

HENYK SZARSKI

*Emerytowany pracownik Zakładu Anatomii Porównawczej UJ  
Al. Słowackiego 15 m 8, 31-159 Kraków*

## ROLA WYDARZEŃ NIEPRZEWIDYWALNYCH I ROZRODU PŁCIOWEGO W EWOLUCJI

### WSTĘP

W ubiegłym roku KOSMOS zamieścił mój krótki artykuł (1999a) polemizujący z twierdzeniem RYSZARDA KORONY (1998), który uważał, że istnienie rozmnażania płciowego nie jest dosta-



Urodziłem się w Krakowie 13 września 1912 r. W 1930 r. rozpocząłem studia biologii na Uniwersytecie Jagiellońskim. Magistrat i doktorat (1937) uzyskałem pod kierunkiem niezapomnianego Michała Siedleckiego na podstawie prac poświęconych trawieniu u Naididae. Po otrzymaniu asystentury w Zakładzie Anatomii Porównawczej UJ rozpocząłem badania kręgowców pod znakomitym kierownictwem

tecnie wyjaśnione. Obawiam się, że moja argumentacja była zbyt powierzchowna, zaś problem jest ważny, gdyż wiąże się z niedocenianiem wydarzeń losowych w przebiegu ewolucji. Powracam więc do tego zagadnienia.

Istnieją dwa nurty myśli ewolucyjnej, które wynikają z różnych kierunków rozumowania wywodzących się z poglądów dwu wybitnych teoretyków ewolucjonizmu: Ronalda A. Fishera (1890–1960) i Sewalla Wrighta (1889–1988). Oczywiście każdy podręcznik spleta w jedną całość zarówno dorobek obu tych badaczy, jak i ich następców, jednak sięgnięcie do źródeł poglądów jest pożyteczne, gdyż ułatwia orientację. Aby uprzytomnić odmiennosc tych kierun-

---

Zygmunta Grodzińskiego. Okres okupacji niemieckiej spędziłem w Krakowie i Zawoi. Od 1948 r. do końca 1966 r. byłem profesorem UMK w Toruniu, gdzie pełniłem również funkcje administracyjne. W 1963 r. byłem przez pół roku wykładowcą na Uniwersytecie of Rhode Island, USA. Od początku 1967 r. do 1982 r. byłem kierownikiem Zakładu UJ, w którym rozpocząłem pracę w r. 1937. Miałem szczęście opiekowania się na obu uczelniach niewielkimi gupami utalentowanych i pracownych uczniów. Od 1982 r. jestem emerytem.

Tematy moich publikacji były bardzo rozmaite. Za najważniejsze uważam prace w których omawiałem problemy ewolucji kregowców, a szczególnie dwie książki: „Historię zwierząt kręgowych” i „Mechanizmy ewolucji” ogłoszone tylko po polsku. Większość czasu w ostatnich latach zajęły mi rewizje ich kolejnych wydań. Niestety ostatnie wydanie „Mechanizmów” zostało wydrukowane w 1986 r. na tak podłym papierze, że jego egzemplarze już dziś nie są bardzo czytelne, a za parę lat zapewne się rozleca, zaś mam nadzieję — być może błędną — że niektóre fragmenty tej książki, np. omawiające sprzężenia zwrotne w ewolucji, jeszcze będą warte czytania.

ków rozumowania będę musiał nieco upraszczać stanowiska autorów, pominię też ogromną różnorodność poglądów zawartych w obszernej literaturze przedmiotu. Staram się przedstawić poniżej obecny stan zagadnienia. Zdaję sobie jednak sprawę, że pomimo korzystania z czasopism i rozmów z młodszymi kolegami, moim wiadomościom brakować może aktualności.

Sądzę, że oba wymienione kierunki myśli nadmierną wagę przypisują rozważaniom okoliczności powodujących wzrost dostosowania populacji, a więc uzyskiwaniu przez gatunki „postępu ewolucyjnego”, a nie doceniają stałego zagrożenia wszystkich organizmów wymarciem wskutek niestabilności środowisk. Życie wielu gatunków trwa przez setki tysięcy lat, natomiast niespodziewane zmiany środowiska w postaci zlodowaceń i interglacjałów, inwazji drobnoustrojów, pasożytów, drapieżników i rywali zagrażających dotychczasowym autochtonom, zdarzają się w takich okresach wielokrotnie i one przede wszystkim determinują trwanie cech dostrzeganych u współczesnych gatunków. Istnieje wiele zapisów, w dobrze udokumentowanych ostatnich dwustu latach, o niespodziewanym lokalnym pojawianiu się lub też znikaniu rozmaitych organizmów. Pule genety-

czne gatunków są ciągle modyfikowane przez kaprysy środowiska, natomiast uzyskiwanie trwałego „postępu” ewolucji jest zjawiskiem rzadkim. Niewielu biologów docenia wszystkie konsekwencje tej sytuacji.

Ponadto pojęcie postępu ewolucyjnego jest wieloznaczne, gdyż każda zmiana organizmu wywołuje równocześnie konsekwencje pozytywne i negatywne. Dobór naturalny może na przykład preferować albo samice składające liczbę jaj nieco większą od średniej, lecz mniejszych, lub przeciwnie — w kolejnym pokoleniu sukces rozrodczy może zapewnić mniejsza liczba jaj, lepiej wyposażonych. Nawet tradycyjnie uważane za „postęp” w ewolucji kręgowców powiększenie rozmiarów mózgu napewno nie zawsze jest preferowane przez dobór naturalny. Rozwój złożonego mózgu trwa długo, a więc opóźnia wymianę pokoleń, mózg zużywa dużo energii zarówno w okresie budowy jak i podczas trwania. Istnieją zaś sposoby egzystencji wymagające używania tylko niewielu prostych odruchów. Nie ulega na przykład wątpliwości, że mózgi płazów nie zwiększyły się od około 300 milionów lat, a w niektórych rodzinach stosunkowo niedawno zostały uwstecznione (ROTH i współaut. 1997).

#### KONTYNUATORZY RONALDA A. FISHERA

Przynależni do tej grupy autorzy są zwykle pod urokiem eksperymentów myślowych, wśród nich zaś szczególnie cenią modele matematyczne procesów ewolucyjnych pozwalające im na stwierdzenie, że w chaotycznych procesach ewolucyjnych pewne zdarzenia są konieczne, inne niemożliwe, zaś prawdopodobieństwo najczęstszych można wyliczyć. Za główne zagadnienie ewolucji uważają nieustanny postęp każdego gatunku w dostosowaniu do środowiska, wymuszany przede wszystkim przez stałe doskonalenie się otaczających go organizmów — konkurentów, pasożytów, tępicielei i ofiar. Zmusza to wszystkie formy życia do naddążania za innymi. Zwolennicy tych poglądów uważają, że dobór naturalny działając stale w tym samym kierunku utrzymuje gatunek na „szczyście dostosowania”, bezwzględnie odrzucając z upływem pokoleń nawet allele tylko nieznacznie obniżające przystosowanie. Sądzą też, że wymiana genów może ograniczać zmienność osobników, gdyż „crossing over” może rozrywać przypadkowe korzystne sprzężenie genów. Szybciej też, ich zdaniem, osiagają „postęp ewolucyjny” formy żyjące w środowisku stabil-

nym, zagrożone stale podobnymi niebezpieczeństwami. Różnorodność działania doboru naturalnego raczej opóźnia postęp ewolucyjny, ponieważ zaś jest nieprzewidywalna i trudno ją uwzględnić w modelach, wobec tego chętnie ją pomijają.

