

ADAM URBANEK

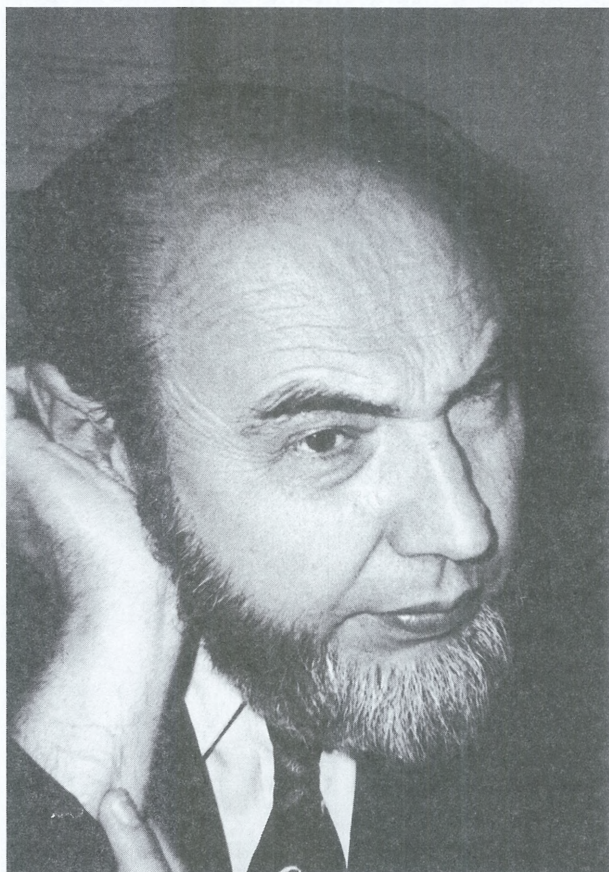
Instytut Paleobiologii PAN

Twarda 51/55, 00-818 Warszawa

e-mail: urbanek@twarda.pan.pl

BIOLOGIA XX WIEKU — GŁÓWNE NURTY ROZWOJU

Wiek dwudziesty mamy już prawie za sobą i nadszedł czas na refleksję nad rozwojem nauk biologicznych w tym niespokojnym stuleciu. Tym bardziej, że znamy przykłady takiej refleksji dotyczącej XIX stulecia. Myślę tu z jednej



Adam Urbanek, ur. 15.04.1928 w Krośnie. Prowadzi badania w dziedzinie paleozoologii i biologii ewolucyjnej, w szczególności nad współczesnymi i kopalnymi pióroskrzelnymi oraz nad graptolitami. W czasie okupacji, jako samouk, zainteresował się zagadnieniami ewolucjonizmu, oraz pod wpływem lektury książki prof. Romana Kozłowskiego „Historia zwierząt” — także paleontologią. W 1952 r. ukończył studia na Uniwersytecie Warszawskim, specjali-

strony o wykładzie znanego biologa niemieckiego Oscara Hertwiga, wygłoszonym na zjeździe niemieckich lekarzy i przyrodników, który miał miejsce w Akwizgranie na przełomie wieków i następnie został wydany z uzupełnieniami (HERTWIG 1906, zaś przekład polski pióra H. Buczka ukazał się w 1914 roku). Z drugiej strony mam na uwadze znakomity artykuł pióra JÓZEFA NUSBAUMA-HILAROWICZA, który ukazał się w 1909 r. i poświęcony był wówczas rozwo-

zując się w paleozoologii pod kierunkiem prof. R. Kozłowskiego. Obecnie jest profesorem emerytowanym w Instytucie Paleobiologii PAN w Warszawie.

Do głównych osiągnięć naukowych należy między innymi sformułowanie i rozwinięcie w terminach współczesnej biologii rozwoju i fenogenetyki — teorii organizacji i ewolucji graptolitów jako klonalnych zwierząt kolonijnych (1960, 1963, 1973, 1992), badania nad ultrastrukturą szkieletu organicznego kopalnych graptolitów i pióroskrzelnych (1973–75), wykrycie najstarszego przedstawiciela pióroskrzelnych (środkowy kambr) oraz badania nad składem biochemicznym szkieletu pióroskrzelnych (kolagen!). Równolegle prof. A. Urbanek prowadził wieloletnie badania nad nowymi faunami graptolitowymi późnego syluru na podstawie materiałów uzyskanych z głębokich wierceń na Niżu Polskim. Zbadanie trendów morfologicznych w ewolucji graptolitów oraz wykazanie znaczenia ewolucyjnego i stratygraficznego nowych faun (1963–1998) a także badania nad ewolucyjnymi konsekwencjami wymierania masowego w historii graptolitów (lata 90.) należą do kręgu jego zainteresowań. W swych badaniach dążył zawsze do wykazania w jaki sposób unikalne zjawiska ewolucji, u takich kopalnych zwierząt kolonijnych jak graptolity, dają się zrozumieć w ramach koncepcji współczesnej biologii.

Prócz prowadzenia badań empirycznych prof. Urbanek interesuje się także aspektami filozoficznymi nauk biologicznych i historią koncepcji teoretycznych nauk przyrodniczych.

jowi biologii w ciągu ostatnich stu lat. Rola Hertwiga i Nusbauma-Hilarowicza była o tyle ułatwiona, że należeli oni do znanych biologów przełomu stuleci, tkwili w samym gąszczu wydarzeń, a ich wystąpienie poprzedzone było dokładną pracą analityczną. Mój szkic jest nato-

miast próbą retrospektywnego spojrzenia podjętą wprost „z marszu” i nie z pierwszych szeregów, a ponadto w czasach w których biologia niepomrotnie się zróżnicowała, nawet w porównaniu ze szczytowymi osiągnięciami XIX w.

SPUŚCIZNA XIX WIEKU

A były to osiągnięcia ogromne — wystarczy wymienić teorię komórkową i teorie ewolucyjne Lamarcka i Darwina-Wallace’a. Nie jest jednak moim zamiarem rekapitulacja zdobyczy ubiegłego stulecia, chciałbym natomiast przedstawić myśli, które nurtowały przodujących biologów na przełomie stuleci. Niektóre wynikają wprost ze wspomnianego referatu Hertwiga. Otóż w XIX w., odwieczny spór między witalizmem i mechanicyzmem nie znalazł ostatecznego rozstrzygnięcia. Wystarczy przytoczyć zdania Hertwiga, że „podobnie jak witalizm, nie ma racji bytu również dogmat mechanicystyczny”, że „biologię nie można rozpatrywać tylko z ograniczonego punktu widzenia fizyki i chemii”. Tak jak wielu współczesnych mu biologów, Hertwig był przekonany, że budowę i funkcje komórki kształtują nie poznane jeszcze siły, a sama komórka „składa się z mniejszych żyjących jednostek połączonych niewiadomymi nam związkami”. Ten dylemat miał jednak znaleźć zadowalające rozwiązanie już w pierwszym ćwierćwieczu nadchodzącego stulecia.

Drugim problemem nękającym biologów końca ubiegłego stulecia był problem czynników i mechanizmów ewolucji. Samo istnienie ewolucji uznawano powszechnie za niepodważalny fakt, natomiast jej objaśnienie zawarte w

teorii doboru naturalnego sformułowanej przez Darwina, często poddawano surowej krytyce. Niekończące się spory między tymi, którzy głosili „wszechmoc” i tymi, którzy proklamowali „niemoc” doboru naturalnego gorszyły Hertwiga i przypominały mu raczej walkę polityczną niż dyskusję naukową. Paradoksalny w tej kwestii rozwój historyczny biologii w XX w. miał przejściowo jeszcze pogłębić ten kryzys w ewolucjonizmie, a wyjaśnienie, które przyniesie nieoczekiwane odrodzenie i sukces darwinizmu, miało przyjść dużo później (w latach 40., patrz niżej).

Wreszcie trzeba zauważyć, że chociaż Hertwig wspomina w kilku miejscach o nauce o dziedziczności (Vererbungslehre), nie zajmuje ona szczególnie ważnego miejsca w jego rozważaniach. Wiek XIX cechowała znamienita ignorancja w dziedzinie praw i mechanizmów dziedziczności. Liczni biolodzy stali na stanowisku dziedziczenia się cech nabytych, czyli uznawali, mówiąc językiem dzisiejszym, tak zwaną „miękką dziedziczność” za fakt naukowy. Wszystko to kontrastuje z rozwojem wydarzeń już w pierwszych latach XX stulecia, które miały przynieść wtórne odkrycie praw Mendla i ustanowić naukę o dziedziczności jako przewodnią dyscyplinę w naukach biologicznych całego stulecia.

PRZEWODNIE IDEE W BIOLOGII XX WIEKU

Z dzisiejszej perspektywy dostrzec można większą liczbę charakterystycznych dla biologii XX w. sposobów podejścia do problemów, badania i interpretacji materiału, niż to było możliwe na przełomie stuleci. Przede wszystkim biologia uczestniczyła w wielkich przemianach nauk przyrodniczych, które, mówiąc językiem historyków fizyki, doprowadziły do przekształcenia nauki klasycznej we współczesną.

