

EWOLUCYJNA PSYCHOLOGIA OSOLOWOŚCI

Jacek Neckar

O psychologicznej
naturze człowieka
w ujęciu darwinowskim



SEDNO
Wydawnictwo
Akademickie

EWOLUCYJNA PSYCHOLOGIA OSOBOWOŚCI

A new scientific truth does not triumph by convincing its opponents and making them see the light, but rather because its opponents eventually die, and a new generation grows up that is familiar with it.

Max Planck

Scientific autobiography and other papers (1968)

EWOLUCYJNA PSYCHOLOGIA OSOBOWOŚCI

Jacek Neckar

O psychologicznej
naturze człowieka
w ujęciu darwinowskim

Wydawca
Bożena Kućmierowska

Recenzenci
prof. dr hab. Aleksandra Tokarz
dr hab. Krzysztof Krzyżewski

Redakcja merytoryczna i korekty
Iwona Witt-Czuprzyńska

Redakcja techniczna
Danuta Przymanowska-Boniuk

Projekt okładki i stron tytułowych
Janusz Fajto

Opracowanie typograficzne
Wojciech Stukonis

Ilustracja na okładce
Nieistniejący już mural nieznanego autora na jednej z kamienic w dzielnicy Graca w Lizbonie
Sfotografował Jacek Neckar

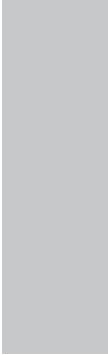
Publikacja dofinansowana przez Wydział Filozoficzny /
Instytut Psychologii Uniwersytetu Jagiellońskiego

Copyright © by Jacek Neckar
Copyright © by Wydawnictwo Akademickie SEDNO
Warszawa 2018

Wszelkie prawa zastrzeżone
Kopiowanie, przedrukowywanie i rozpowszechnianie w całości lub we fragmentach jakiegokolwiek
techniką bez pisemnej zgody wydawcy zabronione

ISBN 978-83-7963-064-6
ISBN 978-83-7963-065-3 (e-book)

Wydawnictwo Akademickie SEDNO Spółka z o.o.
00-696 Warszawa
ul. J. Pankiewicza 3
www.wydawnictwosedno.pl
info@wydawnictwosedno.pl



Spis treści

WPROWADZENIE 9

ROZDZIAŁ 1

Teoria ewolucji: od Darwina poprzez nową syntezę do współczesnych propozycji 15

- 1.1. Logika teorii Darwina 16**
- 1.2. Nowa synteza 20**
 - 1.2.1. Czynniki generujące zmienność genetyczną 24**
- 1.3. Poza nową syntezę 31**

ROZDZIAŁ 2

Ewulucjonizm w psychologii: od socjobiologii do psychologii ewolucyjnej.

Specyfika psychologii ewolucyjnej 36

- 2.1. Ewulucjonizm w psychologii 36**
- 2.2. Etologia i socjobiologia 39**
- 2.3. Psychologia ewolucyjna 49**

ROZDZIAŁ 3

Biologiczne i psychologiczne ujęcie modularności 56

- 3.1. Modularność – podstawowy element systemów złożonych 57
- 3.2. Biologiczne ujęcie modularności 60
- 3.3. Wczesne psychologiczne ujęcia modularności 65
- 3.4. Powszechna modularność – ujęcie psychologii ewolucyjnej 67

ROZDZIAŁ 4

Ewolucyjne ujęcie osobowości: poziom ogólny 78

- 4.1. Co składa się na ogólny poziom analizy osobowości? 79
- 4.2. Motywacja 83
 - 4.2.1. O korzyściach ewolucyjnego ujęcia motywacji 83
 - 4.2.2. Ewolucyjna koncepcja motywacji 86
 - 4.2.3. Integrujący aspekt motywacji – samokontrola 103
- 4.3. Emocje 105
 - 4.3.1. Emocje podstawowe jako emocje o genezie ewolucyjnej 105
 - 4.3.2. Poza emocje podstawowe 109
- 4.4. Samoświadomość i Ja 116
 - 4.4.1. Samoświadomość – nowa jakość czy ciągłość? 119
 - 4.4.2. Samowiedza – geneza filogenetyczna 124
 - 4.4.3. Spór o ewolucyjny początek zdolności do budowania samowiedzy 128
 - 4.4.4. Czy samoświadomość i samowiedza są adaptacją? 132
- 4.5. Postulaty dla ewolucyjnego ujęcia osobowości na poziomie ogólnym 134

ROZDZIAŁ 5

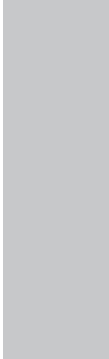
Ewolucyjne ujęcie osobowości: poziom różnicowy 137

- 5.1. Zróżnicowanie fenotypu i genotypu człowieka 138
- 5.2. Problematyczność ewolucyjnego ujęcia różnic indywidualnych 141
- 5.3. Dobór zrównoważony, w tym dobór zależny od częstości, jako wyjaśnienie adaptacyjnych różnic indywidualnych 147
- 5.4. Teoria historii życia i jej znaczenie w wyjaśnianiu ewolucyjnych mechanizmów genezy cech osobowości 159
- 5.5. Psychologia ewolucyjna i genetyka ewolucyjna człowieka – nowe modele wyjaśnień genezy różnic indywidualnych 164
- 5.6. Postulaty dla ewolucyjnego ujęcia osobowości na poziomie różnicowym 171

