest objaśnianie zachowań altruistycznych w kategoriach doboru krewniaczego. Oczywiście przyczyną sprzeciwu laików było rozciąganie tego objaśnienia na zachowania ludzkie, wątpliwości biologów wzbudzało natomiast zbyt literalne, by nie powiedzieć naiwne, traktowanie ziarnistości jednostek ewolucji (koncepcja „samolubnego genu”) i wykluczanie innych dróg selekcji takich zachowań, których podręcznikowym wariantem jest przecież także symbioza międzygatunkowa. Pożytecznym arbitrem stała się tu teoria gier, a w szczególności zaproponowana w 1973 roku koncepcja strategii ewolucyjnie stabilnej Johna Maynarda Smitha (1920-2004). Nie należy też zapominać, że wzbudzające tyle emocji stosunki

między spokrewnionymi genetycznie osobnikami „superorganizmu” są bliską analogią sytuacji w obrębie zespołu identycznych genetycznie komórek pojedynczego organizmu. Komórki naszych paznokci altruistycznie poświęcają się dla komórek szlaku płciowego spontanicznie obumierając po tym, jak uformuje się całkiem dla nich niefunkcjonalny keratynowy cytoszkielet. Czy to przejaw doboru krewniaczego, czy może raczej grupowego, skoro cały organizm jest obiektem selekcji?

W Polsce percepcja i rozwój wiedzy o mechanizmach ewolucji miał bardzo silne uwarunkowania ideologiczne. Przed wojną warunki polityczne zdecydowanie nie sprzyjały uprawianiu tego rodzaju wiedzy na uczelniach wyższych. Po wojnie wręcz przeciwnie, ale głównie jako narzędzie walki z ideologicznymi wpływami kościoła katolickiego, nie zaś jako prawdziwa nauka przyrodnicza, bo jej założenia i tezy były przecież sprzeczne również z urzędową ideologią. Końcowy efekt, choć niezamierzenie, okazał się korzystny dla idei Darwina. W 1951 roku ewolucjonizm został wprowadzony do programu studiów jako przedmiot obowiązkowy. Istniał też Ośrodek Dokumentacji Ewolucjonizmu (1955-1968), którego jednym z zadań było tłumaczenie tekstów źródłowych z języków obcych. W 1954 roku Andrzej Grębecki, Włodzimierz Kinastowski i Leszek Kuźnicki opublikowali skrypt, którego liczne modyfikowane wydania ukazywały się po rok 1962. Wykorzystując zebrane materiały i doświadczenia, ostatni z autorów skryptu wraz z paleontologiem Adamem Urbankiem napisali obszerny podręcznik *Zasady nauki o ewolucji* (pierwszy tom w 1967 a drugi w 1970 roku). Miał on ogromny wpływ na upowszechnienie nowoczesnej wiedzy o ewolucji wśród studentów i nauczycieli. W istocie stał się głównym i dotąd niedoścignionym wkładem środowiska warszawskiego w zagadnienia biologii i paleobiologii ewolucyjnej. Szczególnie jeśli idzie o przedstawienie wkładu paleontologii w poznawanie ewolucji, przez dziesięciolecia pozostawał niezastąpiony na polskim rynku. Wkrótce po podręczniku warszawskim, w 1972 r. Henryk Szarski z Krakowa opublikował *Mechanizmy ewolucji* wznawiane po 1986 rok. Jego kontynuacją jest wieloautorski *Zarys Mechanizmów Ewolucji* wydawany od 1995 roku.

Uprawiana w Polsce biologia ewolucyjna jest więc przynajmniej w pewnym sensie kontynuacją działań Henryka Szarskiego. Jej czołowym przedstawicielem

jest ekolog z Uniwersytetu Jagiellońskiego Adam Łomnicki (ur. 1935), który z punktu widzenia biologii ewolucyjnej modelował mechanizmy regulujące liczebność populacji w warunkach naturalnych i podejmował inne zagadnienia w kontekście ewolucyjnym. Szczególne zasługi ma jako twórca szkoły naukowej. Środkiem do werbowania najzdolniejszej młodzieży były organizowane przez niego Jesienne Szkoły Matematycznego Modelowania Procesów Ekologicznych i Ewolucyjnych (1974-83) i Warsztaty Biologii Ewolucyjnej (1996-2007; trwają do dziś wysiłkiem jego uczniów). Jednym z uczestników Szkół był mój przedwcześnie zmarły kolega z roku na Wydziale Geologii Uniwersytetu Warszawskiego Antoni Hoffman (1950-1992). Z przyczyn politycznych i rasistowskich sporo lat po doktoracie spędził za granicą. Stał się sławny jak nikt wcześniej spośród polskich paleontologów czy badaczy ewolucji. W szczycie sławy, powodowany poczuciem obowiązku, wrócił do Polski i dzięki odwadze cywilnej ówczesnej dyrektor Instytutu Paleobiologii PAN Halszki Osmólskiej został w nim zatrudniony w 1986 roku. Antoni Hoffman był znakomitym komentatorem spraw ewolucyjnych a jego najpoważniejszym osiągnięciem było wykazanie, że koncepcja „ewolucji biocenoz” nie ma uzasadnienia merytorycznego, bowiem stopień integracji wewnątrz zespołów organizmów jest zbyt mały, by uznać je za superorganizmy. Zakończyło to burzliwy rozwój tej dziedziny paleoekologii, ale i przysporzyło mu sporo niechęci amerykańskich kolegów.