REWOLUCJA PROBABILISTYCZNA

W XIX w. nauki biologiczne rozwijały się w oparciu o ten model nauki przyrodniczej jaki stworzyła fizyka newtonowska formułująca deterministyczne prawa, których najlepszym przykładem są prawa określające działanie sił

na ciało. Wielu biologów było przekonanych, że również w dziedzinie nauk o życiu prawa muszą mieć charakter deterministyczny, a zdolność do formułowania takich praw uznawano powszechnie za kryterium naukowości danej dyscypliny. Dokonanie wyłomu w takim sposobie myślenia należy do Karola Darwina (1859), który odwołał się w swej teorii ewolucji drogą doboru naturalnego do przypadkowego sposobu powstawania zmienności dziedzicznej. Ten punkt widzenia wywołał falę surowej krytyki. Nie opublikowane jeszcze moje badania (wykonywane wraz z M. Niteckim) nad przebiegiem tak zwanej postdarwinowskiej debaty wykazują, że głównym zarzutem stawianym teorii Darwina nie była bynajmniej wspomniana przez O. Hertwiga sprawa nieefektywności doboru natu-

ralnego, ale właśnie odwołanie się Darwina do praw probabilistycznych. Zdaniem większości krytyków (reprezentowanych przez tak wybitne postacie jak: C. Naegeli, V. Eimer czy E. D. Cope) postawił on tym samym swą teorię poza ramami nauk przyrodniczych. To przywiązanie biologów II połowy XIX w. do praw deterministycznych jako jedynej adekwatnej formy wyjaśniania, tłumaczy zarazem sukcesy neolamarizmu, który długo wywierał duży wpływ na sposób myślenia przyrodników. Postulowany przez tę szkołę bezpośredni wpływ bodźców zewnętrznych na ciało i komórki rozrodcze organizmów oraz indukcja na tej drodze kierunkowej zmienności, znacznie lepiej odpowiadały przekonaniom metodologicznym ówczesnych biologów niż probabilistyczne podejście Darwina. Wprawdzie nie potrafił on rozwinąć swej tezy o przypadkowym powstawaniu zmienności pod względem metodologicznym, ale fakt, że uczynił ją integralnym składnikiem swej teorii ewolucji stawia Darwina w szeregu pionierów podejścia probabilistycznego we współczesnej nauce. Biologia uczestniczyła w rewolucji probabilistycznej, a propagowane przez nią zasady weszły trwale do arsenału współczesnej nauki. W drugiej połowie wieku podejście probabilistyczne wiąże się często z uznawaniem zasady kontyngencji (czyli przygodności, co oznacza możliwość alternatywnego występowania zdarzeń w zależności od zaistniałych okoliczności), zwłaszcza w pojmowaniu procesu ewolucyjnego. Zgodnie z tym punktem widzenia wystąpienie wielu wydarzeń, w tym także wielu o przełomowym znaczeniu w historii życia, nie było żadną koniecznością. Z drugiej zaś strony, ich wystąpienie pociągnęło za sobą daleko idące konsekwencje. W popularności jaką uzyskiwały te poglądy w biologii w latach 80. można dopatrzeć się wpływu postmodernizmu.

UPADŁOŚĆ WITALIZMU

Wiek XX przejął jako spuściznę po dwu poprzednich stuleciach spór między witalizmem i mechanicyzmem. Na początku stulecia temperatura sporu nawet się podwyższyła, gdyż oba kierunki wydały wybitnych przedstawicieli. Hans Driesch, znany ze swych badań w dziedzinie embriologii doświadczalnej, przedstawił nową wersję witalizmu („neowitalizm”). Odwoływał się on między innymi do zjawisk regulacyjnych występujących w embriogenezie i postulował istnienie szczególnej zasady (entelechia), określającej całościową organizację ustrojów żywych i nie przejawiającej się w świecie nieożywionym. Poglądy witalistyczne znajdowały przez pewien czas zwolenników zarówno wśród

biologów, jak i filozofów zajmujących się problemami biologicznymi. Wśród tych ostatnich należy wymienić Henri Bergsona (1907), zdaniem którego ewolucja jest wynikiem „porywu życiowego” (*élan vital*), czynnika któremu nadawał on sens witalistyczny. Poglądy takie konfrontowały się z punktem widzenia radykalnych mechanicystów, wśród których sztandarową postacią był Jacques Loeb. Szczególne znaczenie miały jego badania nad mechanizmami fototropizmów u owadów, w których starał się udowodnić, że te ostatnie są maszynami fotochemicznymi kontrolowanymi przez światło. Jego mechanicyzm wiązał się zarazem ze skrajnym redukcjonizmem — uważał, że nauka w pełni dojrzała do sprowadzania wszystkich zjawisk biologicznych do czynników fizyko-chemicznych. Jego entuzjazm poznawczy i skrajność poglądów zyskiwała mu zwolenników, ale niektóre jego propozycje raziły współczesnych mu biologów. Na przykład Józef NUSBAUM-HILAROWICZ (1909) uważał, że wiele z nich stanowiło wręcz niedopuszczalne uproszczenie.

Postępy biologii, głównie biochemii, w pierwszym ćwierćwieczu XX w. spowodowały, że w latach 1920–1930 nastąpił zmierzch witalizmu. Koncepcja ta przechodzi do historii i przestaje być wysuwana jako objaśnienie procesów biologicznych. Takie stanowisko zajmuje ogromna większość współczesnych biologów. Ale tu zaznacza się też jeden z doniosłych paradoksów w rozwoju nauk o życiu — zamiast przejść na pozycję zwycięskiego, wydawałoby się, mechanicyzmu, wielu biologów, jak to słusznie zauważa ALLEN (1975), staje w opozycji zarazem w stosunku do witalizmu, jak i mechanicyzmu. Często słyszy się przy tym odwoływania do koncepcji holizmu, podkreślających całościowość i nieaddytywność wielu zjawisk i procesów biologicznych. Dzieje się to w okresie, kiedy powstaje biologia molekularna, nie bez podstaw uznawana za triumf redukcjonizmu w biologii i uważana za przykład redukcji genetyki do biochemii.

Aby zrozumieć ten rozwój wydarzeń musimy sięgnąć do opinii samych fizyków, zajmujących się problemami biologii w tym czasie. Takich fizyków jak N. Bohr, M. Delbrück czy E. Schrodinger można uważać zarówno za antywitalistów, jak i antymechanicystów. Koncepcje wysuwane na początku stulecia przez J. Loeba i innych skrajnych mechanicystów nie znajdują u nich uznania, zaś przedstawiana przez niego koncepcja biologii jako nauki pozbawionej odrębnych praw naukowych i dlatego nieodróżnialnej od fizyki, zostaje uznana za naiwną. Wynika to z pogłębionej znajomości obiektów, lepszego zrozumienia empirycznego materiału i teorii biologicznych cechujących nowe pokole-

nia fizyków. Chociaż podejście redukcjonistyczne jest codzienną praktyką skutecznie stosowaną w tysiącach pracowni biologicznych na całym świecie, redukcjonizm znajduje teraz mniejsze zastosowanie w sferze syntezy i uogólnienia niż w połowie XIX w. oraz na przełomie stuleci. Ta pozorna lub rzeczywista niekonsekwencja (nie podejmuję się rozsądzać) stanowi charakterystyczny rys sytuacji w biologii w II połowie XX w. Nie oznacza to, że radykalne poglądy redukcjonistyczne nie znajdują swych gorących zwolenników, ale nie wywierają one już takiego wpływu jak kilkadziesiąt lat temu. To różni biologię współczesną od biologii II połowy XIX w.

ROLA FIZYKI I FIZYKÓW

Często mówi się o wielkiej roli fizyki i fizyków w rozwoju biologii XX w. Po wielkiej rewolucji naukowej w fizyce, jaka dokonała się w latach 20., daje się zauważyć wzrost zainteresowania fizyków organizmami żywymi i problemami biologii. Doszło do tego po raz pierwszy od XVII w., a między tymi cezurami wybitni przedstawiciele fizyki nierzadko demonstrowali brak zrozumienia dla metod i zagadnień nauk o życiu. Zupełnie inny stosunek demonstrował w latach 30. Nils Bohr na swych słynnych seminariach poświęconych integracji nauk przyrodniczych wokół nowoczesnej fizyki. Pod ich wpływem prace nad zagadnieniami biologii podjął M. Delbrück, który wraz z genetykiem N. W. Timofeefem-Resovskim, także uczestnikiem kopenhaskich seminariów, był autorem pionierskich badań nad indukowaniem mutacji pod działaniem promieni X. Wielkie znaczenie w przełamaniu lodów odegrała także książka E. Schrödingera (1944) „What is Life”, podkreślająca niezwykłość systemów żywych z punktu widzenia fizyki. Książka odniosła sukces i wywarła duży wpływ na młode pokolenie fizyków, z których wielu zajęło się badaniami biologicznymi. Wśród nich znaleźli się między innymi A. Kornberg i F. Crick, wybitni twórcy biologii molekularnej. Ten import szarych komórek dopełniał rozpoczęty już wcześniej proces zapożyczania metod i aparatury fizycznej do badania obiektów i procesów biologicznych. Takie instrumenty badawcze jak ultrawirówka, mikroskop elektronowy, dyfrakcja promieniami X, chromatografia i ich kolejne udoskonalenia, przeobraziły warsztat biologa dostarczając niezwykle precyzyjnych danych o zjawiskach mikrofizycznych zachodzących w ustrojach żywych. Pod wpływem nauk fizycznych zaczęła rozwijać się dziedzina biologii teoretycznej, której program przypomina fizykę teoretyczną w zastosowaniu do biologii. To co można powie-

zieć o stosunku biologii do fizyki znajduje także zastosowanie w odniesieniu do chemii. Metody i pojęcia chemiczne znalazły ogromne zastosowanie w wielu działach nauk o życiu, przy czym daleko za granicami fizjologii, biochemii i biologii molekularnej — język chemiczny jest jednym z uniwersalnych sposobów opisu procesów biologicznych i związków organizmów ze środowiskiem. Ogromna rola metod zapożyczonych od fizyki i chemii rodzi problem redukcjonizmu — pełnego sprowadzenia biologii do nauk fizykalnych. Sądzę jednak, że koniec XX w. zastaje przyrodników w przekonaniu o integralności biologii, stanowiącej autonomiczną dziedzinę badania i syntezy, chociaż obejmującą problemy tak różne jak reintrodukcja rysia w Kampinoskim Parku Narodowym i biosynteza białka.

