



JERZY DZIK
*Instytut Paleobiologii PAN
Warszawa
Instytut Zoologii
Uniwersytet Warszawski*

SPOSOBY ODCZYTYWANIA KOPALNEGO ZAPISU EWOLUCJI

1. WSTĘP

Nie do przewidzenia jest przyszły bieg ewolucji ani historia ludzkości. A przecież prawdziwość teorii naukowych rozpoznaje się porównując ich przewidywania z rzeczywistymi skutkami zjawisk. Teorie naukowe muszą być testowalne. Czego się nie da porównać z faktami, jest poza nauką, czyli należy do metafizyki¹. Sprzeczność ta jest więc nierzadko powodem twierdzenia, że „teoria Darwina nie jest naukowa”.

Zarzut ten w rzeczywistości nie dotyczy stworzonej przez Karola Darwina teorii ewolucji drogą doboru naturalnego, która wszak opisuje nie przebieg zdarzeń ewolucyjnych, lecz jedynie ich mechanizm. Niezdolność przewidzenia przyszłości jest problemem dla całkiem innej klasy teorii odnoszących się do ewolucji – hipotez o jej przebiegu, czyli o filogenezie. Odtwarzając przebieg ewolucji paleontolog nie może więc uniknąć fundamentalnego pytania: czy jest to działanie zgodne z metodą naukową? Spróbuję na nie odpowiedzieć zaczynając od próby wyjaśnienia, dlaczego to biegu ewolucji nie można przewidzieć. Kiedy to fundamentalne zagadnienie stanie się choć nieco mniej mgliste, spróbuję przedstawić sposób postępowania z kopalnymi szczątkami niegdyś żyjących organizmów umożliwiającą odtwarzanie przebiegu ich ewolucji w zgodzie z zasadami metodologii nauk przyrodniczych.

2. TEORIE EWOLUCJI

W rzeczywistości jest nie jedna, lecz wiele osobnych teorii opisujących zjawisko ewolucji biologicznej, odmiennych również z punktu widzenia zasad, jakimi posługują się uczeni w swoich badaniach. Teorią w sensie ściśle takim, jaki

¹ Warto zauważyć, że istnieją takie propozycje uprawiania metafizyki, które przekraczając sugerowaną tu opozycję „nauka” – „metafizyka” zaliczają tę dyscyplinę do nauk w szerszym rozumieniu. Metafizyka jest wówczas traktowana jako dział filozofii ujętej jako racjonalne poznanie świata. W takim ujęciu, tezy metafizyki można „porównywać z faktami”, choć porównywanie to nie jest, rzecz jasna, tożsame z weryfikacją czy falsyfikacją w takim rozumieniu wspomnianych procedur, jakie jest odnoszone do nauk przyrodniczych (przyj. red.).

nadają koncepcjom naukowym chemicy i fizycy, jest teoria ewolucji Karola Darwina, która wyjaśnia przyczynę i mechanizm procesu przekształceń organizmów w skali czasu obejmującej wiele pokoleń. Jej idea, przedstawiona w 1858 roku przez Karola Darwina i Alfreda Wallace'a, dziś przybrała postać twierdzenia, że *jeśli dobór działa na populację samopowielających się osobników o cechach ściśle dziedzicznych, ale losowo się zmieniających, to w kolejnych pokoleniach rozkład zmienności tych cech w populacji przekształca się w kierunku odpowiednim do działania doboru*. Jeśli czynniki doboru wynikają z natury środowiska przyrodniczego, nazywamy go doborem naturalnym. Teoria ta objaśnia więc ewolucję jako skutek selekcji osobników populacji przez środowisko na podstawie ich zdolności do przekazania swoich cech następnemu pokoleniu. Łatwo byłoby ją obalić (gdyby była nieprawdziwa), na takiej samej zasadzie, jak inne teorie nauk doświadczalnych. Wystarczy sprawdzić, jakie są rzeczywiste skutki zastosowania doboru w stosunku do zmiennych cech organizmów. Czynią to od stuleci hodowcy, a od niedawna także badacze przemian genetycznego składu populacji w warunkach naturalnych. Teoria ewolucji Darwina poddaje się więc doświadczalnemu testowaniu i jest teorią naukową nie różniącą się metodologicznie od typowych teorii fizyki czy chemii.

Karol Darwin nie znał fizycznej natury dziedziczenia, ani zmienności. Dopiero identyfikacja chromosomów jako nośników dziedziczności przez Augusta Weismanna w 1892 roku i wprowadzenie w roku 1919 koncepcji mutującego genu przez Thomasa H. Morgana, a wreszcie w 1953 roku objaśnienie przez Jamesa Watsona i Francis Cricka chemicznego mechanizmu dziedziczenia i mutowania nadało teorii ewolucji przez selekcję jej dzisiejszą klarowną postać. Sama teoria ewolucji drogą selekcji nie wystarcza do pełnego zrozumienia procesów ewolucyjnych, którym podlegają wyższe organizmy. Konieczna do tego jest *teoria płci*, której Karol Darwin nie mógł jeszcze znać. Jej zaczątki łączą się z doświadczeniami Grzegorza Mendla opublikowanymi w 1866 roku, niezauważonymi i niezależnie ponowionymi po dziesięciokrotności lat, oraz z odkryciem rekombinacji genów. Dojrzała jej postać stała się podstawą *teorii gatunku biologicznego* przedstawionej z punktu widzenia genetyki przez Fiodora (Theodosiusa) Dobzhansky'ego w jego książce z 1937 roku i rozwiniętej od strony ekologii przez Ernsta Mayra w książce z 1942 roku. W żadnym zaś wypadku teoria Darwina nie wystarcza do pełnej interpretacji przebiegu procesu ewolucji, czyli *filogenezy*. Jest to zagadnienie z zupełnie odmiennej dziedziny przyrodznawstwa i wymaga szczególnych metod badawczych właściwych naukom historycznym.

Klasycznym sposobem przedstawiania filogenezy jest drzewo rodowe spopularyzowane przez autora terminu, zoologa Ernsta Haeckla w dziele *Generelle Morphologie* z 1866 roku, choć pierwsze użycie tej formy diagramu do przedstawienia pokrewieństw organizmów przez Petera S. Pallas, niemieckiego przyrodnika w służbie rosyjskiej, datuje się na 1776 rok. Drzewa takie ukazują w isto-

cie nie realny proces ewolucji, lecz raczej szacunki stopnia pokrewieństwa pomiędzy organizmami współwystępującymi czasowo. Z niespójności logicznych wyzwolić się mogą jedynie na gruncie paleontologii. Jeszcze przed Haecklem, w 1861 roku, paleontolog Heinrich Bronn użył konwencji drzewa rodowego do skamieniałości. Zapis kopalny w przejrzysty sposób ukazuje odmiennosć dwu podstawowych aspektów filogenezy, tzn. rozgałęziania się drzewa rodowego (*kladogeneza*) i ewolucyjnych przekształceń wzdłuż poszczególnych linii rozwojowych (ewolucja filetyczna – *anageneza*). Badacze organizmów dzisiejszych konstruują drzewa rodowe w formie diagramów rozkładu podobieństwa („bliskości krwi” czyli pokrewieństwa w dosłownym znaczeniu). Zakłada się wówczas, że stopień odmiennosć pomiędzy każdym z dwu analizowanych organizmów jest proporcjonalny do czasu, który upłynął od momentu rozdzielenia się ich dróg ewolucji. Metodologia wnioskowania przebiegu ewolucji z rozkładu zmienności wśród współwystępujących organizmów jest złożona i pełna kontrowersji [Wägele 1994; O’Keefe, Sander 1999]. Jej głównym narzędziem jest zasada oszczędności metodologicznej (parsymonii czyli brzytwy Ochama). Wraz z testowalnością, parsymonia pozostaje fundamentem nauki, nie jest jednak w żadnym wypadku kryterium prawdziwości sądu naukowego [Panchen 1982]. Jest jedynie sposobem uniknięcia chaosu w rozumowaniach i nieekonomicznego wnikania w zagadnienia nieistotne.

W paleontologii bezpośredniemu badaniu poddaje się pokrewieństwo (stosunek) przodek – potomek, podczas gdy odtwarzanie kladogenezy ma bardziej hipotetyczny charakter. Dlatego w tym artykule ograniczę się do rozważenia metod odtwarzania ewolucji filetycznej. To ona odpowiada bowiem popularnemu pojęciu „bezpośrednich dowodów ewolucji”.