W tym kierunku myśli istnieje też tendencja, widoczna częściej w rozmowach niż w druku, do respektowania „dogmatu Bella” (BELL 1982), który głosi, że rozumowanie oparte na modelu matematycznym można obalić tylko rachunkiem, a nie opisem. Tymczasem żaden model matematyczny nie odpowiada w pełni rzeczywistości, wnioski każdego modelu można więc obalić odszukaniem istotnych faktów sprzecznych z modelem.

Ponadto wielu kontynuatorów Fishera uważa, że przekonujące są jedynie rozumowania ewolucyjne oparte na porównywaniu liczebności tylko dwu kolejnych pokoleń: rodzicielskiego i potomnego, zaś rozważanie cech przynoszących korzyść, względnie szkodę w odleglejszej przyszłości jest niezgodne z metodami nauki, ponieważ dobór naturalny nie może niczego przewidywać.

## POGLĄDY SEWALLA WRIGHTA I JEGO KONTYNUATORÓW

Współczesny ewolucjonizm zawdzięcza Wrightowi bardzo wiele. Zwrócił on uwagę, że istotne warunki często odbiegają od założeń modeli. Jego zasługą jest stwierdzenie, że realne populacje są zawsze liczebnie ograniczone. Wprowadził między innymi pojęcie dryfu genetycznego oraz opracował tak zwaną „teorię zmiennej równowagi” (ang. shifting balance theory), zakładającą stałą zmienność proporcji alleli w pulach genetycznych. Zwracał uwagę na istotne znaczenie składania się większości gatunków z osobników o jednostkowym i niepowtarzalnym genomie. Na tym fakcie oparł pojęcie efektu założyciela. Zasługą Wrighta jest też podkreślenie, że środowisko większości gatunków nie jest bynajmniej ciągłe i jednolite, lecz zwykle składa się z wysp, oddzielonych od siebie różnymi barierami. Takimi wyspami są na przykład dla wielu niewielkich owadów poszczególne drzewa w lesie mieszanym, płaty roślinności na łące, dna dolin i szczyty gór, a także — dla pasożytów lub symbiontów — poszczególne osobniki żywicieli, względnie partnerów. Warunki istnienia na każdej z wysp są odmienne, a więc dobór naturalny działa na każdej z nich inaczej. Bywają wyspy tak małe, że żyjące na nich, tak zwane metapopulacje, mogą zachować tylko niewielką część całkowitego bogactwa alleli danego gatunku.

Wright porównywał rozmieszczenie organizmów do map, na których miejsca występowania określonego gatunku zaliczono jako różnej wysokości i powierzchni wzgórze, zaś tereny pozbawione danego organizmu uznano za rozmaitej szerokości i głębokości doliny. Tak powstało pojęcie „krajobrazów Wrighta”. Populacje żyjące na obszernej wzgórzach, i wobec tego składające się z wielu osobników, mają na ogół genotypy bardziej zróżnicowane od genotypów populacji mniejszych, jednak w niewielkich populacjach mogą się utrzymywać rzadkie geny, jeśli okażą się przydatne w lokalnych warunkach. Różne okoliczności, a przede wszystkim wahania klimatu pozwalają osobnikom na nieregularne przekraczanie dolin.

Wright kładł też duży nacisk na względność większości genów dla przystosowania, ponieważ zależy ono nie tylko od warunków życia danego osobnika, ale również wskutek epistazy, od pozostałych składników jego genomu. Wbrew uproszczeniom, niewiele alleli jest jednoznacznie zawsze korzystnych lub szkodliwych, ten sam allel u jednego osobnika, w pewnym środowisku lub też w jednej populacji

może być dodatni, a w innej populacji, lub po zmianie warunków, może okazać się szkodliwy.

Na ogół pozostawanie młodych osobników tam gdzie żyli ich rodzice i gdzie sami przyszli na świat jest bezpieczne skoro poprzednie pokolenie zdołało osiągnąć na tym miejscu wiek rozrodu. Jednak jakość większości siedlisk z upływem czasu się pogarsza, a najwięcej genów przekazują następnym pokoleniom potomkowie osobników, które zdołały znaleźć miejsce dogodne, a przez dany gatunek nie wykorzystane. Stąd we wszystkich populacjach występują genotypy skłonne do wędrówki. Ich nosicielom udaje się z bardzo różną częstością przekraczać doliny i w ten sposób przenosić geny między populacjami wysp, utrzymując większą lub mniejszą jednolitość gatunku.

Zwrócenie uwagi na podobne procesy prowadzi do wniosku, że tylko wyjątkowo mogą pojawić się warunki, w których dobór naturalny, sumując bardzo drobne mutacje dodatnie, doprowadzałby do tworzenia się genotypu bliższego idealnemu optimum. Najczęściej, wskutek nie istnienia jednolitego i trwałego kierunku działania doboru naturalnego, w lokalnych populacjach gatunków utrzymują się rozmaite i stale zmienne pule genetyczne. Na podstawie tego bardzo przekonującego obrazu, Wright wyróżnił i nazwał stadia ewolucji gatunków zgodne z jego teorią zmiennej równowagi. Terminy te nie są jednak powszechnie używane.

Około 1931 r. większość ewolucjonistów włączyła wnioski Wrighta do swych poglądów, nie zawsze dlatego, że została przekonana jego argumentacją, lecz dzięki temu, że stworzony przez niego obraz godził się z historią życia na Ziemi sugerowaną przez skamieniałości i systematykę organizmów. Istnieją wprawdzie skamieniałości potwierdzające stopniowe usprawnianie różnych cech organizmów, ale znamy też wiele przykładów rozgałęziania się kierunków ewolucyjnych, a nawet odwracania się kierunku ewolucji, co doprowadziło na przykład do powstania ptaków niezdolnych do lotu lub ssaków przystosowanych do życia w morzu. Istnienie takich faktów bardziej zgadza się z obrazem życia naszkicowanym przez Wrighta, niż z ciągłym, jednokierunkowym udoskonalaniem się gatunków opisywanym przez Fishera.

W ostatnich latach zarzucono jednak poglądom Wrighta, że owoce jego płodnej wyobraźni nie zostały dostatecznie potwierdzone wynikami badań w naturze. Szczegółne wątpliwości budził podział ewolucji gatunków na wyróżnia-

ne przez Wrighta stadia oraz znaczenie podziału gatunków na populacje lokalne (COYNE i współaut. 1997). Autorzy ci porównali też modele matematyczne powiększania przystosowania (czyli postępu ewolucyjnego) oparte na hipotezach Wrighta z odpowiednimi modelami Fishera i doszli do wniosku, że populacje w modelach Fishera szybciej osiągają postęp. Można się natomiast spodziewać, że modele Wrighta przewidują mniejsze prawdopodobieństwo wymarcia populacji.