W STRONĘ EKSPERYMENTU

Ucieczka od morfologii w stronę dyscyplin eksperymentalnych, stała się także znamienym rysem rozwoju biologii, który zaznaczył się już w pierwszych latach XX w. Jest to, jak się wydaje, efekt kombinowany kilku czynników, wśród których nie małe znaczenie mógł mieć efekt pokoleniowy. Do głosu doszły pokolenia urodzone po 1860 r., a kohorta ta wyrosła w innym klimacie intelektualnym i kierowała się innymi przekonaniami niż pokolenie ich ojców duchowych. Młodzi byli często nosicielami buntu przeciwko objaśnianiu historycznemu zjawisk biologicznych i odczuwali niedosyt wywołany spekulatywnym często charakterem ówczesnych doktryn ewolucyjnych. W tej sytuacji umysły zwracały się raczej ku zagadnieniom związanym z funkcją, niż z budową organizmów żywych. Nastąpił wielki zwrot ku problemom i metodom kartezjańskiego programu w biologii. Ta wielka konwersja wyrażała się niekiedy w biografii oddzielnych badaczy. Na przykład William Bateson, autor klasycznych badań nad jelitodysznymi i ich znaczeniem dla filogenezy strunowców (1884), miał stać się badaczem zmienności skokowej (1897), a następnie jednym z najbardziej znanych pionierów mendelizmu, między innymi autorem takich terminów jak homo- i heterozygota. Podstawową metodą badawczą miał, zamiast obserwacji, stać się eksperyment, to jest obserwacja dokonywana w kontrolowanych przez odpowiednie przyrządy warunkach, umożliwiającą mierzenie poszczególnych parametrów zjawiska. W tym duchu wypowiadali się na początku wieku tak wpływowi biolodzy jak: T. H. Morgan i W. Johannsen. Eksperyment nie był oczywiście niczym nowym — od dawna święcił triumfy w fizjologii, osiąga-

jąc szczyty doskonałości w pracach takich badaczy jak: W. L. F. Helmholtz, C. F. W. Ludwig czy Claude Bernard. Nowe miało być jego przewodnie znaczenie dla wszystkich nauk o życiu. Tym tłumaczy się powodzenie wpraw embiologii doświadczalnej (mechaniki rozwoju), a następnie genetyki, które wkrótce zajęły przodujące miejsce pozostawione przez morfologię i ewolucjonizm. Od lat 20. umysły biologów zaczęła przyciągać, w coraz to większym stopniu, ekologia, ze swymi nowymi metodami badań terenowych i doświadczeń laboratoryjnych. Ogólnie biorąc, metody eksperymentalne leżą u podstawy głównych osiągnięć biologii XX w. Ostatnią, być może, próbą w wielkim stylu odrodzenia biologii w oparciu o morfologię ewolucyjną, było dzieło Ludwiga Plate „Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre” (1922), które, rzecz jasna, nie mogło zmienić kierunku wydarzeń. Nie wytrzymało natomiast krytyki pogląd, że odejście od metod morfologicznych w biologii wywołane było wyczerpaniem się tematyki. Chociaż przewyższenie jednostronnego prymatu morfologii w naukach o życiu prowadziło do wielce korzystnego dla nauki rozszerzenia frontu badań, nie obeszło się bez pewnych następstw negatywnych. Należało do nich niemal zupełne zarzucenie badań w dziedzinie anatomii i embriologii porównawczej, co miało doprowadzić pośrednio do osłabienia również systematyki. Przez dużą część XX w. dyscypliny te uważano za przestarzałe, a ich rolę za zamkniętą. Dopiero w ostatnim dziesięcioleciu zaznaczył się odwrót od tego jednostronnego punktu widzenia.

BIOLOGIA IN SILICO

W II połowie XX w. dalszy rozwój metod eksperymentalnych w wielu działach biologii nie byłby do pomyślenia bez równoczesnego stosowania metod komputerowych, umożliwiających ciągłą rejestrację ogromnej masy sygnałów i danych oraz ich natychmiastową analizę. Nowoczesne urządzenia elektroniczne pozwalają na wizualizację wielu zjawisk i procesów biologicznych, których inaczej nie można by śledzić. Szczególne znaczenie ma modelowanie systemów i procesów biologicznych w szczególności w neurobiologii, biologii molekularnej i ekologii. Badanie właściwości takich modeli, ustalanie stopnia ich zgodności z realnymi obiektami i procesami biologicznymi, pozwala często lepiej poznać ich przyczyny i mechanizmy, a niekiedy wykryć nieznane, potencjalne ich możliwości. Przykładem może być komputerowe symulowanie właściwości sieci nerwowych czy też przebiegu ewolucji. Współczesny biolog

eksperymentalny poświęca wiele czasu na badanie wirtualnego życia, jako środka do zrozumienia życia realnego. To podejście, tak charakterystyczne dla biologii II połowy XX w., jest często określane jako metoda *in silico*, uzupełniająca wcześniejsze metody i podejścia do obiektów żywych znane jako metody *in vivo* oraz *in vitro*.

PODJĘCIE BADAŃ NAD POWSTANIEM ŻYCIA

Biolodzy końca XIX w. traktowali problem powstania pierwszych istot żywych jako niezgłębioną tajemnicę. W tym duchu wypowiadał się między innymi E. Du Bois-Reymond w swym słynnym wystąpieniu w 1872 r., stanowiącym swoiste *credo* ówczesnej nauki. Na przełomie lat 1920–30 nastąpiła znamienna zmiana nastrojów, przy czym pionierską rolę odegrały prace A.I. Oparina i J.B.S. Haldane'a. Poczynając zaś od lat 50. problemy ewolucyjnego powstania systemów żywych z materii nieożywionej stały się przedmiotem systematycznych i poważnych badań, prowadzonych przez liczne grupy badaczy, wśród których nie brakowało najwybitniejszych nazwisk (H. J. Muller, J. D. Bernal, M. Eigen, G. Wald). Podstawę tych poglądów stanowi teza naturalistyczna, że materia i energia pozostawione same sobie, to jest bez udziału inteligencji spoza kosmosu, mogą wytworzyć życie. Większość tych teorii przyjmuje, że powstawanie pierwszych układów przedbiologicznych poprzedzone było długim etapem ewolucji chemicznej, która być może zapoczątkowana została jeszcze w obłoku protoplanetarnym. Układy żywe powstać mogły tylko w specjalnych warunkach istniejących na pierwotnej Ziemi. Natomiast ich powstawanie z materii nieożywionej w obecnych warunkach panujących na naszej planecie jest niemożliwe. Współczesne teorie biogenezy odwołują się do procesów samoorganizacji materii, ale przedstawiane scenariusze tych przemian są nadal przedmiotem dyskusji. Pojawienie się wśród przyrodników (biologów, geologów, geochemików) grupy określanej żartobliwie jako „origin of lifers” jest znamennym rysem nauki XX w. Jednak dla ostatnich lat XX w. charakterystyczne było podjęcie zupełnie odmiennego programu badań, mianowicie próby syntezy *in vitro* minimalnego genomu wystarczającego do sprawnego funkcjonowania organizmu. Autorem tego programu sformułowanego na początku 2000 r. jest Clyde Hutchinson. Podstawę do tego programu dały badania nad eksperymentalną degradacją genomów drobnoustrojów o szczególnie prostej budowie aparatu genetycznego (bakteria *Mycoplasma*). Jak w gigantycznym sprzężeniu zwrot-

nym ewolucja kulturowa pod koniec XX w. pozwala człowiekowi postawić jego inteligencję

jak czynnik poprzedzający biogenezę i czyni z niego prawdziwego uzurpatora dzieła Stworzenia.

DROGI I BEZDROŻA ANALIZY HISTORYCZNEJ

Analiza historyczna rozwoju nauki w dłuższym przedziale czasu wymaga przezwyciężenia pewnych deformacji wynikających z obiegowego sposobu myślenia i charakteru dostępnych informacji. Umysł nasz skłonny jest przeceniać znaczenie ostatnich osiągnięć nauki (uznawanych często za ostateczne!), a niedoceniać wcześniejsze odkrycia i poglądy, choćby z tego powodu, że w takim czy innym stopniu utraciły swą aktualność. Tymczasem właśnie analiza historyczna wykazuje, że wiele z tych wcześniejszych poglądów stanowiło logicznie niezbędne ogniwo dla dalszych badań i dla postępu nauki. Dlatego ich znaczenie nie może być określane wyłącznie, lub głównie, stopniem ich aktualności lub zgodności z obecnie przyjętym punktem widzenia, ale raczej tą rolą operacyjną jaką odegrały one w realnym rozwoju wydarzeń, nie wolnym od paradoksów i błędzenia. Ta sprawa naprowadza nas na zagadnienie tak zwanego „whiggishness”, to jest dosłownie mówiąc, liberalnego stosunku do koncepcji i idei przeszłości, które są niewłaściwie postrzegane i oceniane, głównie lub wyłącznie, z punktu widzenia obecnie przyjętych poglądów. Inaczej mówiąc, chociaż „whiggishness” jest jednym z możliwych punktów widzenia, to trzeba pamiętać, że deformuje on obraz wydarzeń i nie pozwala zrozumieć na przykład trwałości pewnych teorii i założeń metodologicznych mimo, że w końcu okazały się nietrafne.