Teoria ewolucji Darwina ma zastosowanie we wszystkich działach biologii. Bez niej nie da się zrozumieć istoty jakiegokolwiek zjawiska biologicznego. Jest najbardziej ogólną teorią biologii, o właściwościach takich, jak inne teorie nauk przyrodniczych. *Teoria filogenezy* pozwala na powiązanie w spójną konstrukcję logiczną ogromu wiedzy o organizmach, zgromadzonej przez stulecia badań. Ma również rozległy zakres co teoria ewolucji, ale właściwości takie, jak teorie nauk historycznych. Odtwarzając przebieg ewolucji badacze muszą się z konieczności odwoływać do wiedzy o współczesnych im organizmach. Bez wiedzy o ich anatomii, fizjologii i sposobach życia nie udałoby się zinterpretować znalezisk kopalnych. Wymusza to skierowanie wnioskowania od teraźniejszości w przeszłość. Jest do takiego postępowania i mniej praktyczny, ale bardziej zasadniczy powód.

3. MIARA PORZĄDKU W PRZYRODZIE OŻYWIONEJ

Ewolucja i filogeneza są historycznymi aspektami biologii. Świadomość tego, że na gruncie nauki niemożliwe jest tworzenie praw rozwoju historycznego za-

wdzięczamy Karlowi R. Popperowi. Pośrednio wskazał powód nieprzewidywalności ewolucji ważniejszy od oczywistej złożoności układu organizm – środowisko, nie dającej skądinąd szans przewidzenia przyszłego kierunku selekcji. Choć jest on intuicyjnie oczywisty, ścisłe uzasadnienie nie jest łatwo przedstawić, mimo prób czynionych przez badaczy różnych dziedzin przyrodoznawstwa.

Przynajmniej pozornie z nieco większą precyzją zarysował tę ideę fizyk Erwin Schrödinger w książce *What is Life?* z 1945 roku. Stwierdził, że *ewolucja biologiczna jest negatywną entropią* – negentropią. Ewolucja organizmów generalnie prowadzi bowiem (wbrew nakazom termodynamiki) do wzrostu uporządkowania podlegających jej obiektów. Jej kierunek jest przeciwny ogólnej tendencji, jaka cechuje termodynamiczną ewolucję świata. „Żywić” się wzrostem entropii w sąsiedztwie, układy żywe obniżają własny poziom entropii.

Jest to zgodne z obrazem przebiegu ewolucji od niewydajnych najpierwotniejszych molekularnych układów żywych do dzisiejszej złożoności świata żywego i jego skuteczności w wykorzystaniu materii i energii środowiska. Wiedza ta nie daje się jednak łatwo przełożyć na język termodynamiki.

Odpowiednikiem *negentropii* jest informacja. Podejmowane były liczne nieudane próby wykorzystania powstałej w 1948 roku teorii informacji Claude E. Shannona do wyliczania złożoności układów żywych [Gatlin 1972; Atlan 1974; Brooks i in. 1984; Kampis, Csányi 1987; Kampis 1996]. Narzuca się wprost możliwość wykorzystania wzoru Shannona do określenia zawartości informacji w doborze i rozmieszczeniu poszczególnych składników komórki. Tak więc uporządkowanie atomów tworzących przeciętną komórkę, przy specyfikacji struktury i położenia atomu wymagałoby około 10^{12} bitów informacji. Bywa to powodem niemądrego twierdzenia, że niemożliwe było spontaniczne powstanie życia. W istocie wyliczenie to pozbawione jest fizycznego sensu. Choćby dlatego, że pomija aspekt samoorganizacji układów chemicznych (atomy samorzutnie tworzą przecież cząsteczki, a te spontanicznie przybierają złożone układy). Wiemy też przecież, że prawie cała informacja o budowie komórki zawarta jest w DNA (kwasie dezoksyrybonukleinowym), którego udział w liczbie cząsteczek formujących organizm jest znikomy.

Obliczenie zawartości informacji w takim nośniku dziedziczności pojedynczej bakterii (10^7 par nukleotydów; dwa bity na nukleotyd, bo są tylko cztery ich rodzaje) daje zupełnie odmienny rezultat – tylko 2×10^7 bitów. To również nie jest jednak właściwy sposób na zrozumienie złożoności i natury życia. Znaczna część tej informacji genetycznej (około 60 %) jest przecież powtórzona (zduplikowana) i zawarta w odcinkach нефunkcjonalnych. Są to przejawy redundancji, czyli rozwlekłości zapisu. W istocie, do przekazania znaczącej informacji biologicznej wystarczy niewielka część DNA występującego w komórce. Choćby z tego powodu, że w genomie człowieka jest przecież ledwie około 35 tysięcy funkcjonalnych genów.

Są jednak pewne korzyści z zastosowania teorii informacji, która pozwala na precyzyjniejsze, niż innymi drogami, ujęcie podstawowych pojęć biologii ewolucyjnej. Takich choćby, jak uporządkowanie i złożoność. Te jej walory zostały wykorzystane przez Andrieja N. Kołmogorowa w 1965 roku i udoskonalone później przez innych badaczy. Uporządkowanie układu oznacza w ich rozumieniu długość najprostszego opisu (algorytmu), przy którego pomocy można by odtworzyć (wygenerować) system, jeśliby istniało urządzenie mogące to uczynić (hipotetyczna maszyna Turinga). Układ uporządkowany jawi się jako układ dający się opisać w sposób prostszy, niż jego struktura. Oznacza to, że istnieją proste i powtarzalne cechy poszczególnych elementów układu pozwalające na uproszczenie opisu, np. zamiast 1111111111 można napisać 10(1). Prawie wszystkie realnie istniejące układy są w jakimś stopniu uporządkowane. Wysoce uporządkowane są np. kryształy, bo są w nich powielone stosunkowo proste układy atomów. Znając cechy tych elementarnych jednostek i ich liczbę łatwo opisać cały kryształ. Ideę tę da się również zastosować do oczyszczenia zapisu informacji z uporządkowania, które nie ma znaczenia dla istotności przekazu. Seria wyborów, której długość jest miarą *ilości* informacji też przecież może być przekształcona w prostszy algorytm, który określa *wartość* informacji. Niestety, wciąż tylko nieznacznie, o ile w ogóle, przybliżyła to nas do poznania treści zapisu biologicznego.

Paradoksalnie, przedstawione wyżej uściślenie pojęcia uporządkowania przekonuje, że nie ma w nim nic specyficznego dla obiektów żywych. Nie inaczej jest z pojęciem *złożoności* układu. Można doń dojść wychodząc z oceny uporządkowania układów jednostek od siebie odmiennych. Niekiedy ich odmiennosc daje się opisać jako prosta seria przekształceń. Tak konstruuje się pozornie złożone fraktale, których klasyczną formą są korony drzew czy liście paproci. Nie sama długość algorytmu ma wówczas znaczenie, ale wkład pracy rachunkowej, np. wyliczenie 0,142857142... z 1:7. To jest fizyczna miara *złożoności* układu [Bennett 1990]. Jaki nadać jej sens biologiczny, to już zupełnie inna sprawa.

4. POSTĘP W EWOLUCJI

Uściślenie tych podstawowych pojęć prowadzi do zaskakującej konstatacji. Oto ewolucja nie prowadzi bynajmniej sama z siebie ani do wzrostu złożoności, ani do wzrostu uporządkowania. Nie na tym polega jej *postęp*. To prawda, że długie geologicznie okresy stabilnej ewolucji prowadziły do uformowania organizmów o dużej złożoności i rozmiarach (np. dinozaurów). Równie częste były jednak przeciwstawne skłonności do zmniejszania rozmiarów i upraszczania anatomii. Skutkiem tego jest ogromna różnorodność organizmów glebowych i zamieszkujących przestrzenie między ziarnami morskiego piasku (psammon). Mikroskopijny nicien glebowy *Coenorhabditis elegans*, który jest popularnym obiektem badań biologicznych, ma jedynie 959 (lub 1031, zależnie od płci) komórek

nie-płciowych (somatycznych), ale los każdej z nich jest od początku precyzyjnie określony. Skuteczność zależy więc raczej od natury czynników integrujących ze sobą poszczególne części organizmu niż od ich liczby. Skoro zarówno sawannowe słonie jak i glebowe nicienie, pierwotniaki i bakterie przetrwały do naszych czasów, to najwidoczniej ich zdolności do wykorzystywania zasobów otaczającego je środowiska są równie duże. Musiały wzrastać w trakcie miliardów lat ewolucji, by sprostać konkurencji.