Dostrzeżenie w naturze istnienia krajobrazów Wrighta było istotnie trudne, gdy najważniejszym, jeśli nie jedynym, sposobem stwierdzenia różnicowania lokalnych populacji było porównywanie cech morfologicznych. Jednak ocena różnicowania genetycznego gatunków przy pomocy badań tolerancji przeszczepów (np. RAFIŃSKI 1974, PŁYTYCZ i ŚLĘZAK 1981) oraz szybko wzrastająca obecnie wiedza o pulach genetycznych populacji oparta na badaniach pokrewieństw przy pomocy metod biochemicznych potwierdzają, że populacje lokalne większości gatunków są różnicowane zgodnie z przewidywaniami Wrighta. Tak na przykład BALLOUX i współaut. (1998) dowiedli różnicowania genetycznego populacji zębiełków. LYNCH i

współaut. (1999) stwierdzili to samo u rozwiłtek. NIELSEN i współaut (1999) porównywali DNA uzyskany z łusek łososi atlantyckich współcześnie i w początkach dwudziestego wieku. Odmienności charakteryzujące poszczególne populacje utrzymały się przez około 80 lat. Ukazują się też publikacje przekonująco dowodzące słuszności innych poglądów Wrighta, jak na przykład WADE i GOODNIGHT (1998) oraz PECK i współaut. (1998).

Zgodne z przewidywaniami Wrighta okazały się również wyniki ogromnego eksperymentu, w którym zbadano zmienność ciężaru 1744 osobników myszy laboratoryjnej należących do 55 populacji, z których każdą wyprowadzono z tylko dwu par początkowych. Ich addytywna wariancja genetyczna okazała się istotnie wyższa od przewidywanej rachunkiem. Autorzy pracy dochodzą do wniosku, że wynik ten potwierdza poglądy Wrighta na znaczenie epistazy i sugeruje również istotny wpływ wydarzeń losowych na skład puli genetycznych populacji (CHEVERUD i współaut 1999). Przykładem aktualności tych problemów jest dyskusja zawarta w artykułach BURTA (2000), COYNE i współaut. (2000), GOODNIGHTA i WADE (2000) oraz PECKA i współaut. (2000).

#### PROBLEM ROZRODU ORGANIZMÓW

Rozbieżność rozumowania w dwu kierunkach ewolucjonizmu zarysowuje się szczególnie wyraźnie przy rozważaniu rozrodu organizmów. Znaczna większość organizmów wielokomórkowych rozradza się w procesie płciowym. Wymaga to rozwiązania wielu problemów. Często nie są to rozwiązania doskonałe. Istnieją jednak w różnych grupach systematycznych stosunkowo nieliczne gatunki omijające kłopoty związane z płcią.

Trzeba przypomnieć następujące ważne fakty. Rozród bezpłciowy przeważa wśród organizmów niewielkich — na przykład wśród bakterii — niezmiernie licznych, bardzo szybko się mnożących i wykazujących ogromną zmienność. Wśród zwierząt wielokomórkowych gatunki rozmnażające się bez udziału płci są znacznie częstsze wśród gatunków drobnych. Ważnym faktem jest prawie zupełny brak wśród zwierząt rozradzających się bezpłciowo, a przekraczających rozmiary milimetrowe, większej jednostki systematycznej, na przykład rodzaju, lub rzędu. Formy bezpłciowe w ogromnej większości są pojedynczymi gatunkami. Wyjątkiem, do którego wrócić niżej, jest rząd maleńkich wrotków, Bdelloidea. Trzeba pamiętać, że jednostki systematyczne wyższe od gatunku to grupy umowne,

tworzone przez klasyfikatorów w celu uzyskania przejrzystości układu, ich porównywalność jest wątpliwa. Pomimo tego panuje ogólna zgoda, że rozmieszczenie gatunków bezpłciowych w systematyce dowodzi, iż możliwość rozrodu aseksualnego pojawia się dość często, ale powstałe klony po dość krótkim czasie wymierają. Wśród owodniowców rozród bezpłciowy występuje zaledwie u kilkunastu gatunków niewielkich gadoń, jest nieobecny u ptaków i ssaków.

Wiele faktów przemawia za tym, że formy dzieworodne powstają niekiedy obecnie spontanicznie z form płciowych, chociaż rozród przez podział był prawdopodobnie pierwotny. Jest rzeczą niewątpliwą, że niektóre formy partenogenetyczne powstały niedawno wskutek zapłodnienia jaja plemnikiem innego, lecz bliskiego gatunku, co spowodowało zaburzenie mejozy i pojawienie się samic składających jaja rozwijające się bez zapłodnienia. Złożona z nich populacja, dwukrotnie płodniejsza od populacji seksualnej powinna, stosownie do poglądów szkoły Fishera, szybko doprowadzić do wymarcia tej ostatniej, szczególnie jeśli genom pochodzący z dwu różnych gatunków podniesie vitalność mieszańców dzięki heterozji. Istotnie dostrzeżono podobne procesy. Jednak znacznie

częściej spotyka się sytuacje odwrotne. Formy seksualne trwają, nieraz się różnicują i niekiedy rozgałęziają. Natomiast bezpłciowe klony albo pozostają niezmienione lub wymierają. Dlaczego?

Odpowiedź jest znana od dawna. Rozród płciowy ustawicznie tasując geny jak talię kart, wytwarza osobniki bardzo rozmaite, z których każdy ma indywidualny zestaw alleli. Wskutek tego większe jest prawdopodobieństwo, że wśród organizmów rozradzających się płciowo znajdują się osobniki zdolne do przeżycia kapryśnych wymagań doboru naturalnego, niż wśród form bezpłciowych, znacznie mniej zmiennych.

Wyjaśnienie to odrzucają kontynuatorzy myśli Fishera przede wszystkim dlatego, że nie jest oparte na rachunku, tylko na opisie. Ich rachunek wygląda następująco (WILLIAMS 1975). Populacje składające się wyłącznie z samic są dwukrotnie płodniejsze od populacji biseksualnych, których połowa to samce nie składające jaj. Można to nazwać stratą połowy jaj każdego pokolenia formy płciowej. Każde pokolenie płciowe w jakiś sposób wyrównuje tę stratę skoro nie przegrywa rywalizacji z formą aseksualną. Sposobu wyrównania straty nie znamy i dopóki go nie znajdziemy sprawa pozostaje zagadką. Przekonanie, że wyrównanie strat następuje w późniejszych pokoleniach jest nie do przyjęcia, gdyż sugeruje, że dobór naturalny przewiduje przyszłość, co jest nonsensem.

FREEMAN i HERRON (1998) zwrócili uwagę, że rachunek ten byłby rzetelny, gdyby udało się dowieść, że geny osobników pochodzących z rozrodu płciowego oraz geny osobników należących do aseksualnych klonów mają takie samo prawdopodobieństwo trwania w kolejnych pokoleniach. Tymczasem istnieją niezliczone przykłady przewagi rozrodu płciowego nad rozrodem bezpłciowym w przekazywaniu genów, z czym zgadzają się zarówno BARTON i CHARLESWORTH (1998), jak również STEARNS i HOEKSTRA (2000). Fakt ten obala poprzednią kalkulację, a jednak uczeni ci twierdzą dalej, że problem rozrodu płciowego wymaga wyjaśnienia.