Polska szkoła biologii ewolucyjnej ma dziś wielu prominentnych członków. W Krakowie Jacek Szymura zajmuje się przepływem informacji genetycznej między populacjami płazów; Jan Kozłowski jest autorem idei porządkujących wyobrażenia o przyczynach ewolucji cyklu życiowego; Jacek Radwan bada różne aspekty doboru płciowego; Paweł Koteja i Marek Konarzewski (w Białymstoku) prowadzą doświadczenia nad sztuczną selekcją. W Warszawie Maciej Z. Gliwicz stworzył na uniwersytecie zespół zajmujący się różnymi aspektami biologii planktonu jeziornego z punktu widzenia ewolucyjnego. Jego najbardziej znanym osiągnięciem jest wyjaśnienie ewolucyjnego sensu pionowych migracji planktonu. Twórczość tych badaczy łączy *explicite* zaznaczony sens darwinowski. Dziś przecież niczego w biologii nie da się już poważnie uprawiać bez odwołania do

ewolucji. Można więc działalność tej szkoły umieścić z powodzeniem w głównych nurtach ekologii czy fizjologii i zapewne opis jej dokonań znajdzie się też w odpowiednich artykułach z tego tomu.

Znaczna część aktywności badaczy podtrzymujących tradycję zapoczątkowaną przez Henryka Szarskiego zwrócona jest ku dziedzinie, którą nazywa się biologią teoretyczną. Polega, m.in., na wyszukiwaniu statystycznych prawidłowości w różnorodności świata żywego i przyczynowym ich objaśnianiu. W dawnej biologii prawidłowości takie bywały interpretowane jako przejaw boskiego planu stworzenia, w epoce ewolucjonizmu stały się uzasadnieniem dla rzekomych praw rozwoju historycznego. Dziś biologia teoretyczna dzięki darwinowskiemu fundamentowi pozwala na wyrwanie się z historycyzmu przez wskazanie biologicznego (mechanicystycznego) podłoża takich prawidłowości. Chwalebnym przykładem może być wyjaśnienie natury związku między wielkością genomu, aktywnością metaboliczną i rozmiarami ciała, czy uporządkowanie wiedzy o różnorodności cykli życiowych – powody międzynarodowej sławy prowadzących te badania współpracowników Jana Kozłowskiego.

Neokatastrofizm

George G. Simpson (1902-1984) był wpływowym paleontologiem amerykańskim, który wprowadził genetyczną koncepcję gatunku biologicznego do paleontologii. Dało to możliwość wydzielenia gatunków w poszczególnych horyzontach czasu geologicznego jako obiektywnie ziarnistych jednostek przy stosowanym również w zoologii i botanice założeniu, że zmienność morfologiczna odzwierciedla genetyczną. Gatunki nie mają jednak obiektywnych granic czasowych, bo nie ma powodów, by ewolucja przebiegała skokowo. To poważna dotkliwość dla wielu badaczy, bowiem umysł ludzki ma naturalną potrzebę wyodrębniania obiektów i ich klasyfikacji. Nawet Simpson, który wiedział, że czasowy wymiar gatunku (jak również wyższej rangi jednostek systematycznych) jest arbitralny, wykorzystywał informacje o czasie trwania jednostek systematycznych do szacowania tempa ewolucji morfologicznej. Miałoby to sens,

gdyby zapis kopalny był kompletny, albo przynajmniej wszyscy badacze stosowali te same kryteria do wydzielenia jednostek systematycznych (taksonów). Z zebranych dotąd danych wynika, szczególnie w odniesieniu do konodontów (dostarczających najpełniejszego i informatywnego zapisu ewolucji), że w ogromnej większości wypadków udokumentowana skamieniałościami jest jedynie maleńka część rzeczywistego zasięgu czasowego cech morfologicznych używanych do wydzielenia taksonów. W żadnym wypadku nie może to więc być podstawą do wiarygodnego szacowania tempa czy przebiegu ewolucji. Wbrew tym zastrzeżeniom, wnioskowanie o naturze ewolucji na podstawie zasięgów czasowych taksonów jest dziś standardem, szczególnie w paleontologii amerykańskiej.