Okres stu lat jest dostatecznie długi, aby pewne ważne wydarzenia, odkrycia i poglądy poszły w niepamięć. Wprawdzie dostępne w literaturze, nie funkcjonują już w umysłach współczesnego badacza. Zadaniem analizy historycznej jest przypomnienie tych odkryć i wykazanie ich ważności. Trzeba przy tym pamiętać, że współczesny uczony, w tym także biolog, pracuje pod niezwykłą presją bieżącej literatury, stwarzającej iluzję, że większość faktów na-

ukowych została wykryta w ostatnich latach. To samo zdaje się odnosić do koncepcji teoretycznych. Rozpatrując rozwój nauki w dużym interwale czasu można więc paść ofiarą deformacji zapisu historycznego. W paleontologii mamy do czynienia z podobnym zjawiskiem wywołanym deformacją zapisu kopalnego, a znany paleontolog amerykański David Raupp nadał mu nazwę „pull of the recent” — ciąg terażniejszości. Widzenie przeszłości wymaga więc korekty dostępnych nam danych i przywrócenia właściwych proporcji. Z drugiej strony istnieje możliwość, że niektóre niedawno odkryte fakty i sformułowane teorie nie zostały dostatecznie ocenione i że ich „prospektywne znaczenie” okaże się znacznie większe od tego, które im obecnie przypisujemy. Także dlatego bilans historyczny biologii w XX w. nie może być zamknięty ani obecnie, ani w najbliższych latach.

Historia problemów i koncepcji naukowych przypomina, iż powiedzenie: „nowe to dobrze zapomniane stare”, jeśli nie brać go zbyt dosłownie, zawiera sporo prawdy. W każdym razie, odkrycie zjawisk, na które nikt przed tym nie zwracał uwagi i sformułowanie koncepcji w każdym calu nowatorskich jest stosunkowo rzadkim wydarzeniem. Wiele idei naukowych było poprzedzonych przez wcześniejsze myśli torujące im drogę, wiele ważnych faktów obserwowano wcześniej, ale nie uzyskiwały one uznania lub zrozumienia. Rozwój nauki nie przypomina przy tym konsekwentnego dążenia do osiągnięcia zamierzonego celu, ale przeciwnie nie jest wolny od meandrów i paradoksów, nie raz trudnych do objaśnienia. Przyrodnik musi pamiętać, że chociaż jego badania dotyczą obiektywnych i uniwersalnych zjawisk i praw natury, nauka w ramach której wypada mu pracować jest działalnością na wskroś ludzką, nie wolną od żadnej z ułomności natury ludzkiej.

PANORAMICZNE SPOJRZENIE NA ROZWÓJ BIOLOGII XX WIEKU

W moim spojrzeniu na rozwój nauk biologicznych w XX stuleciu chciałbym zaproponować wyróżnienie tego co zasługuje na nazwę głównego nurtu rozwoju tych nauk, do którego w XX w. należy bezsprzecznie nauka o dziedziczności (genetyka) oraz te kierunki, które powstały z syntezy genetyki z innymi dyscyplinami biologii. Z rozwojem tego głównego nurtu, zwią-

zane były wszystkie, lub niemal wszystkie, przełomowe wydarzenia w historii biologii XX w. — rewolucje naukowe. Używam tego terminu w szerokim znaczeniu, rozumiejąc pod nim wszystkie wydarzenia na tyle ważne, że wywierają one wpływ na rozwój metod badawczych i koncepcji teoretycznych we wszystkich lub w bardzo wielu dziedzinach nauk o życiu. Pojęcie to

odbiega więc od klasycznego pojęcia rewolucji naukowej sformułowanego przez T. Kuhna (1962). Tym niemniej trudno nie zauważyć, że tak jak to wymagał Kuhn, rewolucje naukowe, także w biologii, wiążą się z nieciągłością w rozwoju podstawowych pojęć teoretycznych (paradygmatów). Powstają albo całkowicie nowe paradygmaty, albo dochodzi do głębokiego zredefiniowania dotychczas używanych pojęć.

Nie oznacza to, że poza wskazanym głównym nurtem, stanowiącym jakby magistralę rozwoju biologii XX w., nie dokonano wielkich odkryć i nie sformułowano teorii o przełomowym znaczeniu. Zaliczyć do nich należy przede wszystkim badania nad układami integrującymi: nerwowym (m. in. odkrycia I.P. Pawłowa, J. Konorskiego i in.) oraz dokrewnym (odkrycie hormonów i ich roli regulacyjnej), a także wykrycie witamin (K. Funk) i ich znaczenia, ustalenie głównych szlaków metabolicznych komórki, czy też ustalenie biofizycznych i molekularnych mechanizmów fotosyntezy. Sądzę, że mimo ich ogromnego znaczenia, odkrycia te nie wywarły jednak równie wielkiego wpływu na rozwój nauk o życiu co wydarzenia głównego nurtu. W przyszłości jednak wydarzenia spoza głównego nurtu mogą okazać się równie ważne i być może w XXI w. niektóre z nich okażą się przewodnimi ideami biologii.

Proponuję wyróżnienie trzech rewolucji naukowych w historii biologii XX w.: 1) rewolucji mendlowskiej, 2) rewolucji związanej z powstaniem syntetycznej teorii ewolucji oraz 3) rewolucji związanej z powstaniem biologii molekularnej.

REWOLUCJA MENDLOWSKA

Istnieje duża zgodność poglądów, że wydarzeniem inaugurującym rozwój biologii w odchodzącym stuleciu stało się powtórne odkrycie praw G. Mendla w 1900 r. Dokonali tego niezależnie: H. de Vries, C. Correns i E. Tschermak. Wszyscy trzej oświadczyli, że otrzymali proporcje mendlowskie prowadząc własne badania nad mieszańcami roślin, a zapoznali się z opublikowaną w 1866 r. pracą Grzegorza Mendla dopiero po ich wykonaniu. Współcześni historycy nauki nie wykluczają jednak, że mogli te prace znać wcześniej i że to pomogło im przeprowadzić ich własne eksperymenty (OLBY 1985). Sprawa priorytetu była równie drażliwa w 1900 r., jak i zawsze przedtem i potem. W każdym razie wtórne odkrycie praw Mendla zakończyło tak charakterystyczną dla biologii XIX w. ignorancję w sprawach dziedziczności i postawiło jej badanie na mocnych podstawach eksperymentalnych. Odkrycie to zapoczątko-

wało zarazem powstanie kierunku badawczego zwanego „mendelizmem”, u podstawy którego leżał paradygmat o dyskretnym i korpuskularnym charakterze materialnych nośników dziedziczności („Faktoren” w terminologii Mendla), które zachowują trwałość w procesach hybrydyzacji i nie ulegają rozcieńczeniu lub kontaminacji w kolejnych pokoleniach mieszańców. Mendelizm zrywał więc z dziewiętnastowiecznym poglądem porównującym krzyżowanie „do mieszania się krwi”, czyli z teorią tak zwanego „blending inheritance”, i głosił niezwykłą trwałość czynników odpowiedzialnych za powstawanie elementarnych cech morfologicznych i funkcjonalnych organizmu (tzw. twarda dziedziczność).

Powstanie mendelizmu oznaczało, że badania nad dziedzicznością stają się samodzielną dyscypliną, uwolnioną od służebnej roli na rzecz takich czy innych doktryn ewolucyjnych, bowiem charakterystycznym rysem biologii poprzedniego stulecia było kształtowanie się poglądów na dziedziczność w ramach wielkich teorii ewolucyjnych: lamarkizmu czy neolamar-kizmu, darwinizmu czy też neodarwinizmu. Mendelizm znalazł natychmiast zastosowanie w rolnictwie i hodowli prowadząc do udoskonalenia metod selekcji, a częściowo także w medycynie, gdzie zrozumiano przyczyny chorób dziedzicznych i opracowano metody ograniczania ich występowania (eugenika). Prawa Mendla równie dobrze opisywały dziedziczenie maści koni i krów, jak i cech określających kształt kłosa i ilość w nim ziaren pszenicy, przekazywanie cech warunkujących hemofilię czy grupy krwi. Szybko stało się jasne, że mają one znaczenie uniwersalne, chociaż z początku nie brakowało prób przedstawienia ich jako praw cząstkowych, opisujących szczególne przypadki dziedziczenia cech (na takim stanowisku stał m.in. A. R. Wallace, współtwórca teorii doboru naturalnego). Wykrywano coraz to nowe formy przekazywania się cech dziedzicznych, wynikające ze wzajemnego oddziaływania czynników dziedzicznych (epistaza, cechy polimeryczne itd.) i wprowadzano pewne korekty do pierwotnych pojęć teorii. Ważne znaczenie miało wprowadzenie pojęć genu, genotypu i fenotypu przez W. Johannsena (1909), należących do podstawowych terminów biologii XX w. Sukcesy nauki o dziedziczności wywołały falę entuzjazmu wśród biologów i przyczyniły się do wzrostu prestiżu tej nauki i oczekiwań społecznych, traktujących teraz biologię jako naukę ścisłą. Metody genetyczne zaczęły przenikać do wielu dziedzin nauk o życiu.