Ich błąd polega na (nie deklarowanym wprost) przyjęciu poglądu Fishera, że dobór naturalny działa stale w tym samym kierunku utrzymując gatunki na „szczytach dostosowania”, a więc nie sprzyja różnorodności osobników w obrębie gatunku, lecz ją ogranicza. Pojęcie szczytu dostosowania jest zbliżone do stworzonego w początku XX w. pojęcia „genotypu dzikięgo” i jest podobnie mylące. Wright miał rację twierdząc, że populacje gatunków są najczęściej niejednolite, gdyż są zróżnicowane przez różnorodność środowiska, która powoduje, że w każdym miejscu i w każdym z kolejnych pokoleń

inne okoliczności eliminują odmienne osobniki z populacji, która w formach seksualnych składa się z rozmaitych i niepowtarzalnych osobników.

Dobór naturalny premiuje różnorodność genetyczną nie dlatego, że przewiduje przyszłość, lecz wskutek tego, że przebiega w każdym miejscu i w każdej chwili inaczej. Nie jest więc nonsensem uwzględnianie przyszłej śmiertelności osobników wywoływanej przez różne okoliczności. Przeciwnie, nonsensem jest jej pomijanie dlatego tylko, że nie można tych zagrożeń przewidzieć. Równie uzasadnione byłoby przyjęcie, że postęp w budowie samochodów należy uznać za nie istniejący, gdyż nigdy nie można było odgadnąć jego składników w nieco odległej przyszłości.

Ten sam mechanizm, który preferuje ogólną zmienność osobników zwiększa liczbę rozmaitych substancji toksycznych zawartych w gruczołach skórnych płazów i w gruczołach ślinowych węży. Jady poszczególnych osobników zawierają wiele rozmaitych składników, co zwiększa ich efekt utrudniając innym organizmom uzyskanie niewrażliwości. Nikt jednak chyba jeszcze nie uznał tego twierdzenia za błędne, pod zarzutem przewidywania przyszłości przez dobór naturalny. Wszyscy zgadzają się natomiast, że gatunki posiadające jady bogato zróżnicowane są bezpieczniejsze oraz łatwiej zdobywają pożywienie. Nie mogą tutaj rozważać znaczenia ogromnego polimorfizmu immunoglobulin ptaków i ssaków przewyższającego zróżnicowanie tych białek u kręgowców zmiennościowych (PŁYTYCZ 1999). Można jednak przypuszczać, że jest to również wynik działania doboru naturalnego.

Każdy osobnik spotyka swój indywidualny los w odmiennym środowisku. Pule genetyczne gatunków biseksualnych zawierają wskutek tego wielką różnorodność alleli. Dlatego prawdopodobieństwo przeżycia i pozostawienia w następnych pokoleniach potomstwa przez osobniki rozwinięte z zapłodnionych jaj, z których każdy jest odrębną indywidualnością, jest z reguły wielokrotnie większe od prawdopodobieństwa przeżycia i pozostawienia potomstwa przez osobniki pochodzące z partenogenezy, mające identyczny genom odziedziczony po twórczyni klonu, co najwyżej niewiele zmieniony przez mutacje. Zwiększenie liczebności osobników pozbawionych zmienności, identycznych — co jest jedyną korzyścią rozmnażania bez procesu płciowego — niewiele zwiększa prawdopodobieństwo trwania genów w następnych generacjach.

Co więcej, kolejne pokolenia wielu gatunków wytwarzają zwykle liczbę jaj nie tylko wie-

lokrotnie przekraczającą liczebność osobników generacji rozradzającej się, ale również pojemność środowiska. Z wyjątkiem nielicznych owodniowców, bynajmniej nie połowa, ale ogromna większość zygot każdego pokolenia wielu gatunków ginie w okresie rozwoju lub w młodości, nie osiągając dojrzałości płciowej. Istnieje wiele gatunków, których tylko nieliczne osobniki z setek lub nawet milionów zapłodnionych jaj, stają się rodzicami następnego pokolenia. Dzieje się tak prawdopodobnie dlatego, że produkcja gamet, znacznie przewyższająca pojemność środowiska, podnosi zróżnicowanie osobników, co zwiększa prawdopodobieństwo przeżycia przez gatunki seksualne nieprzewidywalnych przyszłych wydarzeń.

Trzeba jednak pamiętać, że w biologii prawie nie ma reguł od których nie byłoby wyjątków. Pomimo tego, że najczęściej dobór naturalny preferuje różnorodność osobników, żyją istotnie, oprócz form partenogenetycznych, różne organizmy mające w inny sposób ograniczoną zmienność. Na przykład u niektórych żab podczas mejozy zostaje odrzucony cały genom jednego z rodziców uniemożliwiając crossing over, co z kolei pozwala na istnienie form składających się wyłącznie z mieszańców. U niektórych traszek połowa wszystkich złożonych jaj nie rozwija się, gdyż do rozwoju są zdolne tylko heterozygoty w jednej parze chromosomów (MACGREGOR i HORNER 1980). Podobne i rozmaite inne ograniczenia zmienności musiały też

pojawiać się przeszłości. Jednak ich występowanie i trwałość dźwigających je form były zapewne częściej dziełem przypadku, niż konsekwencją stopniowego ograniczania przez dobór naturalny zmienności gatunku. Pospolitość rozrodu płciowego oraz rzadkość występowania form aseksualnych lub mających w inny sposób ograniczoną zmienność dowodzi, że dobór naturalny z reguły preferuje wysoką różnorodność osobników, a tylko wyjątkowo (i zapewne tylko na pewien czas) toleruje jej ograniczenie.

Korzyści przynieszone przez partenogenezę cykliczną, występującą na przykład u mszyc i u drobnych skorupiaków, są niesporne. Zwierzęta te najczęściej spędzają zimę w postaci jaj, z których na wiosnę wylęgają się dzieworodne samice rodzące w lecie następne pokolenia partenogenetyczne. Dopiero w jesieni pojawia się pokolenie płciowe, produkujące jaja przetrwalnikowe, wymagające zapłodnienia. Ten mechanizm umożliwił bardzo szybki wzrost ilościowy populacji na wiosnę i na maksymalną liczebność w optymalnym stanie środowiska, a równocześnie pozwala na coroczną wymianę genów w procesie płciowym, zapewniając utrwalanie szczególnie korzystnych genotypów, a eliminację mutantów ujemnych. Podobną strategię stosują drobne skąposzczety słodkowodne, rozmnażające się w sprzyjających warunkach przez pączkowanie, a po pogorszeniu się warunków wkraczające w rozród seksualny.

#### PROBLEM ROZRODU WROTKÓW

Istnienie wśród wrotków wyżej wspomnianego rzędu Bdelloidea, który składa się wyłącznie z gatunków, rodzajów i rodzin rozradzających się partenogenetycznie, wymaga szerszego omówienia.

Rzadkość rozmnażania płciowego u większości drobnoustrojów i częste występowanie rozrodu bezpłciowego wśród innych bardzo małych organizmów wiąże się z ich bardzo szybkim rozrodem. Ich genomy podlegają ogromnej zmienności. Większość odchyłań jest zapewne ujemna, lecz fakt ten jest zrównoważony przez szybkość rozrodu i liczebność osobników, wśród których dobór naturalny przeprowadza bardzo ostrą selekcję, zachowując wystarczającą ilość osobników o genomie niezmiennym lub też zmodyfikowanym korzystnie. Ostatnio zbadano organizm wielokomórkowy, którego biologia jest przykładem mechanizmu umożliwiającego trwałe istnienie drobnego dzieworodnego zwierzęcia (WEEKS i HOFFMANN 1998).