By uzasadnić tak ryzykowne założenie, George G. Simpson wykorzystał modny wówczas żargon naukowy do wskazania rzekomego mechanizmu „ewolucji kwantowej”. Jeszcze dalej poszli w 1972 roku Stephen J. Gould (1941-2002) i Niels Eldredge postulując powszechną nieciągłość ewolucji jako rezultat okresowego naruszania stanu równowagi (*punctuated equilibrium*). Uzasadnieniem miało być zjawisko efektu założyciela, czyli przyśpieszenia tempa ewolucji w małych populacjach marginalnych (nieudokumentowane, a jedynie hipotetyzowane przez Ernsta Mayra) a w podtekście zgodność z dogmatem marksizmu, czyli z heglowską dialektyką. Dając teoretyczne uzasadnienie ziarnistości jednostek taksonomicznych również w ich wymiarze czasowym, koncepcja ta spotkała się z entuzjastycznym przyjęciem taksonomów. Trafiła do podręczników szkolnych, choć wiadomo, że jest fałszywa.

Pożywki do dalszego utrwalania koncepcji ziarnistości taksonów pośrednio dostarczył w 1978 roku J. John Sepkoski (1948-1999) z Chicago publikacją bazy danych zawierającej kompilację zasięgów czasowych rodzin i wyższej rangi taksonów kopalnych. Ich literalna interpretacja przywołała ideę licznych wielkich wymierań fauny i flory, przypadających na granice er i niektórych niższej rangi jednostek czasu geologicznego. Forum upowszechniania tych idei stał się założony przez Thomasa J.M. Schopfa (1939-1984) w 1974 roku amerykański kwartalnik *Paleobiology*, z programem paleobiologii ilościowej i predyktywnej („nomotetycznej”). Niemal wyłącznym źródłem danych ilościowych była liczba i

zasięgi taksonów. Thomas Schopf zdawał sobie sprawę z tego, że liczba gatunków zależy od powierzchni zajmowanej przez ekosystem (postulat dydaktycznie nośnego modelu biogeografii wysp) a zatem również od rozległości i objętości formacji skalnych badanych przez paleontologów. Świadomość tego, że literaturowe dane o różnorodności organizmów kopalnych są dogłębnie zdeformowane przez uwarunkowania geologiczne i socjologiczne jest jednak rzadka wśród teoretyków tak pojmowanej paleobiologii, z reguły nie mających doświadczenia z realnym materiałem kopalnym.

W opinii wielu badaczy okresowe naruszanie stanu równowagi miałyby być właściwością całej biosfery. Trudno o ideę łatwiejszą do upowszechnienia w epoce zimnej wojny od wyobrażenia katastrof kosmicznych, które co pewien miałyby eksterminować życie na Ziemi. W 1977 roku syn laureata nagrody Nobla w dziedzinie fizyki, geolog Walter Alvarez, dostarczył argumentów natury geochemicznej. Na granicy warstw kredowych i trzeciorzędowych w Gubbio we Włoszech znalazł warstewkę iłu o podwyższonej zawartości pozaziemskiego irydu. Uzyskał więc dowód na przyczynę wymarcia dinozaurów. Później po latach poszukiwań zidentyfikowano krater Chicxulub na Jukatanie, który miał być śladem po uderzeniu sprawcy katastrofy. Dopiero opublikowane w 2006 roku badania mikropaleontologiczne Gerty Keller wykazały, że meteoryt Chicxulub spadł paręset tysięcy lat przed granicą er nie naruszając ciągłości ówczesnego ekosystemu morskiego. Zmiana środowiskowa nie ma więc udokumentowanego związku z katastrofą kosmiczną. Konkluzja ta, jak i inne przykłady niezgodności faktów z teoriami katastrof o pozaziemskiej przyczynie, nie wpłynęła na liczebność i determinację ich zwolenników. Można śmiało przewidzieć, że długo jeszcze spory o to będą częścią „folkloru” paleontologicznego.