Wniosek z tych rozważań jest taki, że informacja zawarta w uporządkowaniu składowych części obiektów żywych (*informacja strukturalna* [Ryan 1972; 1980]) ma odległy i zawiły związek z prawdziwie istotną informacją o ich funkcjach w kontakcie z otoczeniem (*informacją funkcjonalną* czyli celową [Johnson 1980]). By do zrozumienia natury życia się przybliżyć, należy więc porzucić pojmowanie obiektów żywych jako układów zamkniętych, nie powiązanych z otoczeniem. Wszelkie układy żywe są bowiem układami otwartymi, przez które stale przepływa materia i energia z (i do) otoczenia. Koncepcja systemów otwartych, wprowadzona w 1933 roku przez Ludwiga von Bertalanfy'ego, sama przez się nie wystarcza jednak do zdefiniowania życia. Układów otwartych lokalnie opierających się wzrostowi nie-uporządkowania, jest bowiem bez liku w świecie nieożywionym. Układ żywy ma tę szczególną właściwość, że wyposażony jest w informację funkcjonalną o tym, jak wykorzystać zasoby środowiska do wzrostu i samopowielania (rozmnażania). Ta część sieci powiązań między jego częściami, która ma sens funkcjonalny może być określona jako *organizacja*.

Pomiędzy informacją o funkcji organizmu a rozmieszczeniem nukleotydów w jego genach jest taki mniej więcej stosunek, jak między rozmieszczeniem liter w tym tekście, a jego treścią. Zawartość informacji koniecznej do napisania książki można wyliczyć posługując się wzorem Shannona całkiem abstrahując od jej sensu. Wystarczy wówczas ocenić, ile informacji potrzeba do wyboru każdego z zawartych w niej znaków drukarskich i zsumować ją stosownie do liczby liter i spacji. Kłopot w tym, że opis taki nie ma żadnej wartości. Nikt przecież nie dokonywał wyboru znaków w ten sposób. Artykuł napisałem, by przedstawić w nim opis rzeczywistości przyrodniczej, zewnętrznej w stosunku do składających się na nią znaków i użytego papieru. Ten sam przekaz można przedstawić w różnych językach, przy całkiem odmiennym układzie liter, w sposób mniej lub bardziej rozwlekły, posługując się metaforą, bądź ścisłym formułami matematycznymi. Nie dość, że zupełnie różne zapisy, czyli odmienna informacja strukturalna, mogą zawierać identyczną sensowną informację (funkcjonalną, nazywaną też niekiedy semantyczną), ale niemal identyczne zapisy mogą przedstawiać treść skrajnie odmienną (wystarczy wtrącenie krótkiego słowa „nie”).

Organizm działa dzięki wykorzystaniu praw fizyki i chemii i znaczna część jego struktur jest wyrazem podporządkowania się ich prostym uwarunkowaniom. Z tego wynika powtarzanie się w anatomii stale tych samych rozwiązań. Trudno

oczekiwać od ewolucji, by zaprzeczyła zasadom działania dźwigni czy przepływu ładunków elektrycznych. By dotrzeć do sensu organizacji biologicznej trzeba więc przede wszystkim odsiać od osiągnięć ewolucji proste uwarunkowania inżynierskie (*fabricational constraints* czy *fabricational noise*). Dopiero pod nimi ujawniają się aspekty ograniczające Naturę w jej inżynierskich możliwościach [Seilacher 1974]. Każda nowa ewolucyjna idea rodzi się przecież na podłożu stanu wcześniej przez ewolucję osiągniętego. Nie ma tu pełnej swobody tak, jak i nie ma pełnej swobody przy modyfikowaniu konstrukcji jakiegokolwiek urządzenia technicznego. To historyczny aspekt organizacji (*historical constraint*), którego wyłuskanie z masy informacji anatomicznej nie jest łatwe. Skoro zaś tak trudno o ścisły słowny opis treści tego pojęcia, cóż dopiero mówić o jego ilościowym przedstawieniu.

Ograniczenia historyczne nie uniemożliwiają doborowi naturalnemu wprowadzania do nich wciąż nowej informacji funkcjonalnej. Powstałe tą drogą innowacje ewolucyjne wpływają na dzieje przyrody tak, jak odkrycia i wynalazki na historię człowieka. „Wynalazki” ewolucyjne w istotny i nieprzewidywalny sposób zmieniają właściwości systemu, uniemożliwiając wnioskowanie o naturze ich kolejnych stanów (*predykcję*). Badacze ewolucji znajdują się w równie beznadziejnym położeniu, co pisarze *science fiction* niezdolni niegdyś do wyobrażenia sobie skutków wynalezienia silnika spalinowego czy komputera osobistego. Nie ma szans na to, by przewidywania dotyczące przyszłego przebiegu ewolucji (oczywiście w odniesieniu do zdarzeń, które się już dokonały w przeszłości geologicznej) można było porównać z zaobserwowanymi przemianami. Filogenetyka pozostaje nauką historyczną – jedyną wśród przyrodniczych.

5. MIEJSCE FILOGENETYKI WŚRÓD NAUK PRZYRODNICZYCH

Paradoksalnie, w ścisłym sensie nie są naukami historycznymi (zagrożonymi historycyzmem) geologia historyczna czy kosmologia, gdzie w zasadzie możliwe jest wnioskowanie zarówno w odległą geologicznie przeszłość, jak i w przyszłość. Na tej samej zasadzie i równie wiarygodnie, co prognozowanie pogody. Można co najwyżej wątpić w praktyczną użyteczność tego rodzaju predykcji, dotyczących np. położenia kontynentów za sto milionów lat.

Konstatacje te w szczególnym świetle ukazują odmienności między różnymi działami nauki z punktu widzenia jej metodologii. Różne obszary rzeczywistości opisywane przez teorie naukowe różnią się bowiem przede wszystkim naturą przemian zawartości informacji czyli złożoności lub organizacji. W procesach *typu fizykochemicznego* aspekty złożoności w czasie i przestrzeni (konfiguracyjne) mają drugorzędne znaczenie. Do klasy tej należą też zjawiska biochemiczne i fizjologiczne wewnątrz organizmu, a także procesy populacyjne. Teorie opisujące tego

rodzaju zjawiska są uniwersalne i odnoszą się do praktycznie nieskończonej liczby obiektów.

Przestrzenna złożoność (aspekt konfiguracyjny) nabiera znaczenia wraz ze wzrastającą skalą procesów. W szczególności odnosi się to do zagadnień kosmologii i geologii. Choć ma w przyrodzie miejsce generalny wzrost nieporządku, lokalnie mogą losowo formować się obszary jego zmniejszania. Nierzadkie są układy otwarte, przez które materia i energia intensywnie przepływają, ale generalny poziom ich uporządkowania zmniejsza się lub nie zmienia istotnie. Teorie odnoszące się do tego rodzaju przemian przyrody można określić jako należące do *typu geologicznego*.

Idąc dalej tą drogą rozumowania napotkamy jednak układy żywe, które od obiektów geologicznych różnią się zdecydowanie. Przemiany ich struktury wewnętrznej są wyrazem realizacji zapisu informacji, w którą są od początku wyposażone. Organizmy są w pewnym sensie 'preformowane'. Teorie opisujące fizjologię i anatomię organizmów to teorie *typu biologicznego*. Zapewne można by tu włączyć i analogiczne aspekty socjologii opisujące, jak społeczeństwa wykorzystują zasoby wiedzy. Jeśli pominąć zagadnienie, skąd wziął się sens informacji w zjawiskach tych wykorzystywanej, nie ma tu konfliktu z fizykochemią.