Małeńki roztocz, *Penthaleus major*, żyje na stepach południowej Afryki i południowej Australii. W okresie wilgotnym, od jesieni do wiosny wytwarza trzy pokolenia, lato przeżywa w postaci jaj. Jego liczebność na 1 m<sup>2</sup> sięga 15 000 osobników. W ciągu wielu lat autorzy zbadali około 10 000 okazów nie natrafiając ani razu na samca. Również wśród form pokrewnych tego gatunku nigdy samców nie znaleziono. Autorzy sądzą więc, że jest rzeczą nieprawdopodobną, by istniała gdzieś nieznaną biseksualna populacja badanego gatunku. Przy pomocy elektroforyzy enzymów stwierdzono natomiast istnienie w badanej populacji 25 klonów różniących się częstością występowania i wymaganiami w stosunku do środowiska. Różnorodność klonów jest prawdopodobnie skutkiem pojawiania się mutacji. Ogólna liczebność badanego gatunku, którego zasięg na dwu kontynentach ma powierzchnię wielu tysięcy kilometrów musi mieć wymiary astronomiczne, skoro zdaniem Weeksa i

Hofmanna na  $1 \text{ k}^2$  żyje  $10^{10}$  osobników. Wobec pojawiania się niekiedy mutacji tolerowanych lub dodatnich, populacja stała się zróżnicowana, co umożliwia wystarczającą plastyczność gatunku, pomimo braku rekombinacji genetycznej (SZARSKI 1999b).

Zapewne identyczne mechanizmy umożliwiają trwałą dzieworodność wrotków. Te drobne zwierzęta są zbudowane z małych komórek, których cykl podziału trwa tylko około 20 mi-

nut, a więc jest krótszy niż ten cykl u wielu bakterii. Wrotek może rozpocząć rozród po około 6 godzinach od urodzenia (CAVALIER-SMITH 1982). Zapewne również gatunki wrotków istnieją w postaci różnych klonów, wśród których może działać dobór naturalny. Prawdopodobnie ten fakt pozwolił na zróżnicowanie wyżej wspomnianego podrzędu Bdelloidea. Można się spodziewać potwierdzenia tej hipotezy w niedalekiej przyszłości.

#### INNE OBSERWACJE ZGODNE Z POGLĄDAMI WRIGHTA

Różne powszechnie znane fakty sugerują, że bogactwo i zróżnicowanie puli genetycznych populacji zwiększa ich zdolność do trwania w kolejnych generacjach. Natomiast autorzy uważający istnienie rozrodu płciowego za zagadkę zwykle o tym nie wspominają. Nie mogą tych faktów tutaj obszerniej przedstawić, niektóre z nich dobrze jednak przypomnieć.

Obserwacje zachowań godowych ptaków i ssaków dowiodły istnienia u tych kręgowców rozmaitych mechanizmów, które zapobiegają kojarzeniu się osobników blisko z sobą spokrewnionych. Można przypuszczać, że występują one również u innych grup zwierzęcych, nie wiem czy próbowano stwierdzić ich istnienie. Wśród roślin częste są mechanizmy przeciwdziałające samopylności. Obecność podobnych zabezpieczeń pomimo tego, że zapewne powodują one niekiedy zmarnowanie niewykorzystanych gamet dowodzi, że krzyżowanie w bliskiej rodzinie, ograniczając zróżnicowanie genetyczne osobników, produkuje potomstwo gorzej przystosowane. Potwierdziły to wielokrotnie eksperymenty.

Hodowla użytkowa roślin i zwierząt dostarcza niezliczonych przykładów, że organizmy, które pochodzą z krzyżowania w rodzinie mają z reguły obniżoną żywotność, nawet wtedy, gdy wyeliminowano z ich puli genetycznych recesywne allele ujemne, podobnie jak do tego doprowadzono w laboratoryjnych szczepach gryzoni. Produkuje się natomiast stale organizmy będące mieszańcami, gdyż okazało się, że wskutek heterozji rosną szybciej i są dorodniejsze od przedstawicieli jednolitych ras, które składają się zwykle z ograniczonej liczby osobników będących w większej liczbie locii homozygotami.

Do podobnego wniosku skłaniają wiadomości z epidemiologii. Wiadomo, że podczas wybuchów najgroźniejszych chorób zakaźnych nieliczne osobniki zagrożonej populacji okazują się

niewrażliwe. Klasycznym przykładem są losy królików w Australii. Historie chorób zakaźnych roślin, zwierząt i ludzi są zbyt złożone i skomplikowane, by można je było tutaj omawiać. Wystarczy stwierdzić, że z reguły w pulach genetycznych populacji „dzikich” znajdują się w rozproszeniu rozmaite allele zmniejszające wrażliwość na patogeny. Pod wpływem epidemii czy epizoozji, geny te skupiają się w genomach osobników przeżywających, obniżając zagrożenie populacji danym patogenem.

W ten sam sposób można wyjaśnić częste zdobywanie niewrażliwości owadów i roślin na rozmaite związki chemiczne stosowane do tępienia organizmów niepożądanych. Dowodzi to posiadania przez ich naturalne populacje ogromnego bogactwa rzadkich alleli, które się utrzymują dzięki rozmnażaniu płciowemu osobników żyjących w wielu zróżnicowanych środowiskach.

Obecność w pulach genetycznych organizmów rozmaitych alleli rozmieszczonych chaotycznie, a zdradzających swą obecność tylko w pewnych okolicznościach, nie cieszy się popularnością wśród ewolucjonistów, zainteresowanych modelami matematycznymi, którzy często pomijają te fakty milczeniem. Jest to jednak zaniechanie bardzo istotnego czynnika ewolucji.

Przypominam popularne przed około 30. laty powiedzenie: „błąd MacNamary”. Ten amerykański minister obrony miał podobno wierzyć tylko we wnioski oparte na obliczeniach. Porównywał liczby żołnierzy, czołgów, samolotów, obliczał skuteczność różnych broni, a nawet zdolności i wykształcenie żołnierzy i dowódców (w tym celu opracowano specjalne współczynniki, co budziło wątpliwości) i tak dalej. Natomiast czynniki nie dające się porachować, jak na przykład chęć walki, wiarę w słuszność sprawy — po prostu pomijał.

## WYDARZENIA NIEPRZEWIDYWALNE W EWOLUCJI

Obserwacja organizmów prowadzi nieraz do podziwu doskonałości działania i budowy istot żywych. Jakże znakomicie latają jerzyki i sikory, jak wspinałym narządem jest skóra ssaków. Miękką i delikatną, łatwo goi uszkodzenia, współdziała z regulacją temperatury oraz z mechanizmami immunologicznymi chroniąc wnętrze ciała przed infekcjami. Wiemy jednak, że jerzyki nie umieją latać wśród koron drzew, sikory nie potrafią łowić owadów w locie, a wiele owadów przekłuwa skórę ssaków karmiąc się ich krwią i przenosząc równocześnie drobnoustroje. W istocie wszystkie organizmy mają swe „słabe strony” i niedoskonałości.