Uniezależnienie się genetyki pociągnęło za sobą również pewne mniej korzystne konse-

kwencje, a mianowicie to, że w początkowej swej fazie genetyka, będąc wprawdzie modelem nowoczesnej nauki biologicznej, rozwijała się we względnej izolacji od pozostałych nauk o życiu. Wprawdzie MORANGE (1998) uważa, że taki etap był konieczny dla ukształtowania się własnych metod i problematyki w nauce o dziedziczności, ale nie trudno dostrzec i ujemne tego skutki. Opóźniła się synteza genetyki i embriologii, szczególnie zaś niekorzystny był rozwój wydarzeń na pograniczu genetyki i ewolucjonizmu. Rozdźwięk między mendelistami i darwinistami na temat czynników i mechanizmów ewolucji urósł do jednego z największych paradoksów w historii biologii XX w. i wpłynął na ugruntowanie się na z górą ćwierć stulecia przekonania, że odkrycia genetyki podrywają podstawy darwinowskiej teorii ewolucji drogą doboru naturalnego. Do takich odkryć zaliczano wykrycie zjawiska, że zmienność ciągła, którą Darwin uważał za główny materiał ewolucyjny, ma charakter modyfikacji fenotypowych i nie jest dziedziczna, zaś zmiany dziedziczne są skokowe i prowadzą do powstawania gotowych form gatunkowych. Wskutek tego rola doboru naturalnego zostaje sprowadzona do roli słynnego „sita” i nie odgrywa on żadnej roli twórczej w powstawaniu genotypów. Tym samym powstawanie zmienności jest w zasadzie istotą całego procesu ewolucyjnego. Powstawanie mutacji miało być, zgodnie z teorią de Vriesa, ograniczone do szczególnych okresów zwanych okresami mutacji, co przydawało ewolucji biologicznej charakter procesu całkowicie spontanicznego. Równie duży wpływ wywarły badania W. Johansena nad efektami selekcji w populacjach i liniach czystych. Wykazywały one, że dobór naturalny jest tylko początkowo efektywny, prowadzi bowiem do wyodrębnienia z populacji (będącej mieszaniną genotypów) określonej linii genetycznej (l. czystej), reprezentującej tylko jeden genotyp, następnie zaś nie daje dalszego efektu. Uważano, że wyniki te godzą w ugruntowane w darwinizmie i neodarwinizmie przekonania o przewodnim i twórczym znaczeniu doboru naturalnego w procesach ewolucji. Na tej podstawie zaczęto mówić o upadłości darwinowskiej koncepcji ewolucji drogą doboru naturalnego. Nie podważało to samej idei ewolucji biologicznej, ale czołowi przedstawiciele mendelizmu, W. Bateson i J. P. Lohs, wyrażali poglądy noszące charakter całkowicie preformistyczny i odrzucające w istocie powstawanie nowości w procesach ewolucji. Znakomity przegląd tych koncepcji ewolucyjnych z okresu mendelizmu dał KLECKI w swym dziele „Gatunek i rasa” (1924). Panujący chaos pojęciowy przyczynił się do powstania atmosfery sceptycyzmu w stosun-

ku do pojęć i koncepcji ewolucyjnych, charakterystyczny dla pewnego okresu w historii biologii XX w., który E. Dodson trafnie określił jako „okres agnostycyzmu ewolucyjnego” (mniej więcej 1900–1930). Ślad ówczesnych nastrojów znalazł swój wyraz w książeczce — esesju Jana Dembowskiego „O istocie ewolucji” (1921).

Nowe oblicze genetyki kształtowało się także w sporze z neolamarkizmem — o dziedziczenie cech nabytych (tzw. miękka dziedziczność). Wielu biologów zajmujących się problemami dziedziczności stało na stanowisku, że prawa Mendla nie mają znaczenia ogólnego i że występują jeszcze inne sposoby przekazywania cech. Wbrew pracom Weismanna, który teoretycznie i eksperymentalnie udowydniał, że dziedziczą się tylko zmiany szlaku płciowego, teoria dziedziczenia cech nabytych znajdowała licznych zwolenników. Przytaczano wyniki licznych eksperymentów dowodzących bezpośredniej indukcji nowych cech pod działaniem silnych bodźców środowiska, trwałych zmian cech fenotypu i tak dalej. Część tych danych zawierała wartościowe fakty empiryczne, chociaż nie miała przypisywanego im znaczenie teoretyczne. Sytuacja taka utrzymywała się do połowy lat 20. Afera jaka rozpętała się wokół nierzetelności wykrytych w badaniach wiedeńskiego biologa P. Kammerera, jednego z najbardziej znanych zwolenników teorii dziedziczenia cech nabytych, sprzyjała odwróceniu się większości biologów od tej zasady, stanowiącej w XX w. relikty tradycyjnego i w istocie zdroworozsądkowego myślenia o sprawach dziedziczności. Uwolnienie się od witalizmu i koncepcji miękkiej dziedziczności, przyczyniło się do metodologicznej modernizacji biologii i sprzyjało szybkim jej postępom w nadchodzącym 25-leciu.

NOWOCZESNA SYNTEZA EWOLUCYJNA

Kształtowanie się nowoczesnej syntezy ewolucyjnej jest przedmiotem szczegółowej analizy w pracy „The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology” wydanej pod redakcją MAYRA i PROVIN’A (1989), a przedstawiającej materiały specjalnej konferencji, która odbyła się w 1974 r. Z materiałów tych, oraz ze wcześniejszej literatury, wynika, że okres właściwej syntezy przypadający na lata 1936–1947 był poprzedzony głęboką przebudową poglądów wewnątrz samej genetyki. Polegały one między innymi na redefinicji pojęcia mutacji. Weszło ono do nauki w swoistej wersji nadanej mu przez autora samego terminu H. de Vriesa (1901–1903). Późniejsze badania szkoły T. H. Morgana wykazały wbrew poglądom de Vriesa, że w większości wypadków zmiany genów wyra-

żają się niewielkimi odchyleniami cech fenotypu i że właśnie takie mutacje stanowią prawdopodobnie budulec ewolucji. Równocześnie ustalono, że mutacje w tym nowym znaczeniu, pojawiają się w każdym pokoleniu, z pewną charakterystyczną dla każdego typu mutacji częstością. Nie ma więc powodu, aby jak to chciał de Vries, wiązać pojawianie się mutacji z jakimś szczególnym okresem w historii gatunku (okres mutacyjny). Wykazano również, że takie mutacje, jakie Morgan wykrył w laboratoryjnych populacjach muszki owocowej, występują szeroko w populacjach naturalnych, czemu sprzyja ich recesywny charakter i diploidalna organizacja genomu. Wykrycie tej tajemnicy przyrody zawdzięczamy rosyjskiemu zoologowi i genetykowi S. Czetwerikowowi (1926), który dowiódł, że naturalne populacje zwierząt i roślin nie reprezentują homozygotycznego typu dzikiego, jak mniemali mendeliści, ale są, jak to określił, „nasycone mutacjami jak gąbka wodą”. Elementarny proces ewolucyjny polega na zmianie częstości tych mutacji w lokalnych populacjach, złożonych ze swobodnie krzyżujących się osobników. Populacje te otrzymały nazwę „populacji mendlowskich”, chociaż Mendel nie miał pojęcia o ich istnieniu, chodzi tu jednak o podkreślenie, że w takich populacjach przejawiają się statystyczne efekty praw Mendla. Zagadnienie to podjęte zostało już w 1909 r. przez Hardyego i Weinberga, którzy dowiedli, że krzyżowanie samo przez się nie wpływa na częstość alleli w populacji. Dalsze badania dowiodły, że poszczególne osobniki będąc nosicielami oddzielnych genotypów, wskutek ustawicznego krzyżowania i wymiany genów, tworzą tak zwaną pulę genową populacji — zbiorowy genotyp — czy też system genetyczny, nadbudowany nad systemem genetycznym osobnika. Zróżnicowana zdolność do przekazywania swych genów następnemu pokoleniu, czyli tak zwana wartość adaptacyjna albo dostosowanie (ang. fitness), jest wynikiem działania doboru naturalnego na strukturę genetyczną populacji. Te myśli legły u podstaw „genetycznej teorii doboru naturalnego”, sformułowanej w pracach A. R. Fishera (1930) i J.B.S. Haldane’a (1932). Rozważa ona współoddziaływanie krzyżowania, pojawiania się nowych mutacji i doboru naturalnego na skład genetyczny populacji mendlowskich. Pojęcie doboru (selekcji) zostało tu zdefiniowane w nowy sposób, umożliwiające doświadczalne mierzenie jego efektywności. Teoria ta stanowi kamień węgielny nowoczesnych poglądów na mechanizmy ewolucji, ale jak słusznie zauważa E. Mayr, nie może być uważana za kompletną syntezę, stanowi bowiem tylko teorię mikroewolucji. Specjacja i transpecyficz-

ne przemiany ewolucyjne (makroewolucja) pozostają poza ramami tej teorii. Znaczenie tej cząstkowej syntezy było jednak ogromne: zespoliła ona pojęcia genetyki mendlowskiej z darwinowską teorią doboru naturalnego, przywracając tym samym darwinizm do arsenału pojęć współczesnej biologii.

Właściwa synteza ewolucyjna polegała na połączeniu wyników uzyskanych przez dwie całkowicie odrębne tradycje badawcze: tradycji eksperymentalnej biologii, głównie genetyki, z tradycją biologii terenowej reprezentowanej przez systematykę, biogeografię i ekologię. Wykorzystano tu fakt, że gatunki są zróżnicowane nie tylko na niezliczone populacje lokalne, ale także często na oddzielne rasy czy podgatunki, czyli są politypowe. Zajmują one część ogólnego obszaru rozprzestrzenienia gatunku, a na swych granicach często intergradują, wykazując strefy pośrednie pod względem wielu cech. Obok dobrze wykształconych ewolucyjnie gatunków, w przyrodzie występują półgatunki, rezultaty niedokończonych specjacji. Wszystko to wskazuje, że nowe gatunki powstają stopniowo w wyniku twórczego działania doboru naturalnego oraz izolacji przestrzennej i rozrodczej. Dlatego spokrewnione gatunki różnią się zazwyczaj dużą liczbą genów, pojedyncze mutacje nie stanowią bowiem gotowych form gatunkowych (jak to sądzili mendeliści), ale jedynie budulec — cegiełki procesu specjacji. Nowoczesna teoria powstawania gatunków została sformułowana, na podstawie genetycznej teorii doboru naturalnego i badań nad zmiennością populacji naturalnych, przez Th. Dobzhanskyego w jego dziele „Genetics and the Origin of Species” (1937). Ma ono znaczenie niemal kanoniczne. Dalszy rozwój nowoczesnej syntezy ewolucyjnej uzyskała w dziełach E. MAYRA (1940) „Systematics and the Origin of Species” oraz J. Huxleya (1942) „Evolution: the Modern Synthesis”. Ugruntowały one poglądy na mikroewolucję i powstawanie gatunków, podzielane obecnie przez większość ewolucjonistów.