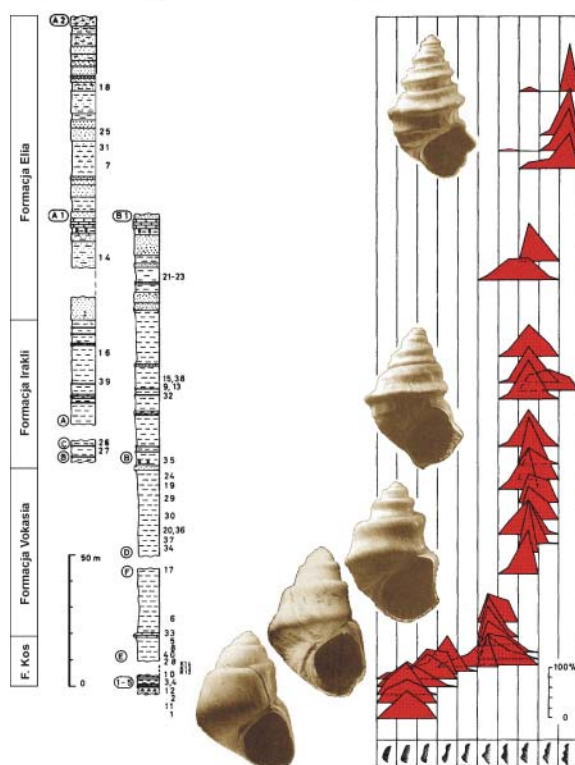
Fundamentalna odmienność metodologiczna cechuje natomiast teorie *typu historycznego*. Opisują one wzrost organizacji, czyli procesy kumulowania informacji o sposobie funkcjonowania obiektów w otaczającym środowisku [Trincher 1965]. Należy tu filogenetyka i historia ludzkiej kultury (a może i funkcjonowanie mózgu). Teoria filogenezy jest bliska humanistyce nie tylko przez podobieństwo metodologiczne do nauk historycznych. Ma z humanistyką również wspólny obiekt badań – fizyczną naturę człowieka. Nietrudno więc odgadnąć, dlaczego ewolucyjnej biologii przypisuje się nierzadko naturę ideologiczną i traktuje jako jednorodną całość. Całość ta opatrywana jest nazwą ewolucjonizmu, neodarwinizmu, czy syntetycznej teorii ewolucji. Na szczęście niesłusznie.

6. PROCES EWOLUCJI W POPULACJI KOPALNEJ

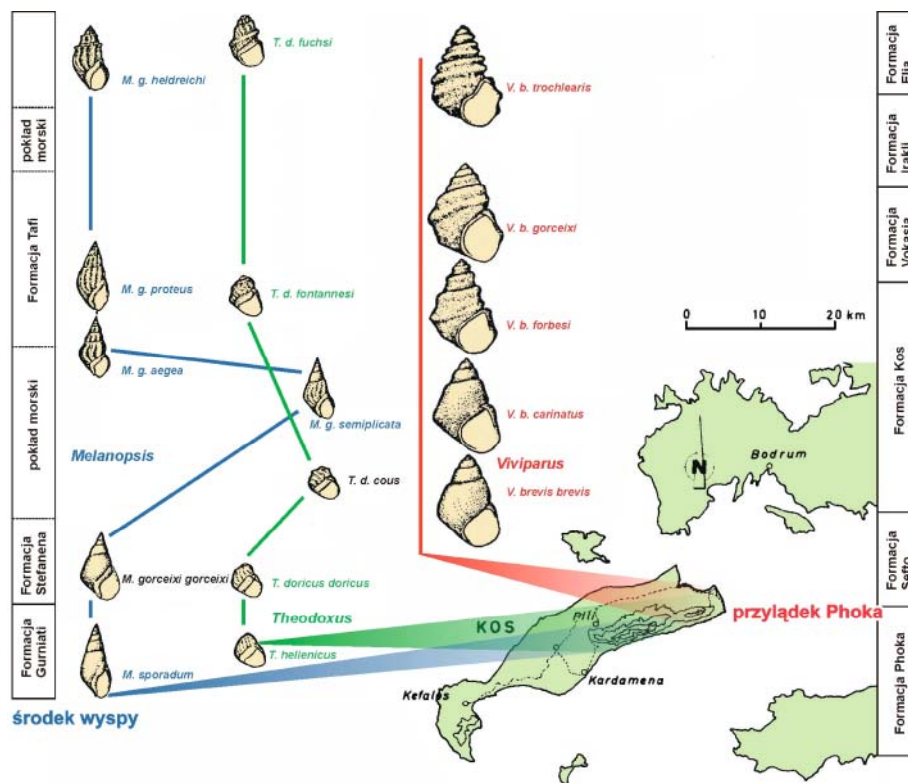
By tworzyć teorie, trzeba najpierw mieć co objaśniać czyli zidentyfikować samo zjawisko. Jest więc oczywiste, że opis przebiegu ewolucji był wcześniejszy od teorii Darwina.

Pierwsze dane dokumentujące ewolucję materiałem kopalnym zgromadził znakomity zoolog i botanik Edward Forbes, w latach 1841–1842 uczestnik śródziemnomorskiej ekspedycji brytyjskiego okrętu *Beacon*. W 1847 roku (ponad dziesięć lat przed publikacją książki Darwina!) przedstawił w druku, wraz z porucznikiem Thomasem A.B. Sprattem z załogi okrętu, następstwo form ślimaków słodkowodnych z epoki pliocenu masowo występujących w warstwach skalnych odsłaniających się na śródziemnomorskiej wyspie Kos [Willmann 1978]. Urzeźbienie muszli

tych ślimaków jest odmienne w kolejnych warstwach skalnych (Ryc. 1, 2), z czego wynika, że zmieniało się zgodnie z następstwem czasu geologicznego [Böger i in. 1979; Büttner 1982]. Wiadomo bowiem, poczynając od opublikowanych w 1667 roku obserwacji Nielsa Stensena (Steno, duńskiego lekarza księcia Toskanii), że warstwy geologiczne zalegające w dole profilu geologicznego są starsze od tych na górze. Jest to całkiem oczywista dedukcja z podstawowego dla geologii twierdzenia, że skały zawierające skamieniałości są stwardniałym osadem. Wynika z działania ziemskiej grawitacji i nie wymaga dodatkowego uzasadnienia. Bez zasady *superpozycji* nie sposób byłoby uprawiać stratygrafii, podstawowego narzędzia poszukiwania złóż kopalin użytecznych. Geologii stratygraficznej, a wraz nią łatwego dostępu do ropy naftowej, gazu i węgla, nie byłoby też bez zjawiska ewolucji, a ściślej bez niepowtarzalności jej przebiegu.



Ryc. 1. Przekształcenia kształtu muszli żyworódek w kolejnych warstwach skalnych pliocenu na wyspie Kos, według obecnego stanu wiedzy [wg Büttner 1982 i Willmann 1978]. W każdej próbce pobranej z pojedynczej warstwy skalnej policzona została liczba okazów należących do arbitralnie wydzielonych klas wyrazistości urzeźbienia muszli. Zwróć uwagę, że rozkład zmienności ma postać zbliżoną do rozkładu Gaussa, jej zakresy w sąsiednich próbkach na siebie zachodzą a tempo przemian jest zmienne (w stosunku do miąższości warstw skalnych).



Ryc. 2. Geograficzny aspekt ewolucji ślimaków w pliocenie wyspy Kos [wg Böger i in. 1979]. Areal występowania poszczególnych gatunków były różne: tolerująca zasolenie *Melanopsis* występowała od strony ówczesnego morza przemieszczając się w głąb lądu podczas epizodów podniesienia poziomu (i ekspansji) wód morskich; wyłącznie słodkowodne żyworódki *Viviparus* występowały tylko w głębi lądu, zaś tolerancyjne rozdeпки *Theodoxus* miały pośrednie rozprzestrzenienie.

Badanie kopalnego zapisu ewolucji polega zwykle na pobieraniu próbek skalnych z kolejnych warstw w naturalnych odsłonięciach klifu morskiego czy dolin rzek, lub ze ścian kamieniołomów czy rdzeni wiertniczych. Z próbek tych wydobywane są skamieniałości. Większe skamieniałości znajdują się bezpośrednio w poszczególnych warstwach skalnych. Pozyskany którykolwiek z tych dróg materiał rozdziela się na populacje poszczególnych gatunków. W kolejnych próbkach występują zwykle te same gatunki, choć ich zestaw bywa wzbogacany o jedne, a zubożany o inne, podczas przechodzenia od warstwy do warstwy. Większość rozpoznawalnych kopalnych szczątków badanych przez paleontologów należało do organizmów rozmnażających się płciowo. Rezultatem swobodnego krzyżowania (przepływu genów) w obrębie populacji żyjących razem organizmów jest szczególnie rozkład zmienności morfologicznej. Oznacza to, że w każdej próbce losowo wziętej z populacji (a więc także w próbce paleontologicznej) dominują pewne cechy, inne natomiast są niepro-

porcjonalnie rzadkie. Rozkład częstości cech ma postać krzywej dzwonowej (jest jednomodalny i zbliżony do normalnego rozkładu Gaussa; Ryc. 1). Dzięki temu populację da się scharakteryzować ilościowo podając jedynie średnią wartość najbardziej charakterystycznej cechy i wartość odchylenia standardowego od średniej, co obejmuje właściwości 68% jej osobników. Charakterystyka taka nie jest uzależniona od liczby dostępnych okazów, jak w przypadku podania wartości skrajnych cech (im więcej okazów, tym większe jest przecież prawdopodobieństwo natrafienia na anomalie). Te właściwości populacji pozwalają na posługiwanie się koncepcją gatunku biologicznego również w materiale kopalnym. Nawet znalezienie niewielkiej liczby kopalnych szczątków daje bowiem możliwość gatunkowego zidentyfikowania populacji – gaussowski charakter rozkładu zmienności powoduje, że najprawdopodobniej są to szczątki osobników typowych.