Jednak najdonioślejsze konsekwencje wynikają z nieuchronnej zmienności łańcuchów kwasów nukleinowych. Ich nietrwałość „jest normalnym przejawem życia — przejawem procesów metabolicznych zachodzących w ustroju” (JANION 1999). Wspinał się różnicowana biosfera nigdy nie mogłaby się rozwinąć bez tej nietrwałości łańcuchów. Wszystko wskazuje, że jest to proces nieprzewidywalny, chociaż są w łańcuchach DNA miejsca, w których łatwiej o pomyłki, na przykład tam gdzie pewna krótka sekwencja powtarza się wielokrotnie. Utrwalenie zmiany w łańcuchu DNA jest zapewne najczęściej niekorzystne, często obojętne, ale niekiedy wywołuje efekt, który natychmiast lub w przyszłości przyczynia się do zwiększenia dostosowania potomków nosiciela.

Istnieje ogromna literatura opisująca na podstawie skamieniałości jak kręgowce wodne przekształcały się na czworonogi oraz jak dwie gałęzie gadów zmieniały się na ptaki i ssaki. Są to opisy postępu w kierunkach już zdeterminowanych przez przeszłość grup. Mniej uwagi poświęca się zwykle początkowym zmianom kierunków dostosowania pomimo tego, że jest to jedno z centralnych zagadnień ewolucji. Nie możemy w tym przypadku nigdy oprzeć się na skamieniałościach, ponieważ zmiany budowy są z reguły konsekwencją zmian zachowania, które zapewne pojawiały się przypadkowo, lecz początkowo nie mogły pozostawić śladów kopalnych.

Zastanówmy się na przykład, jak mogło dojść do zmian kierunku adaptacji wśród niedźwiedzi. Większość niedźwiedzi to wielkie drapieżniki lądowe, zdolne do wykorzystania również pokarmów znacznie trudniej strawnych i mniej wartościowych od mięsa kręgowców. Niedźwiedzie brunatne łowią czasem rów-

niez ryby, lecz zwykle czynią to tylko brodząc po dnie w okresie ogromnej ich liczebności, podczas ciągów na tarliska. Niedźwiedź polarny, chociaż niewątpliwie bardzo blisko spokrewniony z niedźwiedziem brunatnym, od którego się zapewne niezbyt dawno oddzielił, ma jednak bardzo odmienną biologię. Nie ma okazji do odżywiania się ani gniazdami błonkówek, ani roślinami, natomiast znakomicie pływa i poluje w morzu. Jego pożywieniem są głównie foki i uchatki.

Niedźwiedzie spotykały kiedyś na wybrzeżach morskich łatwo dostępne i często obfite źródło pożywienia w postaci ssaków płetwonogich, kojarzących się i rodzących młode na skraju łądu. Zapewne początkowo niedźwiedzie zabijały płetwonogie tylko na łądzie lub w płytkiej wodzie. Zdobycie umiejętności polowania w otwartym morzu musiało być procesem złożonym i długotrwałym. Człowiek łatwo uczy się jazdy na rowerze lub na łyżwach, gdyż planując przyszłość zmusza się do ćwiczeń. Umiejętny treser może też, odpowiednio dobierając bodźce, nauczyć niedźwiedzia wykonywania różnych osobliwych czynności. Natomiast zwierzęta na swobodzie postępują wedle zapisów reakcji odziedziczonych po przodkach, nawet jeśli osobnik wskutek przypadku zdobędzie jakąś nową umiejętność, nie przekazuje jej potomstwu. Do wyjątków należy naśladowanie rodziców przez młode osobniki, częste tylko u naczelnych. Pojawienie się w genomie gatunku zapisu nowego zachowania wymaga więc zjawiska nieprzewidywalnego, jakim jest pojawienie się zmienionego fragmentu DNA w genach, który utrwalił się w puli genetycznej populacji tylko wówczas, gdy zwiększy prawdopodobieństwo przekazywania genomu nosicieli następnym pokoleniom.

Nie można nawet w przybliżeniu ocenić, ile losowych zmian zachowania musiało się kolejno pojawiać w genomach i utrwalac, zanim potomkowie niedźwiedzi brunatnych stali się zwinnymi drapieżnikami morskimi. Musiało to trwać długo. Zmianę mogła przyspieszać duża liczebność przekształcającego się gatunku na ogromnych przestrzeniach mórz podbiegunowych oraz pojawienie się sprężenia zwrotnego dodatniego między rozwojem przystosowań różnych narządów do nowego sposobu życia (SZARSKI 1971). Innym podobnym procesem była zmiana na zwierzę roślinożerne niedźwiedzia będącego przodkiem wielkiej pandy. Podobnie



musiała też przebiegać, chociaż w znacznie odleglejszej przeszłości, ewolucja przodków ssaków płetwonogich.

Kształt tak zwanych drzew filogenetycznych sugeruje, że tworzenie się nowych jednostek systematycznych było często następstwem wydarzeń jednostkowych (MOOERS i HEARD 1997). Przykładem mogą być wyniki JOHNSA i AVISE (1998) uzyskane przez ocenę wieku i porównanie wewnętrznych pokrewieństw trzech grup ryb, jakimi są: 1) afrykańskie *Cichlidae* szczególnie rozrodzone w Jeziorze Malawi, 2) zamieszkujące Ocean Antarktyczny *Notothenioidei*, oraz 3) gatunki rodzaju *Sebastes* żyjące w morzu przy wybrzeżach Kalifornii. JOHNS i AVISE porównali odcinki DNA mitochondriów, sąsiadujące z zapisem cytochromu b u 27 gatunków tego ostatniego rodzaju. Opierając się na hipotezie zegara molekularnego doszli do wniosku, że grupa ta powstała w stosunkowo krótkim okresie czasu, przed około 5 milionami lat. Inne dane wskazują, że *Cichlidae* rozgałęziły się przed około paru tysiącami lat prawdopodobnie wskutek wahań poziomu wody w jeziorze, natomiast podział *Notothenioidei* nastąpił pod wpływem nieznanymi przyczyn przed około 12 milionami lat. Były to wydarzenia stosunkowo krótkotrwałe, wywołane być może u *Sebastes* i u *Notothenioidei* zdobyciem nowych przystosowań.

Nie znamy przyczyn rozgałęzienia się ani rodzaju *Sebastes*, ani podrzędu *Notothenioidei*, pomimo to rozmieszczenie tych wydarzeń w czasie można uznać za potwierdzenie hipotezy twierdzącej, że kladogeneza nie jest procesem ciągłym i równomiernym, lecz występuje nieregularnie, będąc następstwem wydarzeń nieprzewidywalnych. Podobnie kapitalnym, a nieprzewidywalnym faktem musiało się kiedyś stać takie udoskonalenie sterowania lotem w powietrzu przez niewielkie skaczące dinozaury, które

utrudniło większym drapieżnikom ich chwytanie i wskutek tego wywołało powstanie sprzężeń dodatnich między różnymi przystosowaniami usprawniającymi lot i w końcu doprowadziło do przekształcenia się ich potomków w ptaki (SZARSKI 1971).