Szczególnie doniosłe znaczenie miało sformułowanie teorii specjacji geograficznej przez E. Mayra (1949, 1963), w której uwzględnionej zostały zdobycze współczesnej genetyki populacyjnej, ekologii i biogeografii. Stanowi ona solidne jądro współczesnych poglądów na proces ewolucyjny i koryguje pewien niedostatek klasycznej teorii Darwina, a mianowicie nie docenianie roli izolacji geograficznej.

Natomiast pierwszą próbę sformułowania teorii makroewolucji, z szerokim wykorzystaniem danych paleontologii podjął G.G. Simpson (1944) w „Tempo and Mode in Evolution”. Wydarzenia makroewolucyjne dochodzą do skutku

w wyniku kumulowania się procesów mikroewolucyjnych zachodzących w przyspieszonym tempie. Dlatego formy przejściowe, reprezentowanie przez nieliczne i krótkotrwałe populacje, z reguły nie zachowują się w stanie kopalnym. Nie świadczy to jednak o tym, aby same procesy powstawania taksonów szczebla ponadgatunkowego były skokowe. Jest to stanowisko bardzo charakterystyczne dla całej syntetycznej teorii ewolucji.

Poglądy Simpsona stanowiły zarazem przewrót w paleontologii, która na przełomie stuleci stanowiła twierdzą neolamarkizmu. Przyjęcie poglądu, że proces ewolucyjny jest nie tyle realizacją pewnego inicjalnego potencjału ewolucyjnego, ile składa się z doraźnych rozwiązań przystosowawczych (jest oportunistyczny) — było wówczas zaskakującą nowością dla większości paleobiologów. Pogląd ten torował sobie drogę w ostrym sporze z alternatywnym punktem widzenia, reprezentowanym przez badaczy niemieckich (O.H. Schindewolf, K. Beurlen i in.), którzy starali się udowodnić skokowe powstawanie dużych grup systematycznych i wtórne tylko znaczenie przystosowań w ewolucji.

W stulecie darwinizmu (1959) nowoczesna synteza ewolucyjna stanowiła dobrze ugruntowaną teorię, przyjmowaną przez większość biologów i stanowiła część kanonicznej wiedzy biologicznej. Jest ona przykładem rewolucji naukowej, która nie polegała na odkryciu zupełnie nowych faktów, ale stanowiła rezultat przewartościowania poglądów, uwolnienia nauki od wprowadzone szeroko rozpowszechnionych, ale błędnych interpretacji. Przede wszystkim zerwano z poglądem o upadłości darwinowskiej teorii doboru naturalnego i przywrócono jej pełne znaczenie naukowe. Amerykański historyk biologii P.J. Bowler (1989) uważa, że właściwa rewolucja darwinowska w biologii dokonała się dopiero w latach 1930–1940 i związana jest właśnie z powstaniem syntetycznej teorii ewolucji (STE). W latach 1860–1880 burzliwa debata wywołana opublikowaniem dzieła K. Darwina „O powstawaniu gatunków”, ugruntowała wprowadzenie idei ewolucji w biologii, ale nie doprowadziła do dominacji darwinizmu wśród teorii ewolucyjnych. Dopiero w XX w. syntetyczna teoria udowodniła, że współczesna biologia jest nie do pomyślenia bez darwinowskiej teorii doboru naturalnego. Także inne znane koncepcje i terminy zyskały w ramach tej nowej teorii odmienne znaczenie, a ciągłość terminologiczna często maskuje nieciągłości pojęciowe. Tak jest na przykład z terminem mutacja, który, jak już wspominałem, przyjął się w zupełnie innym od pierwotnego znaczeniu. Historia takich ter-

minów wykazuje, że słowa są często trwalsze od pojęć, które oznaczają. Nowoczesna synteza ugruntowała także współczesne pojmowanie ewolucji, jako procesu przebiegającego w populacjach, którego elementarnym wyrazem jest zmiana częstości genów (alleli) w populacjach, zaś elementarnym wydarzeniem jest powstanie nowego gatunku. Z tej perspektywy odmiana ewolucjonizmu, jaka panowała na przełomie stuleci oraz na początku XX w. zasługuje na nazwę transformizmu. Traktowała ona ewolucję jako proces osobniczy i doszukiwała się analogii między okresami życia indywidualnego (młodość-dojrzałość-starzenie), a historią szczepów organicznych. Zakładano, że proces ewolucyjny polega na kierunkowym przekształcaniu się wszystkich osobników danego gatunku w przeciągu kolejnych pokoleń. Obecnie przyjęty model procesu ewolucyjnego, który można nazwać wariacyjnym (D. Futuyma 1999), przyjmuje, że w każdym pokoleniu wytwarza się wielokierunkowa zmienność, z której tylko część zgodna jest z kierunkiem zmian ewolucyjnych. W różnicach tych punktów wyjścia wyraża się między innymi nieciągłość w rozwoju pojęć teoretycznych biologii ewolucyjnej wywołana rewolucją naukową, jaka się w niej dokonała w XX stuleciu.

Syntetyczna teoria ewolucji jest też dobrym przykładem odkrycia wielokrotnego. Chociaż główni autorzy nowej teorii, należący do anglo-amerykańskiego kręgu nauki, pozostawali z sobą w kontakcie i wymieniali swe poglądy, to w izolowanych przez II wojnę światową Niemczech i byłym Związku Radzieckim, dwaj inni uczeni: B. Rensch i I.I. Schmalhausen doszli do niemal identycznych poglądów na temat czynników i mechanizmów ewolucji. Wielka synteza ewolucyjna wisiała w powietrzu lat 30. i 40. XX wieku. Jej znaczenie trudno przecenić, położyła ona bowiem kres dramatycznemu rozdarciu biologii, wywołanemu przez kontrowersje między pionierami nauki o dziedziczności a badaczami ewolucji. Zapoczątkowała także dynamiczny rozwój biologii ewolucyjnej, wyraźnie widoczny od początku lat 50.

Rozwój ten w dużej mierze polegał na zastosowaniu twierdzeń nowoczesnej syntezy dla analizy i objaśniania poszczególnych procesów i zjawisk ewolucyjnych. Na przykład specjalną dyskusję wywołała ocena roli dryfu genetycznego, zarówno w procesach mikroewolucji, jak i we wielkich przemianach ewolucyjnych. Wielu biologów odrzucało tę rozwiniętą przez S. Wrighta koncepcję przypadkowego, to jest niezależnego od doboru naturalnego utrwalania się alleli w populacjach, tym bardziej, że opublikowane w latach 50. nowe badania nad mela-

nizmem przemysłowym (H. B. Kettlewell, N. Tinbergen, E. B. Ford) udowodniły wielką skuteczność w działaniu doboru naturalnego. Pewną zmianę nastawienia miały dopiero przynieść badania nad ewolucją molekularną, związane z postępami biologii molekularnej.

Powszechnie akceptowana syntetyczna teoria ewolucji spotykała się jednak z ostrą krytyką, idącą od biologów odrzucających całą neodarwinistyczną tradycję myślenia o ewolucji. Wśród nich wyróżniają się przedstawiciele nurtu, który można określić jako epigenetyczny antydarwinizm, bowiem odwołują się oni do danych odnoszących się do epigenotypu, to jest złożonych mechanizmów ekspresji genów w rozwoju embrionalnym i protestują przeciw temu, co nazywają „genetycznym determinizmem”. Niedawno jeden z przedstawicieli tego kierunku (R. S. Strohman 1997), zapowiedział nadchodzącą rewolucję naukową w biologii („the coming Kuhnian revolution in biology”), która zastąpi obecnie obowiązujący paradygmat molekularnej genetyki, nowym paradygmatem odwołującym się do złożonej sieci interaktywnych oddziaływań epigenotypowych. Niektórzy z epigenetycznych biologów uprawiają przy tym rodzaj retoryki (P. T. Saunders, M.-W. Ho), podkreślając prawdziwe lub wymyślone niedostatki współczesnego neodarwinizmu, inni (jak S. Løvtrup) opierają się częściowo na własnym materiale empirycznym, który, ich zdaniem, wskazuje na skokowy charakter ewolucji i znikomą rolę doboru naturalnego. Najdalej pod tym względem poszedł A. Lima-de-Faria, biolog pracujący w Szwecji, którego książka „Evolution without Selection” (1988) stanowi swoisty fenomen polegający na przedstawieniu współczesnemu Czytelnikowi poglądów neolamarckistowskich (przypominających teorię C. von Naegeliego sformułowaną 100 lat wcześniej), podanych w frazeologii biologii molekularnej.

Innym wyzwaniem dla teorii syntetycznej było powstanie koncepcji tak zwanego punktualizmu, sformułowanej przez amerykańskich paleontologów N. Eldredge’a i S.J. Goulda (1972). Postuluje ona nieciągłość w procesach specjacji i w ogóle w historii ewolucyjnej gatunku. Składałaby się ona z krótkiego epizodu specjacji, w którym dokonują się główne przemiany morfologiczne, oraz z tak zwany stasis, długiego okresu trwania gatunku, w którym dochodzi do zawieszenia przemian morfologicznych. Twórcy tej koncepcji uważali ją początkowo za uzupełnienie dotychczasowych poglądów na specjację rozwijanych przez E. Mayra w ramach syntetycznej teorii ewolucji, z czasem jednak przedstawili ją jako alternatywę dla całej tradycji darwinowskiej w ewolucjonizmie. Po-

dejście takie doprowadziło do burzliwej dyskusji w latach 1970–1980, znajdując zarówno zwolenników, jak i przeciwników. Polski paleontolog A. Hoffman opublikował kilka prac cennie krytykujących przesadne postulaty punktualistów, sam jednak uważał syntetyczną teorię za kompletny i nie wymagający uzupełnień system teoretyczny. Tymczasem część materiału empirycznego wpisuje się dobrze w postulaty punktualizmu, inne zaś stanowczo od niego odbiegają. Model punktualistyczny nie może mieć takiego znaczenia jakie mu początkowo przypisywano. Także stasis nie jest jakimś nowym stanem ewolucyjnym, ale może być wyjaśniona jako forma działania doboru stabilizującego, który w pewnym stopniu zawsze towarzyszy przemianom ewolucyjnym. Nie jest także wykluczony udział zmienności skokowej (nawet o charakterze teratologicznym) w procesach specjacji i w ewolucji na szczeblu ponad gatunkowym. Przyjęcie tych dodatkowych tez, wynikających z postępu badań, nie zmienia podstawowego paradygmatu darwinowskiego.