7. MORFOLOGIA A GENY ORGANIZMÓW KOPALNYCH

Związek między anatomicznym podobieństwem organizmów a ich bliskością genetyczną (między morfologią a genomem) nie jest może zupełny, ale trzeba bardzo szczególnej sytuacji bądź daleko posuniętego sceptycyzmu, by go kwestionować. Wypływa z dwu fundamentalnych obserwacji biologicznych: (1) anatomia i fizjologia organizmów jest wynikiem odczytania (w trakcie rozwoju zarodkowego) zapisu zawartego w genach a (2) geny przekazywane są potomstwu przez osobniki rodzicielskie. Odwracając to, idąc od skutku do przyczyny, zasadne staje się rozumowanie, iż bardzo podobne cechy anatomii są wyrazem podobieństwa genetycznego. W przypadku dość niekompletnej paleontologicznej wiedzy o anatomii, odtworzonej przecież z fragmentarycznych kopalnych szczątków, istnieje pewne niebezpieczeństwo, że podobne cechy są wynikiem działania niepodobnych genów. Jest to tym bardziej możliwe, że znane jest zjawisko upodobniania się do siebie niespokrewnionych organizmów na skutek dostosowywania się do wypełniania podobnych zadań w środowisku. By więc wykluczyć możliwość pomyłki, szczegółowe porównania lepiej ograniczyć do skamieniałych szczątków znajdujących w tym samym miejscu i możliwie bliskich sobie czasowo (z kolejnych warstw skalnych).

Populacje z dwu próbek sąsiadujących ze sobą w profilu skalnym zwykle nie różnią się od siebie istotnie. Można wówczas zasadnie przyjąć za prawdopodobne, że przepływ informacji genetycznej miał w tym przypadku miejsce nie tylko drogą krzyżowania (horyzontalnie, czyli w przestrzeni, w obrębie populacji współwystępujących organizmów) ale również drogą dziedziczenia (pionowo, czyli w czasie geologicznym, między populacjami przodków i potomków). Zdarza się nierzadko, że w serii próbek, gdzie sąsiednie wiekowo populacje są bardzo do siebie podobne, końcowe z nich różnią się od siebie zdecydowanie. To jest właśnie zapis ewolucji na poziomie populacji kopalnej (Ryc. 1).

Jest oczywiste, że jedynie znikoma część zdarzeń ewolucyjnych da się udokumentować paleontologicznie. Po przodkach większości z milionów dzisiejszych gatunków nie pozostał kopalny ślad, bo taka jest natura obiegu materii w przyrodzie. Tylko w szczególnie sprzyjających okolicznościach szczątkom organizmów udaje się z niego wyłamać i przetrwać w formie skamieniałości. W wielu przypadkach zapis kopalny jest jednak zadziwiająco kompletny na poziomie populacji. Metoda odtwarzania przebiegu ewolucji w oparciu o serie gęsto pobieranych próbek z kopalnych populacji (*stratofenetyka* [Gingerich 1979]) od czasów publikacji Edwarda Forbesa znalazła zastosowanie w setkach przypadków [Dzik 2001; 2005].

Stosunkowo kompletna jest wiedza o ewolucji opatrzonych szkieletem organizmów morskiego pelagialu (np. planktonowych graptolitów czy amonitów paleozoiku i mezozoiku). Są również dostatecznie pełne serie osadów kontynentalnych, by możliwe było prześledzenie ewolucji užębienia ssaków (np. małpiatek) na poziomie populacji. Zmiany zakresem przekraczają nierzadko różnice, które wystarczają do wydzielenia rodzajów. Szczególnie atrakcyjnym przedmiotem badań ewolucyjnych są aparaty gębowe najpierwotniejszych strunowców – *konodontów*. Z kolei skamieniałe wylinki stawonogów pozwalają rozpoznać naturę przemian ewolucyjnych na każdym stadium rozwojowym z osobna. Możliwe jest wtedy ścisłe prześledzenie ekspansji cech pojawiających się w określonych stadiach rozwoju na inne.

8. NIEOCZYWISTE ASPEKTY KOPALNEGO ZAPISU EWOLUCJI

Z obserwacji przemian ewolucyjnych w kopalnych populacjach wynika, że nie ma istotnych różnic w przebiegu ewolucji roślin wodnych czy lądowych, zwierząt bezkręgowych najrozmaitszych typów, kręgowców morskich czy lądowych, w tym także ssaków naczelnych. Nie inaczej przebiegała ewolucja zapisana w osadach dawnych mórz, jezior czy rzecznych rozlewisk. Znamienne jednak, że nie tylko pełne udokumentowanie ewolucji skamieniałościami wymaga stabilności środowiska.

Stołość warunków jest też niezbędna do wystąpienia samego zjawiska ewolucji. Wyraziście to uzmysławia porównanie tempa ewolucji pokrewnych zwierząt żyjących w krótkotrwałych (z geologicznego punktu widzenia) zwyczajnych ekosystemach rzecznych i jeziornych z tymi w starożytnych jeziorach, takich jak Bajkał czy ryflowe jeziora afrykańskie (*efekt starożytnego jeziora* [Gorthner, Meier–Brooks 1985]). Rzeczne ślimaki, małże czy ryby pozostają niezmiennie przez dziesiątki milionów lat.

Są to obserwacje sprzeczne z postulatami popularnych do niedawna teorii próbujących wyjaśnić zmienność tempa ewolucji, zarówno przedstawionej w 1973 roku „hipotezy Czerwonej Królowej” znakomitego paleontologa z Chicago Leigha Van Valena, jak i konkurencyjnego „modelu stacjonarnego” N.C. Stensetha i Johna Maynarda Smitha z 1984 roku. W istocie obydwie te interpretacje opierały się na podobnym założeniu, że do zaistnienia ewolucji konieczna jest zmiana środowiska ewoluującej populacji. W pierwszym przypadku ewolucję wymuszałyby

przekształcenia współwystępujących gatunków (środowisko biotyczne), w drugim fizyczne warunki otoczenia (środowisko abiotyczne). Hipoteza Czerwonej Królowej to koncepcja „wyścigu zbrojeń” wychodząca z założenia gry o sumie zerowej – co jeden gatunek ewolucyjnie zyskuje, inny może stracić. Ewolucja jest więc niezbędna choćby po to, by utrzymać dotychczasowe miejsce gatunku w ekosystemie. W przypadku „modelu stacjonarnego” motorem ewolucji miałyby być wymuszanie ewolucji drogą modyfikowania kierunku i intensywności selekcji. Wbrew oczekiwaniom wyprowadzonym z tych teorii, w długotrwałych liniach rozwojowych nie zaznacza się wpływ ani zmian klimatycznych (co wynikałoby z modelu stacjonarnego) ani przekształceń stowarzyszonego zespołu organizmów (eksponowanych przez hipotezę Czerwonej Królowej) na tempo ewolucji. Wręcz przeciwnie, to stabilne środowisko sprzyja szybkiej ewolucji.

Co więcej, zmiany środowiskowe nie tylko nie napędzały ewolucji, ale wręcz wy-mazywały jej skutki (skrajnym przykładem jest los dinozaurów). Chaotyczność zmian ukierunkowania selekcji uniemożliwia im ewolucję. Empiryczne dane paleontologiczne z pewnością nie potwierdzają też idei ścisłego związku między tempem ewolucji a intensywnością specjacji [Dzik 1999]. Ma to pewne znaczenie „filozoficzne”, bo wielu biologów chętnie widziałoby obiektywne granice nie tylko między współwystępującymi czasowo gatunkami biologicznymi ale i między następującymi po sobie stadiami ewolucji (gatunkami temporalnymi). Małe są jednak szanse na uzasadnienie powszechnie ziarnistej (dyskretnej) natury zróżnicowania organizmów. Wiarygodne dane jednoznacznie świadczą o tym, że ewolucja ma naturę ciągłą i płynną.