Inne nieprzewidywalne wydarzenia, które niewątpliwie zmieniały kierunek ewolucji to podział zasięgu gatunku, czy to wskutek powstania trudnej do pokonania przeszkody, czy dzięki przypadkowemu zasiedleniu nowego środowiska. Oba te zjawiska były wielokrotnie opisywane i rozważane. Przypominam zróżnicowanie organizmów na archipelagach wysp, na przykład niezwykle obfitość gatunków rodzaju *Drosophila* i ptaków z rodziny Drepanididae na Archipelagu Hawajskim, oczywiście zgodną z krajobrazami Wrighta. Świeżo opisano sytuację skrajną, a mianowicie zróżnicowanie ślimaków lądowych tworzących endemiczny rodzaj *Mandarina* na Archipelagu Bonin składającym się z około 10 małych wulkanicznych wysepek położonych na Oceanie Spokojnym, na południowy wschód od wyspy Kiusiu (CHIBA 1999). Wyspy te wyłoniły się z morza w połowie plejstocenu. Mimo, iż powierzchnia większości z nich nie przekracza 1 km<sup>2</sup> na poszczególnych wysepkach zdażyły powstać niezależnie formy naziemne, nadrzewne i pośrednie. Jest to zapewne wynik ogromnej ilości tropikalnych huraganów na jakie były narażone organizmy archipelagu. Biolog musi być świadomy tego, że zjawiska nieprzewidywalne będą na pewno zdarzać się w przyszłości, podobnie jak niedawno pojawiło się AIDS i choroby wywoływane przez priony, zaś sierpówka, gołąb zamieszkujący na początku XX w. tylko południowoschodni skrawek Europy, zdołał osiągnąć przed kilkunastu laty południowych brzegów Bałtyku i Morza Północnego, a obecnie z kolei bardzo zmniejszył swą liczebność.

#### ZAKOŃCZENIE

Korzystając z zachęty Redakcji KOSMOSU do swobody w wypowiedziach osobistych preferencji w artykułach przeznaczonych do niniejszego zeszytu, nie starałem się ukryć mojej nieufności w stosunku do matematycznych modeli procesów ewolucyjnych. Przyczyny mego sceptycyzmu są rozmaite. U podstawy leżą zapewne braki w wykształceniu. W szkole średniej z matematyką nie miałem kłopotów, ale w programie mego gimnazjum było dość dużo łaciny i greki, a matematyki niewiele. Po zdaniu matury w 1930 r. zrozumiałem, że moi rówieśnicy z niektórych krakowskich szkół znali matema-

tykę, fizykę i chemię znacznie lepiej od moich kolegów i ode mnie. W czasie studiów na uniwersytecie obowiązywała „matematyka dla przyrodników”. Przy tej okazji zdobyłem powierzchowne zrozumienie pojęć: funkcja, pochodna, całka, ciąg i szereg, ale prawie nic więcej. Dopiero znacznie później, czytając prace naukowe zetknąłem się z regułą Hardyego i Weinberga, kiedyś wreszcie natrafiłem na wyrażenie „significant difference”, a od matematyków dowiedziałem się, że w języku polskim mówimy o różnicy statystycznie istotnej. Pojęcia tego chyba żaden z moich nauczycieli i kolegów biologów

przed 1939 r. nie używał. W końcu kupiłem książkę SIMPSONA i współaut. (1960) i starałem się ją dokładnie przestudiować. Nie ulega jednak wątpliwości, że moje wiadomości matematyczne, późno w życiu zdobyte i pełne luk, pozostały do dzisiaj niedostateczne.

Wiem, że dla niektórych osób zrozumienie pewnych zależności jest najpełniejsze, jeśli jest wyrażone językiem matematyki. Osobiście czuję się przekonany tylko wówczas, gdy rozumiem fakty intuicyjnie, a formułom matematyki nie ufam. Rachunki WILLIAMSA (1975) i BELLA (1982) nigdy mnie nie przekonały. Sądziłem i sądzę, że różnorodność działania doboru naturalnego wystarczająco wyjaśnia przewagę form seksualnych nad dzieworodnymi, chociaż nie potrafiłem do tego przekonać wielu rozmówców. Mam nadzieję, że ten artykuł wyjaśni przyczynę przewagi rozrodu płciowego niektórym czytelnikom.

Zrozumienie działania sprzężenia zwrotnego ujemnego, które zapewnia między innymi równowagę wewnętrzną organizmów i zwiększa stabilność biocenoz, było dla mnie zawsze jasne i nie mogę pojąć czemu starano się tę zależność wyrazić językiem matematyki. Około 1966 r. doszedłem do wniosku, że ogromne różnice w szybkości ewolucji organizmów wynikały z powstającego niekiedy sprzężenia zwrotnego dodatniego między zmianami biegnącymi w różnych narządach organizmów zmieniających swój poprzedni sposób życia, na przykład wśród potomków dinozaurów opanowujących umiejętność latania. Gdy zawierający tę hipotezę artykuł wysłałem do redakcji czasopisma naukowego, jeden z redakcyjnych recenzentów napisał, że „dzisiaj każdy proces ewolucyjny musi być wyrażony językiem matematyki”. Redaktor czasopisma proponował dodanie odpowiedniego uzupełnienia. Nie wątpię, że w Krakowie jest kilka osób, które by chętnie mi w tym pomogły, ale uważałem, że czytelnicy więcej skorzystają z opisu, niż ze wzoru. Artykuł został więc wydrukowany bez matematyki (SZARSKI 1971).

Ostatnio zmartwiło mnie, że utalentowany badacz, dr RYSZARD KORONA (1998), zapewne stracił wiele czasu i wysiłku — jak sądzę zbytecznie — aby wyjaśnić twierdzenie oparte na błędnym rachunku. Jest też rzeczą zadziwiającą, że pomimo tego, iż w podręczniku FREEMANA i HERRONA (1998) stwierdzono, że rachunek WILLIAMSA (1975) jest błędny, gdyż pomija dobrze znany fakt mniejszej sprawności w przekazywaniu genów przez samice dzieworodne, w obecnie ukazującej się książce STEARNSA i HOEKSTRY (2000), na str.143 autorzy twierdzą, że najbar-

dziej zagadkowym problemem biologii ewolucyjnej jest przewaga rozrodu płciowego nad rozrodem aseksualnym, której rzekomo nie można wyjaśnić. Zajęcie takiego stanowiska wynika zapewne z chęci wykorzystania rzekomo „pasjonującej zagadki płci” do uzasadnienia wniosku o poparcie badań mechanizmów ewolucji. Stearns i Hoekstra dlatego nie chcą przyznać, że problem ten wyjaśnił Wright w pierwszej połowie XX stulecia, ponieważ „zagadka płci” jest chwytliwym sloganem przemawiającym za doniosłością interesujących ich badań. Tylko w niewielu słowach wspominają o różnicach w dostosowaniu potomków samic płciowych i dzieworodnych, aby następnie zreżumować sprawę przez obszernie streszczanie licznych hipotez, częściowo tłumaczących przewagę rozrodu płciowego, oraz krytykę tych przypuszczeń, aby sprawę zakończyć uznaniem problemu za nierozwiązalny.

Zadaniem nauki jest jednak wyjaśnianie problemów, a nie ich zaciemnianie, zaś rozwiązywanie pseudoproblemów jest często stratą czasu i wysiłku, chociaż trzeba przyznać, że niejednokrotnie odkrywano ważne fakty przypadkowo, wcale ich nie szukając. Na częstość używania wątpliwych argumentów w uzasadnieniach programów badań zwrócił uwagę ostatnio TURSKI (1999). Jest to istotnie strategia bardzo krótkowzroczna. W ewolucjonizmie, wiara w stałość kierunku działania doboru naturalnego i eliminowanie z rozważań następstw wydarzeń jednostkowych zostaną zapewne uznane w niedalekiej przyszłości za herezje, podobne do popularnego przed stuleciem przekonania, że odkrycia Mendla obaliły teorię Darwina.