Ważnym wydarzeniem w biologii ewolucyjnej stało się powstanie teorii doboru krewniaczego, zapoczątkowanej pracami brytyjskiego biologa matematycznego W. D. Hamiltona (1964). Podczas gdy klasyczna teoria doboru naturalnego kładzie nacisk na indywidualny sukces rozrodczy osobnika, którego miarą jest dostosowanie (ang. fitness), teoria doboru krewniaczego zwraca uwagę na fakt, że zwierzęta występują często w skupieniach (rodzinach, stadach, rojach), obejmujących liczne blisko spokrewnione osobniki. Dostosowanie, rozumiane jako zdolność przekazania danego zespołu genów do następnego pokolenia, zależy nie tylko od indywidualnego sukcesu, ale także od sukcesu krewniaków. Teoria Hamiltona operuje więc pojęciem łącznego dostosowania. Tłumaczy ona sens działań altruistycznych, to jest takich jak obrona rodzeństwa, obrona ula lub roju. Altruista ponosi określone straty na własnym dostosowaniu, ale są one z nawiązką zwracane w formie dostosowania łącznego. Wielkim sukcesem Hamiltona było wyjaśnienie sensu zachowania altruistycznego tak zwanych robotnic w rojach owadów błonkoskrzydłych (pszczoł, mrówek). Osiągają one większe dostosowanie opiekując się swymi siostrami, niż gdyby wydawały własne potomstwo, zaś te paradoksalne stosunki wynikają z haplodiploidalnego sposobu determinacji płci u tych owadów. Pojęcia teorii doboru krewniaczego pozwalają lepiej tłumaczyć zachowania zwierząt, gdzie obok agresji występują przejawy współpracy i altruizmu. Badania R. L. Triversa ujawniły złożone stosunki między rodzicami i potomstwem oraz wprowadziły pojęcie tak zwanej inwestycji

rodzicielskiej. Ważne znaczenie miało wprowadzenie teorii gier do ekologii ewolucyjnej i wykrycie roli strategii ewolucyjnych dla sukcesu osobnika. Polegają one na odpowiedniej kompozycji agresji i zachowania pojednawczego, które mogą być bardziej skuteczne niż czysta agresja (Maynard Smith). Wyjaśniono też, że egoistyczny interes osobnika prowadzi często do zachowań kooperatywnych.

W ten sposób teoria doboru krewniaczego przyczyniła się do powstania socjobiologii — nauki zajmującej się badaniem biologicznych podstaw życia społecznego zwierząt i człowieka. Do jej powstania przyczynił się szczególnie E. O. Wilson, wybitny badacz owadów społecznych. Próby rozszerzenia twierdzeń socjobiologii na społeczeństwa ludzkie doprowadziły do ostrych kontrowersji, po części merytorycznych, a po części motywowanych światopoglądowo lub politycznie. Do głównych problemów, które stara się rozwiązać socjobiologia należy geneza zachowań altruistycznych oraz wyjaśnienie ewolucji kulturowej człowieka jako procesu biosocjalnego.

POWSTANIE BIOLOGII MOLEKULARNEJ

Powstanie biologii molekularnej miało co najmniej dwa źródła: jednym była nowa atmosfera myślenia o zjawiskach biologicznych, a mianowicie widzenie ich w terminach fizykochemicznych, drugim zaś seria odkryć świadczących o istnieniu dotychczas nieznanych faktów, rzucających nowe światło na podłoże materialne dziedziczności. Jak to wykazuje MORANGE (1998), nowe myślenie o organizmach i zjawiskach biologicznych nie było całkiem żywiołowe i miało swój ośrodek propagacji w ówczesnej Fundacji Rockefellera. Ślady prowadzą do Prezydenta tej fundacji Warrena Weavera, dzięki któremu Fundacja w krytycznym okresie 1932–1959 przekazała na badania w dziedzinie biologii fizyko-chemicznej sumę 25 mln dolarów USA. Dzięki temu w szeregu placówek zakupiono nowoczesną aparaturę i opracowano metody pracy nowej dziedziny biologii, którą sam Weaver określił w 1938 r. jako „molecular biology”. Tym samym postawiono „kropkę nad i” stwierdzając, że nowoczesny program badawczy biologii odchodzi od dotychczasowych priorytetów biologii doświadczalnej (organizm, komórka) i poszukuje go na poziomie molekularnym. Taka jest wczesna historia „dogmatu molekularnego” współczesnej biologii. Samo nastawienie metodologiczne nie wystarczyłoby dla dokonania przełomu, ważne znaczenie miały odkrycia dokonane dzięki nowatorskim eksperymentom w okresie II wojny światowej. Pierwsze z nich hi-

storycy nauki określają dziś jako „spóźnione”, drugie uzyskało epitet „przedwczesnego”. Pierwsze odkrycie to wykazanie przez G. Beadle’a i E. Tatum (1941), że geny kontrolują enzymy, co stworzyło asumpt do płodnego wniosku „jeden gen-jeden enzym”. Drugie odkrycie odnosi się do zjawiska transformacji u pneumokoków: Avery i współpracownicy (1944) wykazali, że czynnikiem transformującym jest DNA. Transformacja okazała się nie tylko nowym, ale i trudnym do zrozumienia procesem, dlatego odkrycie to nie mogło być zrazu należycie wykorzystane dla rozwoju pojęć biologii molekularnej. Fakt, że materiał genetyczny jest kwasem nukleinowym, bardziej jednoznacznie wykazał dopiero eksperyment Hersheya-Chase’a (1952), w którym białko kapsydu fagów znaczone izotopami siarki, zaś kwas nukleinowy izotopem fosforu, rozrywając następnie oba składniki wirusa szokami osmotycznymi, poczym kapsyd degradowano enzymami proteolitycznymi. Ustalono, że do kolejnych pokoleń fagów przekazuje się radioaktywny fosfor, zaś kapsyd jest niemal zupełnie nieradioaktywny. W tym stadium rozwoju sprawy byłem świadkiem interesującej dyskusji, która odbyła się na posiedzeniu Wydziału Nauk Biologicznych PAN, między naszymi wybitnymi biochemikami, Prof. B. Skarżyńskim i Prof. T. Baranowskim. Pierwszy wracał z Międzynarodowego Kongresu Biochemicznego (Moskwa 1961) i opowiadał o przedstawionych tam badaniach świadczących o tym, że „do komórki bakterii wchodzi tylko kwas nukleinowy wirusa i robi swoje”, podczas gdy drugi podkreślał, że w obecnym stanie badań nie można wykluczyć, że przenika tam także pewna ilość białka, która może wywoływać efekt. Upłynęły lata zanim zdałem sobie sprawę, że byłem świadkiem sporu w polskim środowisku naukowym o „paradygmat nukleinowy” w biologii molekularnej! Takie spory toczyły się wówczas w kręgach naukowych na całym świecie, na przykład w USA obrońcą białkowej natury genu był znany biolog B. Mirsky. Ustalenie struktury cząsteczki DNA (podwójnej helisy) przez F. Cricka i J. Watsona w 1953 r. oznaczało ostateczne ukonstytuowanie się biologii molekularnej jako wpływowej i ekspansywnej dziedziny biologii. Ogłoszenie ich pracy dokonało się w szczególnie sprzyjającym momencie, gdy umysły były już przygotowane do jej przyjęcia. Dlatego wywarło niezwykle wpływ na szerokie kręgi biologów i opinię publiczną. W pewien sposób przysłoniło to wcześniejsze odkrycia świadczące o tym, że kwasy nukleinowe są materiałem genetycznym i dzięki temu teza o genetycznej roli DNA wkroczyła do podręczników

poprzez pracę Cricka i Watsona. Zbadanie mechanizmów autoreplikacji DNA oraz „rozbitcie kodu genetycznego” zmieniło sposób myślenia biologów o dziedziczności i o organizacji istot żywych.

Niemal nieprzerwany potok odkryć w latach 1950–1970, które przyczyniły się do ugruntowania zrębów biologii molekularnej, jest zbyt znany by przypominać go Czytelnikowi. Wspomnimy tylko niektóre: 1958 r. wykrycie roli mRNA w biosyntezie białek, 1960 r. wykrycie genów regulatorowych i zaproponowanie modelu operonu, 1966 r. ustalenie kodu genetycznego przez M. Nirenberga, 1973 r. opracowanie metod klonowania genów przez P. Berga, S. N. Cohena i H. W. Boyera, 1979 r. osiągnięcie całkowitej syntezy genu przez G. Khoramę. Chociaż w latach 70. biologia molekularna osiągnęła stadium nauki dojrzałej, jej rozwój nie był wolny od zaskakujących niespodzianek, takich jak na przykład odkrycie w latach 70. podzielonych genów. Najnowszym zaś trendem rozwoju genetyki molekularnej jest genomika, badanie całych systemów genetycznych organizmów (wszystkich genów), możliwe dzięki postępowi badań nad sekwencjonowaniem genomów drobnoustrojów i organizmów wyższych. Drogę postępu toruje międzynarodowy Projekt Genomu Człowieka, często uważany za odpowiednik Programu Manhattan w naukach o życiu.