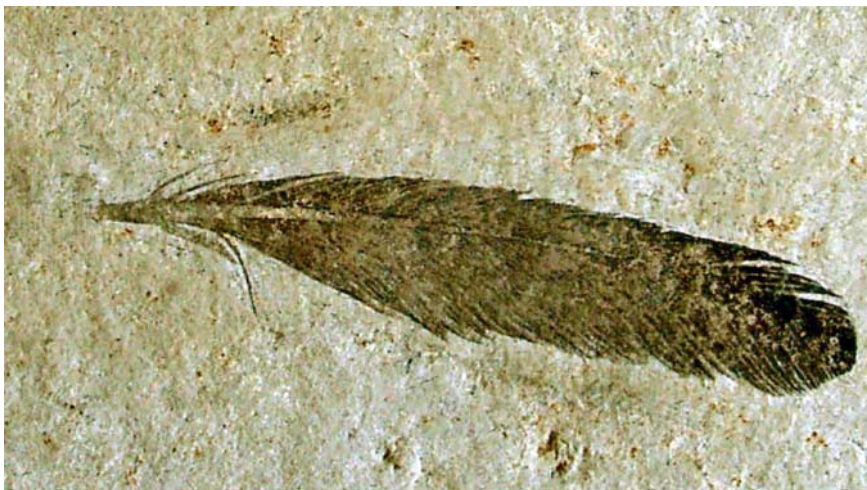
Niezależnie od grupy systematycznej czy kopalnego środowiska, pełne udokumentowanie przemian ewolucyjnych na podstawie zmian cech skamieniałości z zasady ukazuje ją jako zaskakująco powolną. Jest to niezgodne z obserwowaną w laboratoriach i hodowli łatwością przekształcania populacji dzisiejszych gatunków w wyniku doboru. Na paradoks ten pierwszy zwrócił uwagę znakomity biolog i matematyk John B.S. Haldane, dlatego nazwano to zjawisko *paradoksem Haldane’a* [Levinton 2001]. Najwyraźniej jest jakaś podstawowa odmienność między laboratorium a naturą. Skoro bakterie tak szybko mutują w laboratoriach, dlaczego ich fizjologia nie ulegała istotnym zmianom przez miliardy lat? Być może przyczyną jest to, że sztuczna selekcja korzysta z nagromadzonego już przez miliony lat zasobu zmienności genetycznej. Łatwiej jest psuć dorobek ewolucji, niż losowo wpaść na naprawdę nowe usprawnienie fizjologii. Podaż odpowiednich mutacji jest prawdopodobnie czynnikiem ograniczającym kreowanie przez dobór innowacji ewolucyjnych będących istotnymi „wynalazkami ewolucyjnymi”.

9. POŚREDNIE OGNIWA EWOLUCJI

Niekompletność zapisu kopalnego nieuchronnie powoduje, że jedynie niewielka liczba przemian ewolucyjnych ma szanse na szczegółowe odtworzenie przy użyciu

metody stratofenetyki. Kusi to przeciwników idei ciągłej i płynnej ewolucji do twierdzenia, że obserwacje dotyczące przemian na poziomie populacji („mikroewolucja”) nie odnoszą się do przemian prawdziwie istotnych („makroewolucja”), które doprowadziły do różnorodności anatomii i biologii dzisiejszych organizmów. Wątpliwości te nie mogą być, rzecz jasna, rozwiane w odniesieniu do całości świata żywego, bo wiedzy takiej nigdy nie posiadziemy. Pouczające jest jednak przyjrzenie się procesowi pogłębiania wiedzy o przebiegu ewolucji od początków paleontologii do dziś.

Jednym z pierwszych spektakularnych odkryć kopalnych szczątków „wiążących ogniw” o nieoczywistych implikacjach ewolucyjnych było zidentyfikowanie jurajskiego praptaka *Archaeopteryx*. Typowe ptaki łączy równie wiele cech anatomii i fizjologii ze ssakami, co z gadami. Dziś te trzy gromady kręgowców dzielą przepaść z punktu widzenia opisu różnorodności organizmów. Wyłączną cechą ptaków są pióra – wytwory skóry o bardzo złożonej budowie powstające z obumarłych komórek wypełnionych białkiem (keratyną). Znalezione ptasie pióro w skale późnojurajskiej z roku 1860 (Ryc. 3) nie zapowiadało niczego szczególnego poza zdumiewająco dawnym wiekiem geologicznym (140 mln lat).



Ryc. 3. Pióro ptasie na powierzchni płyty jurajskiego wapienia litograficznego z Solnhofen w Bawarii; liczy sobie około 140 mln lat, znalezione w 1860 roku przechowywane jest w Muzeum Przyrodniczym w Berlinie.

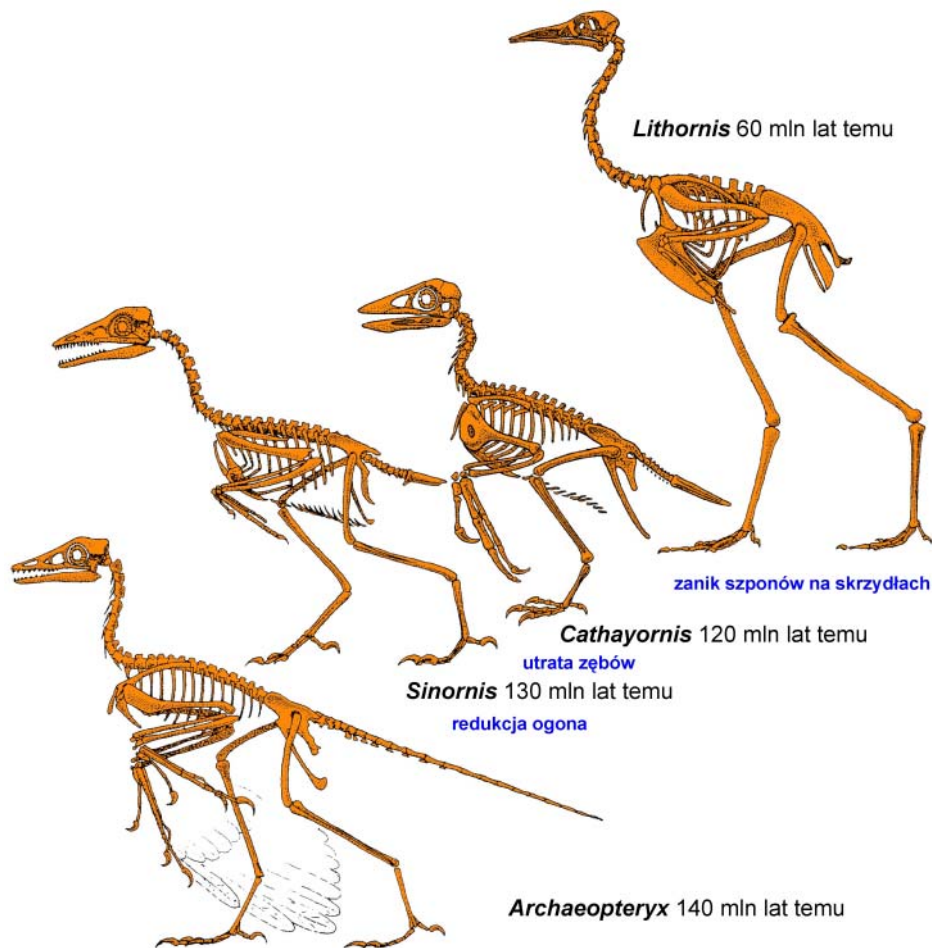
Szczątki szkieletów tego samego gatunku zwierzęcia w kamieniołomach wokół miasteczka Solnhofen w Bawarii wprowadziły jednak badaczy w konfuzję. Okaz z 1861 roku, z zachowanymi piórami, ukazał długi jaszczurczy ogon. Był bez głowy, ale w 1877 roku znaleziono ją u innego osobnika i okazało się, że ptak ten miał zęby (Ryc. 4). Thomas H. Huxley już w 1868 wskazał, że to przejaw pokrewieństwa z dinozaurami. Nie pozostał nawet cień wątpliwości, że ptaki pochodzą od gadów.