Pod wpływem rozważań nad rozrodem aseksualnym moja nieufność do wniosków biologów opartych tylko na matematyce jeszcze się pogłębiła. Jeśli tak prosty model, jak rachunek WILLIAMSA (1975) może prowadzić do całkowicie odmiennych twierdzeń, to jakże można ufać wnioskowi opartemu na przekształcaniu ogromnych czasem zbiorów liczb przy pomocy trudnych do zrozumienia programów z użyciem komputerów. Gdy napotykam podobną publikację podpisaną zwykle przez grupę osób o rozmaitych specjalnościach, wątpię czy chociaż jedna z nich może oświadczyć, że w pełni rozumie cały tok wnioskowania, od biologicznego zagadnienia, przez program komputera, aż do konkluzji. Tym ostatnim ufam im tylko wówczas jeśli wydają mi się prawdopodobne.

Przygotowując ten artykuł omawiałem jego treść z wieloma osobami, nie mogąc ich wszystkich wymienić. Muszę jednak podkreślić pomoc trzech kolegów: Jana Kozłowskiego, Jana

Rafińskiego i Jacka Szymury. Czytali oni też rozmaite fragmenty wcześniejszych wersji artykułu i — nie zawsze zgadzając się z moim

zdaniem — wskazywali mi ważne pozycje w literaturze. Zawdzięczam im bardzo wiele.

## LITERATURA

- BALLOUX F., GOUDET J., PERRIN N., 1998. *Breeding system and genetic variance in the monogamous, semi-social shrew, Crocidura russula*. *Evolution* 52, 1230–1235.
- BARTON N. H., CHARLESWORTH B., 1998. *Why sex and recombination*. *Science* 281, 1986–1990.
- BELL G., 1982. *The Masterpiece of Nature The Evolution and Genetics of Sexuality*. U. California Press. Berkeley.
- BURT A., 2000. *Perspective: Sex, recombination, and the efficacy of selection — was Weismann right?* *Evolution* 54, 337–351.
- CAVALIER-SMITH T., 1982. *Skeletal DNA and the evolution of genome size*. *Ann. Rev. Biophys. Bioeng.* 1, 273–302.
- CHEVERUD J. M., VAUGHN T. T., PLETSCHER L. S., KING-ELLISON K., BAILIFF J., ADAMS E., ERICSON C., BRONISLAVSKI A., 1999. *Epistasis and the evolution of additive genetic variance in populations that pass through a bottleneck*. *Evolution* 53, 1009–1018.
- CHIBA S., 1999. *Accelerated evolution of land snail Mandarina in the oceanic Bonin Islands: Evidence from mitochondrial DNA sequences*. *Evolution* 53, 460–471.
- COYNE J. A., BARTON N. H., TURRELLI M., 1997. *Perspective: A critique of Sewall Wright's shifting balance theory of evolution*. *Evolution* 51, 643–671.
- COYNE J. A., BARTON N. H., TURRELLI M., 2000. *Is Wright's shifting balance process important in evolution?* *Evolution* 54, 304–317.
- FREEMAN S., HERRON J. C., 1998. *Evolutionary Analysis*. Prentice-Hall Inc. New Jersey.
- GOODNIGHT C. J., WADE M. J., 2000. *The ongoing synthesis: a reply to Coyne, Barton and Turelli*. *Evolution* 54, 317–324.
- JANION C., 1999. *Mutageniza — uszkodzenia i naprawa DNA*. Kosmos 48, 289–292.
- JOHNS G. C., AVISE J. C., 1998. *Tests for ancient species flocks based on molecular phylogenetic appraisals of Sebastes rockfishes and other marine fishes*. *Evolution* 52, 1135–1146.
- KORONA R., 1998. *Mechanizmy ewolucyjne utrzymujące rozmnażanie płciowe*. Kosmos 47, 163–173.
- LYNCH M., PFRENDNER M., SPITZE K., LEHMAN N., HICKS J., ALLEN D., LATTA L., OTTENE M., BOGUE F., COLBOURNE J., 1999. *The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species*. *Evolution* 53, 100–110.
- MACGREGOR H. C., HORNER H., 1980. *Heteromorphism for chromosome 1, a requirement for normal development in crested newts*. *Chromosoma* 76, 111–122.
- MOOERS A. O., HEARD S. B., 1997. *Inferring phylogenetic process from phylogenetic tree shape*. *Q. Rev. Biol.* 72, 31–54.
- NIELSEN E. E., HANSEN M. M., LOESCHCKE V., 1999. *Genetic variation in time and space: microsatellite analysis of extinct and extant populations of Atlantic salmon*. *Evolution* 53, 261–268.
- PECK S. L., ELLNER S. F., GOULD F., 1998. *A specially explicit stochastic model demonstrates the feasibility of Wright's shifting balance theory*. *Evolution* 52, 1834–1839.
- PECK S. L., ELLNER S. F., GOULD F., 2000. *Varying migration and deme size and the feasibility of the shifting balance*. *Evolution* 54, 324–327.
- PLTYCZ B., 1999. *Filogeneza odporności — kręgowce*. [W:] *Immunologia porównawcza*. B. PLTYCZ (red.). Str. 139–214. Wydawnictwo UJ. Kraków.
- PLTYCZ B., ŚLĘZAK B., 1981. *Population studies on skin allograft rejection in Salamandra salamandra (L.)*. *Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol.* 28, 485–490.
- RAFIŃSKI J. N., 1974. *Studies on the genetic structure of the alpine newt, Triturus alpestris (Laur.) populations*. *Acta biol. Cracov. Ser. Zool.* 17, 51–68.
- ROTH G., NISHIKAWA K. C., WAKE D. B., 1997. *Genome size, secondary simplification, and the evolution of the brain in salamanders*. *Brain, Behav., Evol.* 50, 50–59.
- SIMPSON G. G., ROE A., LEWONTIN R. C., 1960. *Quantitative Zoology*. Harcourt, Brace & Co. New York.
- STEARNS C. S., HOEKSTRA R.F. 2000. *Evolution: An Introduction*. Oxford University Press.
- SZARSKI H., 1971. *The importance of deviation amplifying circuits for the understanding the course of evolution*. *Acta biotheor.* 20, 158–170.
- SZARSKI H., 1999a. *Jak tłumaczyć istnienie rozmnażania płciowego*. Kosmos 48, 145–147.
- SZARSKI H., 1999b. *Jak ewoluują formy dzieworodne?* *Wszechświat* 100, 130–131.
- TURSKI Ł. A., 1999. *Rajskie jabłuszko jak arbuz*. *Rzeczpospolita* nr 51, z 18 grudnia, str.D 4.
- WADE M. J., GOODNIGHT G. J., 1998. *Perspective: The theories of Fisher and Wright in the context of metapopulations: When nature does many small experiments*. *Evolution* 52, 1537–1553.
- WEEKS A. R., HOFFMANN A. A., 1998. *Intense selection of mite clones in a heterogenous environment*. *Evolution* 52, 1325–1333.
- WILLIAMS G. C., 1975. *Sex and Evolution*. Princeton Un. Press. Princeton.