Sens filogenezy

Trudności teorii Darwina wynikające z początkowego niezrozumienia mechanizmu dziedziczenia zostały pokonane i dziś trudno znaleźć poważnego biologa, który wątpliwy w prawdziwość darwinowskiej interpretacji mechanizmu ewolucji. Nie oznacza to, że idea ewolucji biologicznej przestała być dotkliwą

niedogodnością dla licznych (także w środowisku biologów) zwolenników ideologii finalistycznych. Po lata osiemdziesiąte wieku XX trwała wciąż era ewolucjonizmu, czyli mniej lub bardziej zawołowanego marksistowskiego pojmowania ewolucji jako procesu kierunkowego regulowanego prawami rozwoju historycznego. Najskuteczniejsi w upowszechnianiu tej koncepcji uniwersyteccy profesorowi byli wówczas w większości marksistami. Marksistami byli również czołowi anglosascy ewolucjoniści Stephen J. Gould (1941-2002), John Maynard-Smith (1920-2004) czy Richard Lewontin (ur. 1929) wraz ze współpracownikami i naśladowcami, dla których nierzadko nie było granicy między nauką a polityką. Koncepcje dotyczące ewolucji motywowane bywały niekiedy bez osłonek heglowskim ujęciem dziejów. Do podręczników szkolnych wkraczała już koncepcja *punctuated equilibrium*, która w krystalicznie spójny sposób przedstawia ewolucję przyrody ożywionej jako analogię marksistowskiego ujęcia dziejów społecznych. Z odpowiednio krytycznym podejściem do faktografii paleontologicznej.

Jak na ironię, równocześnie z osłabianiem wpływów marksizmu na arenę dziejów nauki wypłynęła ideologia kladystyki. W przeciwieństwie do analogicznej techniki analizy zgodności cech, fenetyki, która była ukorzeniona w dwudziestowiecznym pozytywizmie metodologicznym, kladystyka nie jest koncepcją neutralną ideologicznie. Jest koncepcją holistyczną (by nie powiedzieć totalną), starającą się objąć zasięgiem całość wiedzy o przyrodzie żywej, wraz z implikacjami filozoficznymi. Dla niektórych jej entuzjastów metoda kladystyki ma wyzwolić biologię od zbytecznej hipotezy ewolucji, skądinąd wbrew intencjom twórcy jej założeń, entomologa Williogo Henniga (1913-1976). Zadaniem taksonomii kladystycznej jest bowiem doszukanie się naturalnego porządku w przyrodzie, czyli powrót do idei „systemu naturalnego”. Systemu pozbawionego wymiaru czasowego.

Czas geologiczny jest dla kladystów nienaukowym aspektem rozważań taksonomicznych, jak to otwarcie wyłożył w 1980 roku Colin Patterson (1933-1998) z National Museum of Natural History w Londynie. Jego i innych kladystów zdaniem dane paleobiologiczne mają znikomą wartość heurystyczną, są raczej zbytecznym balastem, niepotrzebnie komplikującym jedynie ścisły system

klasyfikacji organizmów. Konsekwencją upowszechnienia tego sposobu myślenia jest niemal zupełny uwiąd paleontologicznych badań przebiegu ewolucji w ostatnich dziesięcioleciach. Większość czasopism zoologii systematycznej i paleontologii (a właściwie ich recenzenci) nie przyjmuje artykułów niekladystycznych. Nie ma więc nawet forum dla przedkładania empirycznych danych, które nieodmiennie wykazują, że założenia kladystyki, jeśli rozumieć ją jako metodę opisu ewolucji, są fałszywe: ewolucja nie jest skoncentrowana w momencie specjacji, nie jest dywergentna a rzekome grupy siostrzane nie istnieją w przyrodzie.

Sytuację zmieniły nieco postępy filogenetyki molekularnej, dostarczając nowego (i niezależnego od morfologii czy stratygrafii) źródła wiedzy dającej się wykorzystać w rozważaniach ewolucyjnych. Przywróciło to pierwotną rolę fenetyki i kladystyki jako użytecznych technik analizy danych a nie filozoficznych wizji przyrody. Komputerowa analiza kladystyczna (*parsimony analysis*) polegająca na konstruowaniu dendrogramów pokrewieństw z możliwie oszczędnym zagnieżdżeniem rozprzestrzenienia poszczególnych cech okazała się bowiem bardzo użytecznym narzędziem filogenetycznej interpretacji sekwencji molekularnych. Uzupełniła technikę fenetyki (*neighbour joining analysis*) układającą taksony w drzewa pokrewieństw na podstawie liczby zgodnych cech. Obie mają korzenie w technikach analizy danych morfologicznych. Dla filogenetyki molekularnej kluczowa jest jednak rola datowania zdarzeń ewolucyjnych w czasie geologicznym, umożliwia bowiem kalibrowanie zegara molekularnego. Informacje o zapisie kopalnym ewolucji, które są empiryczną przeciw wagą filozofowania o ewolucji, nabrały odtąd dodatkowego znaczenia. Można więc mieć umiarkowaną nadzieję, że biologia nie zostanie odcięta od źródła danych, które tradycyjnie i słusznie nazywa się „bezpośrednimi dowodami ewolucji”.