Ryc. 4. Berliński szkielet *Archaeopteryx* z zachowanymi zębami, jaszczurczym ogonem i odciskami piór.

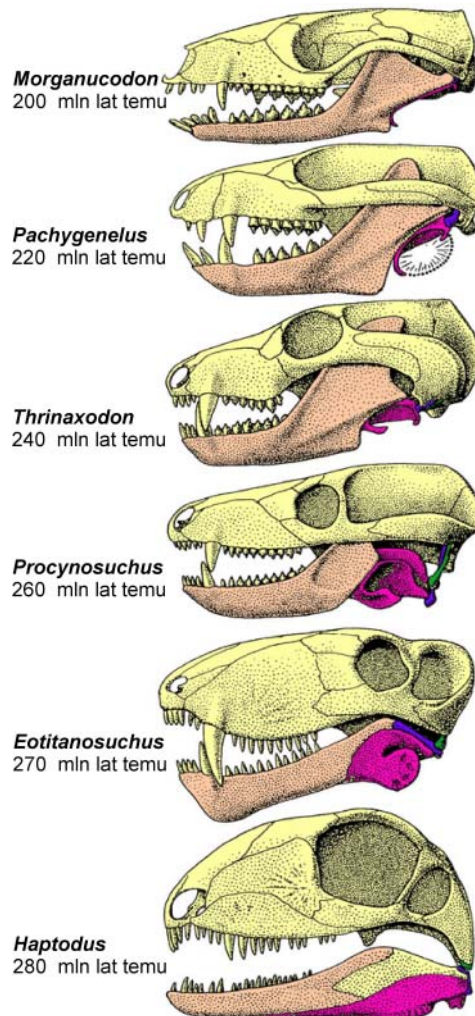
Miały przodka wśród triasowych gadów, wspólnego z krokodylami. Najbliżej z nimi spokrewnione dzisiejsze krokodyle utraciły dawne podobieństwo do ptaków, dlatego trzeba było skamieniałości, by to uzmysłwić.

W ciągu półtora stulecia po odkryciu archeopteryksa postęp w poznaniu ewolucji ptaków nie był oszałamiający. Powód jest oczywisty: szczątki ptaków w leśnym środowisku ich życia, w kwaśnej leśnej glebie, mają niewielkie szanse zachowania w postaci skamieniałości. Doszło jednak do serii spektakularnych odkryć, które w znacznej części wypełniły lukę między *Archaeopteryx* a ptakami dzisiejszymi. W skałach wczesnokredowych z Chin znaleziony został szkielet ptaka uzębionego, ale już bez jaszczurczego ogona (*Sinornis*), którego zrosnięte kręgi są odtąd w szkielecie ptaków pojedynczą kością. Wkrótce potem zidentyfikowany został ptak (*Cathayornis*), którego bezzębny rogowy dziób, szeroki mostek i krótka kość ogonowa przy bardzo długich sterówkach przypuszczalnych samców dowodzą znacznego zaawansowania ewolucyjnego. Są to więc idealne ewolucyjne stadia pośrednie między długoogoniastymi praptakami a ptakami dzisiejszymi, nie tylko pod względem anatomii ale i wieku geologicznego (Ryc. 5).



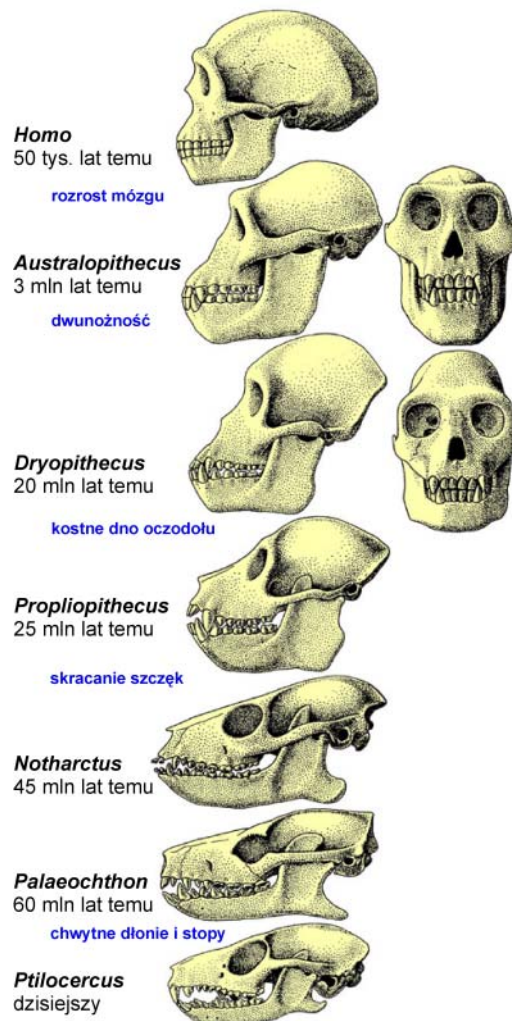
Ryc. 5. Znaleźiska kopalnych ptaków stopniowo wypełniają lukę morfologiczną między *Archaeopteryx* a dzisiejszymi ptakami [Dzik 2003; kompilacja].

Mało prawdopodobne, byśmy w jakimkolwiek segmencie procesu przemian ewolucyjnych ptaków zgromadzili dokumentację równie kompletną, co w odniesieniu do morskich planktonowych bezkręgowców. Przykład badań ewolucji ssaków, których zęby mają większe szanse na przetrwanie w skałach od delikatnych ptasich kostek, dowodzi jednak, że jest to możliwe. W przypadku ssaków udokumentowanie skamieniałościami ich pochodzenia od gadów było bardziej nawet zaskakujące od konsekwencji znalezienia *Archaeopteryx*. Uważano bowiem, opierając ten pogląd na wiedzy o rozwoju płodów, że nie jest możliwe, ze względów mechanicznych, płynne przekształcenie stawu żuchwy i ucha środkowego gada w staw i ucho właściwe ssakom. Seria znalezisk triasowych gadów i ssaków pokazała, jak to się stało (Ryc. 6).



Ryc. 6. Znaleziska kopalnych form pośrednich między gadami a ssakami dokumentują przemiany budowy żuchwy, ucha środkowego i uzębienia [Dzik 2003; kompilacja].

Udokumentowane jest więc pełne spektrum przemian ewolucyjnych – od przekształceń w obrębie populacji po zmiany o zakresie odpowiadającym różnicom między taksonami wysokiej rangi: rzędu (np. trzeciorzędowy czworonożny wieloryb *Pakicetus*), gromady (jurajski uzębiony ptak *Archaeopteryx*, dewoński płaz z rybim ogonem *Acanthostega*) a nawet typu (kambryjski morski „pratchawiec” *Xenusion*). „Makroewolucja” nie różni się więc niczym od „mikroewolucji”. Rozróżnienie jest zbyteczne. Dodać wypada, że nie ma również powodu sądzić, że ewolucja ssaków naczelnych (w tym człowieka) rządziła się zasadami odmiennymi od pozostałych zwierząt (Ryc. 7).



Ryc. 7. Znaleziska kopalnych ssaków naczelnych dokumentują stopniowe formowanie się swoistych cech czaszki człowieka [Dzik 2003; kompilacja].

Jest natomiast zasadnicza odmienność a przynajmniej brak bezpośredniego związku między fizyczną ewolucją człowieka i powstaniem jego kultury. Od czasu dramatycznego ograniczenia śmiertelności pod wpływem czynników związanych z funkcjonowaniem człowieka w środowisku przyrodniczym praktycznie ustała zresztą jego ewolucja biologiczna. Pozostało po niej dziedzictwo zwierzęcych aspektów ludzkiej natury („socjobiologicznych”) a jej miejsce zajęła ewolucja kulturowa. Ewolucji podlega odtąd jedynie świadomość społeczna (Świat 3 Poppera – poznanie poza podmiotem poznającym), ale mechanizm przemian jest w istotnej części darwinowski [Popper 1979].