Dzięki tym osiągnięciom biologii molekularnej organizm jawi się współczesnemu biologowi jako zaprogramowany system, a zawarta w nim informacja jako preformowana instrukcja na jego samorealizację. Zasady epigenetyczne, które wielu biologów poprzednich pokoleń było skłonnych uważać za wyraz wyższej mądrości w myśleniu o istotach żywych, zostały wysłane do kąta wobec panoszenia się preformizmu. Wykrycie dziedziczności infekcyjnej wpłynęło na burzliwy rozwój genetyki drobnoustrojów, zaś system fag-bakteria stał się układem modelowym, służącym do badania wielu podstawowych problemów genetycznych. Myśl, że system genetyczny jest otwarty i może być wzbogacany przez zapożyczanie materiału genetycznego z zewnątrz, otworzyła drogę do nowego spojrzenia na filogenezę komórki eukariotycznej i rolę symbiogenezy w jej procesach. Myśli takie w klasycznej biologii byłyby uznane za obrazoburcze. Biologia molekularna zmieniła mentalność badaczy, zrodziła nowe podejście metodologiczne i odmienne od dotychczasowego spojrzenie na życie i istoty żywe. Zrodziła także wiarę w możliwości poznawcze i praktyczne nauk biologicznych. Polski biochemik prof. P. Szafrąński pisał w 1969 r.: „O ile wiek dwudziesty jest erą

atomową, wiek następny może być erą biologii — ingerencji człowieka w sferę genetyczną”. Nie sprawdziła się natomiast obawa, że badania nad poziomem molekularnym komórki pochłona bez reszty uwagę badaczy i spowodują osłabienie zainteresowania biologią ewolucyjną. Wprost przeciwnie, narodziła się nowa i płodna dziedzina badań nad ewolucją molekularną.

Badania te dostarczyły wkrótce podstawowych danych o tempie i mechanizmach ewolucji molekularnej. Ewolucję na tym poziomie cechuje wysokie, a przy tym miarowe, tempo utrwalania się nowych mutacji w puli genowej populacji. Ewolucja takich białek jak globiny, doprowadziła w okresie od początku dewonu do dziś (ok. 400 mln. lat), do takich samych różnic w budowie ich cząsteczek w linii ryb kośćistych, co i w linii prowadzącej do ssaków. Ilość substitucji DNA i aminokwasów zależy więc tylko od czasu, a jest zupełnie niezależna od ilości zmian morfologicznych, jakie dokonują się w poszczególnych liniach ewolucyjnych. Stałość tempa ewolucji molekularnej kontrastuje przy tym z jego zmiennością mierzona metodami morfologicznymi lub taksonomicznymi. Fakty te stały się podstawą koncepcji „zegara białkowego” lub wręcz „zegara molekularnego”, to jest wykorzystywania różnic w budowie cząsteczek kwasów nukleinowych i białek do oceny czasu wyodrębnienia się danej grupy od wspólnego przodka (E. Zuckerkandl, T. H. Jukes). Szybkość ewolucji molekularnej jest jednak różna dla poszczególnych klas cząsteczek biologicznych i tym większa im mniejsza jest specyficzność ich funkcji. Ten fakt oraz wykrycie niespodziewanie wysokiego stopnia polimorfizmu białkowego w populacjach, który trudno wytłumaczyć przyjmując działanie selekcji, naprowadziły na myśl, że wiele lub nawet większość mutacji przejawiających się na poziomie molekularnym jest neutralna przystosowawczo. M. Kimura (1971) sformułował teorię, że ich ewolucja zachodzi bez udziału selekcji, pod działaniem ciśnienia mutacyjnego. Poglądy Kimury stały się przedmiotem kontrowersji, ale może w mniej radykalnej formie są obecnie przyjmowane przez większość genetyków molekularnych. Ważne znaczenie miały badania mające na celu ustalenie związków rodowych (filogenezy) między dużymi grupami organizmów, na podstawie budowy wybranych makrocząsteczek biologicznych, wśród których szczególnie znaczenie odegrał cytochrom c oraz wybrane frakcje RNA. Pierwsze uzyskane w ten sposób drzewa rodowe cechowała, z konieczności, wyrywkowość, niekiedy zaś wnioski wyciągane na podstawie niekompletnych sekwencji genów

obarczone były dużym błędem. Te niedostatki filogenetyki molekularnej zostały już w znacznej mierze przezwyciężone i stała się ona ważnym narzędziem badawczym uzupełniającym metody morfologiczne i paleontologiczne. Wśród pionierów badań nad filogenezą molekularną trzeba wymienić: M. M. Fitch, E. Margoliash, M. O. Dayhoff.

Spośród nowszych nurtów badawczych wyrosłych na podłożu biologii molekularnej należy wspomnieć o badaniach nad specjalną grupą genów regulatorowych, mających w swej sekwencji tak zwany homeobox (Gehring i Scott 1984), odpowiedzialny za powstawanie białkowych czynników transkrypcyjnych, wpływających głęboko na ekspresję genów określając symetrię, segmentację oraz położenie i postać głównych narządów ciała. Do efektów mutacyjnych homeoboxu należą między innymi tak zwane mutacje homeotyczne, w wyniku których powstają fenotypy o charakterze potwornościowym. To w nich w swoim czasie R. Goldschmidt upatrywał „potwory z przyszłością”, stanowiące materiał wykorzystywany przez ewolucję w skokowych procesach powstawania nowych grup taksonomicznych. Zastosowanie nowoczesnych metod biologii molekularnej do zbadania takich mutacji przyniosło niezwykle interesujące wyniki, wykazało też niezwykle konserwatywność sekwencji homeoboxowych, których homologi występują u wszystkich zwierząt (Animalia) — od gąbek do człowieka. Dało to asumpt do powstania pojęcia „zotypu” — sekwencji DNA definiującej powstanie głównych rysów organizacji ciała zwierząt, przede wszystkim osi ciała i różnicowania na biegun oralny i aboralny. Dalsze różnicowanie genów homeoboxowych następowało drogą duplikacji genów jak i

zmiany ich sekwencji. Zachowują one niezwykle wysoką specyficzność to jest dają w odległych grupach systematycznych podobne efekty morfogenetyczne.

Badania nad genami regulatorowymi są jedynie fragmentem szerszego programu badawczego, który określany jest w ostatnim czasie jako biologia rozwoju. Stanowi on połączenie eksperymentalnej embriologii, genetyki i biologii molekularnej. Początkowo badania nad rozwojem osobniczym i mechanizmami morfogenezy pozostawały w cieniu dynamicznego rozwoju samej biologii molekularnej, z jej klasyczną problematyką struktury i funkcji cząsteczek informatycznych. Z czasem tematyka ta uległa rozszerzeniu na dalsze produkty i drogi ekspresji genów, co doprowadziło do ugruntowania się programu biologii rozwoju. Obecnie niemal każdy tydzień przynosi ważne publikacje z tej dziedziny, którą uznać wypada za jeden z przewodnich kierunków nowoczesnych nauk o życiu. Jeszcze przed powstaniem tego programu ważne badania w kierunku integracji genetyki i embriogenezy prowadził C. H. Waddington. W latach 70. L. Wolpert wprowadził pojęcie morfogenu i informacji pozycyjnej. Podejście Wolperta i jego szkoły okazało się nader płodne i doprowadziło do szybkich postępów w badaniach nad kontrolą genetyczną w wytwarzaniu się i rozprzestrzenianiu morfogenów w ciele zarodka. Czynniki te określają czas, miejsce i kierunek różnicowania się komórek. Szczególne znaczenie miały tu badania C. Nusslein-Volhard i E. Wieschausa (1980) nad efektem macierzyńskim (tj. wytwarzaniu przez niezapłodnione jajko) morfogenu (produktu genu *bicoid* u *Drosophila*), którego gradient wytwarza pole morfogenetyczne określające rozwój segmentacji ciała.

LITERATURA WYBRANA

Z ogromnej literatury odnoszącej się w ten lub inny sposób do głównych nurtów rozwoju biologii w XX w. wybieram tylko kilka pozycji podstawowych, w których Czytelnik znajdzie obfite dane bibliograficzne.

OCENA ROZWOJU BIOLOGII W XIX W.

- COLEMAN W., 1971. *Biology in the Nineteenth Century: Problems of Form, Function and Transformation*. J. Wiley, New York.
- HERTWIG O., 1914. *Rozwój biologii w XIX stuleciu*. (przekład H. Buczką). W. Pawłowski. Warszawa.
- NUSBAUM-HILAROWICZ J., 1909. *Szlakami Wiedzy*. Lwów.

PRÓBY CAŁOŚCIOWEGO SPOJRZENIA NA ROZWÓJ BIOLOGII W XX W.

- ALLEN G. E., 1975. *Life Science in the Twentieth Century*. J. Wiley, New York.
- URBANIEK A., 1973. *Rewolucja naukowa w biologii*. Wiedza Powszechna. Warszawa.

REWOLUCJA MENDLOWSKA

- KLECKI W., 1924. *Gatunek i rasa*. Wyd. Kasy Mianowskiego. Warszawa.
- OLBY R., 1985. *Origin of Mendelism*. Univ. of Chicago Press. Chicago.

POWSTANIE SYNTETYCZNEJ TEORII EWOLUCJI

MAYR E., PROVINE W. B., (red.) 1989. *The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification of Biology*. Chicago Univ. Press, Chicago.

POWSTANIE BIOLOGII MOLEKULARNEJ

MORANGE, M. 1998. *A History of Molecular Biology*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

GEHRING, W.J. 1998. *Master Control Genes in Development and Evolution*. Yale Univ. Press, New Haven.