Wierzę więc, że warto podtrzymać tradycję badań ewolucyjnych na pograniczu geologii z biologią. Badań uwzględniających następstwo czasu geologicznego i próbujących zidentyfikować środowiskowe uwarunkowania przemian na poziomie populacyjnym. Jeśli obumrą, nie da się już zapewne odtworzyć wątlej lokalnej tradycji. Historia polskiej biologii ewolucyjnej i

paleobiologii jaskrawo uwidacznia znaczenie szkół naukowych dla rozwoju nauki. Ośrodek warszawski i krakowski przez stulecia zachowują i kumulują żmudnie rozwijany dorobek. Ich udział w światowym rozwoju wiedzy jest ograniczony, ale trzeba pamiętać, że mimo to są to jedne z nielicznych dziedzin polskiej nauki, które w ogóle taki wpływ na bieg dziejów miały. Istotnym tego czynnikiem w odniesieniu do paleobiologii są czasopisma naukowe, które utrzymują status międzynarodowy, jako nieliczne z polskich. Są one z zewnątrz widziane jako witryna naszego dorobku intelektualnego i pozostają najlepszą drogą do zyskania dlań respektu w świecie, który bynajmniej nie zrezygnował z nacjonalizmu w polityce naukowej.

Lektura uzupełniająca

- Bielicki T. (1962): Some possibilities for estimating interpopulation relationship on the basis of continuous traits. *Current Anthropology* 3: 3-8.
- Dzik J. (2003): *Dzieje życia na Ziemi. Wprowadzenie do paleobiologii*. Wydanie III unowocześnione. 523 str. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Gliwicz M.Z. (1986): Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320: 746-748.
- Kozłowski J., Radwan J. (red) (2009): 150 lat darwinowskiej teorii ewolucji, *Kosmos* 58: 251-602.
- Kozłowski R. (1930): *Historja zwierząt. Wielka przyroda ilustrowana* 1:161-240. Wydawnictwo „Biblioteka Dzieł Naukowych”, Warszawa.
- Krzanowska H., Łomnicki A., Rafiński J., Szarski H., Szymura J.M. (1997): *Zarys mechanizmów ewolucji*. 402 str. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Kunicki-Goldfinger W. (1974): *Dziedzictwo i przyszłość. Rozważania nad biologią molekularną, ewolucją i człowiekiem*. 473 str. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Kuźnicki L., Urbanek A. (1967): *Zasady nauki o ewolucji. Tom I. Podręcznik do szkół wyższych*. 617 str. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

- Kuźnicki L., Urbanek A. (1970): *Zasady nauki o ewolucji. Tom II. Podręcznik do szkół wyższych.* 737 str. Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa.
- Łomnicki A. (2000): *Biologia ewolucyjna i jej relacje z ekologią i etologią w wieku XX.* Kosmos 49: 343-350.
- Pożaryska K., Urbanek A. (1956): *Evoljutsia Lagena sulcatiformis n. sp. iz verkhnego mela Polshi.* Acta Palaeontologica Polonica 1: 113-134.
- Siemiradzki J. (1925): *Uwagi o pochodzeniu i ewolucji kręgowców.* Kosmos 50: 95-113.
- Szarski H. (1970) *Changes in the amount of DNA in cell nuclei during vertebrate evolution.* Nature 226: 651-652.
- Szarski H. (1962): *The origin of the Amphibia.* Quarterly Review of Biology 37: 189-241.
- Urbanek, A. (1971): *Rozwój teorii ewolucyjnych. 9-57. Rozwój paleozoologii w bieżącym stuleciu.* 109-136, w: *Biologia XX wieku.* (red. S. Skowron, W. Ostrowski, A. Tejchma) 604 str. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- Urbanek A. (1973): *Rewolucja naukowa w biologii.* 238 str. Biblioteka Wiedzy Współczesnej. Omega 247. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- Urbanek A. (2007): *Jedno istnieje tylko zwierzę... Myśli przewodnie biologii porównawczej.* 260 str. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Weiner J. (1999): *Życie i ewolucja biosfery.* 591 str. Wydawnictwo Naukowe PWN. Warszawa.