10. FALSYFIKACJA HIPOTEZ FILOGENETYCZNYCH

Z metodologicznej odmienności teorii typu historycznego wynika swoistość sposobu ich testowania. Wymaga to przewidywania następstwa zdarzeń wstecz osi czasu, drogą *retrodykcji*. Fałszywość początkowej hipotezy o pokrewieństwa przodek – potomek może być niezbitnie wykazana w wyniku doprowadzenia szeregu przemian od populacji potomnej do populacji współwystępującej z taką, którą hipoteza uznała za wyjściową. Jeden gatunek nie może mieć przecież dwu przodków. Jest więc sprzeczność między jakimikolwiek dwiema hipotezami wskazującymi przodka gatunku biologicznego czy arbitralnie zdefiniowanego gatunku organizmów bezpłciowych. Umożliwia to odrzucanie (lub umacnianie) hipotez filogenetycznych [Dzik 2002].

Do zobrazowania, o co chodzi, posłużyć się można przykładem niegdyś uznawanej hipotezy, że żyjąca w Afryce populacja australopiteków sprzed ponad półtora miliona lat, umownie dziś klasyfikowana jako *Australopithecus robustus*, jest przodkiem człowieka rozumnego. Prześledzenie ewolucji wstecz po osi czasu, od dzisiejszego rozległego rozprzestrzenienia przez subtropikalne azjatycko-afrykańskie populacje określane jako *Homo erectus* do populacji afrykańskich nazywanych *Homo ergaster*, aż do *Homo habilis* wyklucza prawdziwość tej hipotezy, czyli w istocie ją falsyfikuje. Jest tak, bowiem *H. habilis* współwystępował z *A. robustus*. O ile były to izolowane genetycznie biologiczne gatunki, tylko jeden z nich mógł być naszym przodkiem. Procedura ta składała się z serii hipotez o związku przodek – potomek, każda z nich osobno wymagających testowania. Granica szczegółowości, do której hipotezę wystarczy doprowadzić, to dojście do sąsiednich czasowo populacji żyjących w tym samych rejonie, które nie różnią się od siebie anatomicznie. Wówczas osiąga się poziom pewności uwarunkowany tylko prawdziwością przyjętego na początku raczej oczywistego założenia, że jest związek między anatomią a genami.

To samo rozumowanie można zastosować również do ciągów nie mających aż tak szczegółowego zapisu, z odpowiednio mniejszą siłą dowodu, stosownie do niekompletności danych. Nie ma w istocie różnicy między tworzeniem i testowaniem hipotez o przebiegu ewolucji odnoszących się do stratygraficznie gęstego i ilościowo bogatego zapisu kopalnego a hipotetyzowaniem o związkach ewolucyjnych pomiędzy pojedynczymi znaleziskami skamieniałości. Odtwarzanie przebiegu ewolucji oparte na następstwie czasowym znalezisk nazywam *chronofiletyką* [Dzik 2003; 2005].

Wiedza o dzisiejszych organizmach i skamieniałościach umożliwia retrodykcję w głąb czasu geologicznego, której ostatecznym rezultatem będzie (taką nadzieję żywią badacze) rozpoznanie początku życia na Ziemi. Empiryczne aspekty problemu pochodzenia życia wykraczają poza tematykę tego artykułu, mają zresztą obfitą literaturę [Dzik 2002].

11. WNIOSKI

Ewolucja biologiczna jest zjawiskiem przyrodniczym obserwowalnym bezpośrednio w zapisie kopalnym. Teorie opisujące przebieg ewolucji mogą być testowane tylko wstecz osi czasu. Odnoszące się do zapisu kopalnego teorie filogenetyczne przodek – potomek są falsyfikowane drogą retrodykcji. Teoria przebiegu ewolucji (filogenezy) ma więc status nauki historycznej. Wyjaśnienie mechanizmu ewolucji przez Karola Darwina jest natomiast potencjalnie falsyfikowane drogą konfrontacji przewidywań (predykcji) z obserwacjami. Jest to jedna z najsolidniejszych teorii dzisiejszej nauki. Nawet jeśli teoria ewolucji w dziewiętnastym stuleciu miała konotacje metafizyczne, dziś jest ona zwykłą teorią naukową. Traktowanie jej jako arbitralnej koncepcji metafizycznej („ewolucjonizm”, „darwinizm”) ma tyle sensu, co nazywanie opisu Układu Słonecznego „kopernikanizmem”.

LITERATURA

- Atlan H., 1974, *On a formal definition of organization*, Journal of Theoretical Biology 45, s. 295–309.
- Bennett C.H., 1990, *How to define complexity in physics, and why*, w: *Complexity, Entropy and the Physics of Information*, red. W. H. Zurek, Addison–Wesley, Redwood, s. 137–148.
- Böger H., Gersonde R. i Willmann R., 1979, *L'Évolution de gastéropodes lacustres et la Paléocéologie des diatomées dans le Néogène de Kos (Dodécanèse, Grèce)*, Geobios 12, s. 423–433.
- Brooks D.R., Leblond P.H., Cumming D.D., 1984, *Information and entropy in a simple evolution model*, Journal of Theoretical Biology 109, s. 77–93.
- Büttner D., 1982, *Biometrie und Evolution der Viviparus–Arten (Mollusca, Gastropoda) aus der Plio–Pleistozän–Abfolge von Ost–Kos (Dodekanes, Griechenland)*, Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A 42, s. 1–79.
- Dzik J., 1991, *Features of the fossil record of evolution*. Acta Palaeontologica Polonica 36, s. 91–113.
- Dzik J., 1998, *Ewolucja życia*, *Wielka Encyklopedia Geografii Świata*, t. 8, Wyd. Kurpisz, Poznań.
- Dzik J., 1999, *Relationship between rates of speciation and phyletic evolution: Stratophenetic data on pelagic conodont chordates and benthic ostracods*, Geobios 32, s. 205–221.
- Dzik J., 2002, *Early diversification of organisms in the fossil record*, w: *Fundamentals of Life*, red. G. Palyi, C. Zucchi, L. Caglioti, Elsevier, Paris, s. 219–248.
- Dzik J., 2003, *Dzieje życia na Ziemi. Wprowadzenie do paleobiologii*, wyd. 3, unowocześnione, PWN, Warszawa.

- Dzik J., 2005, *The chronophyletic approach: stratophenetics facing an incomplete fossil record*, Special Papers in Palaeontology 73, s. 159–183.
- Gatlin L.L., 1972, *Information Theory and the Living Systems*, Columbia University Press, New York.
- Gingerich P.D., 1979, *The stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology*, w: *Phylogenetic Analysis and Paleontology*, red. J. Cracraft, N. Eldredge, Columbia University Press, Irvington, s. 41–76.
- Gorthner A., Meier-Brooks C., 1985, *The Steinheim basin as a paleo-ancient lake. w: Sedimentary and Evolutionary Cycles*, red. U. Bayer, A. Seilacher, Springer Verlag, Heidelberg, s. 322–334.
- Johnson H.A., 1980, *Information theory in biology after 18 years*, Science 188, s. 1545–1550.
- Kampis G., Csányi, V., 1987, *Notes on order and complexity*, Journal of Theoretical Biology 124, s. 111–121.
- Kampis G., 1996, *Self-modifying systems: A model for the constructive origin of information*, Biosystems 38, s. 119–125.
- Levinton J.S., 2001, *Genetics, Paleontology, and Macroevolution. Second Edition*, Cambridge University Press, Cambridge.
- O'Keefe F.R., Sander M., 1999, *Paleontological paradigm and inferences of phylogenetic pattern: a case study*, Paleobiology 25, s. 518–533.
- Panchen A.L., 1982, *The use of parsimony in testing phylogenetic hypotheses*, Zoological Journal of the Linnean Society London 74, s. 305–328.
- Popper K.R., 1979, *Objective Knowledge. An Evolutionary Approach. Revised Edition*, Oxford University Press, Oxford.
- Ryan J.P.F.J., 1972, *Information, entropy, and various systems*, Journal of Theoretical Biology 36, s. 139–146.
- Ryan J.P.F.J., 1980, *Information-entropy interfaces and different levels of biological organization*, Journal of Theoretical Biology 84, s. 31–48.
- Seilacher A., 1974, *Fabricational noise in adaptive morphology*, Systematic Zoology 22, s. 451–456.
- Trincher K.S., 1965, *Biology and Information*, Consultants Bureau, New York.
- Wägele J.W., 1994, *Review of methodological problems of 'computer cladistics' exemplified with a case study on isopod phylogeny (Crustacea: Isopoda)*, Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung 32, s. 81–107.
- Willmann R., 1978, *Die Formenreihen der pliozänen Süßwassergastropoden von Kos (Ägäis) und ihre Erforschungsgeschichte*, Natur und Museum 108, s. 230–237.