ROZDZIAŁ 6**Ewolucyjna teoria osobowości – próba syntezy 174**

- 6.1. O możliwości wykorzystania ujęcia ewolucyjnego do stworzenia teorii osobowości 177
- 6.2. Ewolucyjna teoria osobowości: analiza metateoretyczna, teoretyczna i metodologiczna 187
- 6.3. Ewolucyjna teoria osobowości: postulaty i kierunki rozwoju 192

ZAKOŃCZENIE 213**BIBLIOGRAFIA 216****INDEKS NAZWISK 257**



Wprowadzenie

Kiedy w jednym zdaniu pojawiają się kategorie: psychologia osobowości i psychologia ewolucyjna, to czytelnik może odnieść wrażenie, że problematyka będzie mocno ciążyła ku przeszłości oraz że pojawiają się wątki mocno kontrowersyjne. Przeszłość dla psychologa ewolucyjnego ma z oczywistych względów ogromne znaczenie, bo według niego to w niej można znaleźć klucze do odpowiedzi, dlaczego jesteśmy tacy, jacy jesteśmy. Psychologia osobowości – zwłaszcza ta, którą się wykłada na uniwersytetach i która jest prezentowana w podręcznikach akademickich – skupia się na wielkich teoriach, bez wyjątku należących raczej do przeszłości niż teraźniejszości psychologii. Co do kontrowersyjnych tez, to psychologia ewolucyjna rzeczywiście w nie obfituje – mało jest w całej psychologii tak zajądło atakowanych koncepcji naukowych. Ale niektóre z wielkich teorii osobowości były źródłem równie kontrowersyjnych tez. Następną cechą, która łączy psychologię ewolucyjną oraz osobowości, to ich ambicja stworzenia ogólnej koncepcji psychologicznej człowieka. Różnią się jednak tutaj tym, że psychologia osobowości jest próbą syntezy i holistycznego spojrzenia na człowieka, natomiast psychologia ewolucyjna aspiruje do stworzenia ogólnych ram dla reformy całej psychologii.

Problematyka psychologii osobowości jest bodaj najbliższa potocznemu wyobrażeniu tego, czym się zajmuje psychologia w ogóle. Osobowość najczęściej jest rozumiana i definiowana jako system lub konstelacja czynników, które decydują o tym, jacy jesteśmy, a dokładniej: o charakterystycznym dla każdego stylu

zachowania, reagowaniu na różnorodne sytuacje, a także doświadczaniu tychże. Definicja osobowości, która została przyjęta w niniejszej monografii, jest najbliższa klasycznej definicji Gordona Allporta (1937, 1961) – w uwspółcześnionej wersji osobowość jest dynamiczną organizacją systemów psychobiologicznych osoby, które decydują o jej specyficznym wzorcu zachowania. W takim sformułowaniu pobrzmiewa dualizm tego, co psychiczne (i znajdowało się w oryginale Allporta), oraz tego, co fizyczne, czyli przede wszystkim biologiczne. W mojej propozycji ujęcia osobowości będę starał się wyjść poza ten dualizm, który jest wprost czy *implicite* zawarty w teoriach osobowości. Nie oznacza to jednak prostego determinizmu biologicznego, ponieważ w ten sposób pewne bogactwo rozumienia i badania osobowości ostatnich stuleci zostałyby moim zdaniem zaprzepaszczone.

Uwzględnienie perspektywy ewolucyjnej w ujęciu osobowości oznacza silną obecność wątków biologicznych, a zwłaszcza tych związanych z typem wyjaśnień, w których specjalizuje się biologia, a także psychologia ewolucyjna. Znakomita większość badań psychologicznych koncentruje się na odpowiedzi na pytania dotyczące bezpośrednich przyczyn pojawienia się danego zjawiska. Biologia i psychologia ewolucyjna usiłują dostarczyć odpowiedzi na pytanie, *dlaczego w ogóle* cecha organizmu się pojawiła – czyli chcą tak zwanych wyjaśnień ostatecznych. Na przykład jak to się stało, że wieloryby blisko spokrewnione z hipopotamem nie mają kopyt, a mają płetwy. Psychologia ewolucyjna tym różni się od biologii ewolucyjnej, że skupia się na dostarczaniu wyjaśnień ostatecznych cech fenotypu, które interesują psychologa, czyli zachowań i mechanizmów psychicznych, których to zachowanie jest efektem. Odpowiedni przykład dotyczyłby zatem odpowiedzi na pytanie, dlaczego w ogóle ludzie mówią, a blisko z nami spokrewnione szympansy emitują około piętnastu wokalizacji (np. dźwięki *pant-hooting*; Goodall, 1971), które co prawda, mają swoje znaczenie, ale trudno je porównywać z ludzkimi narracjami.

Książka jest owocem moich zainteresowań psychologią – zarówno osobowości, jak i ewolucyjną. Z nich zrodził się pomysł, że te dwa zakresy mają ze sobą wiele wspólnego i potencjalnie mogą być dla siebie nawzajem użyteczne. Ważnym argumentem było też, że pomimo rosnącej liczby tekstów poświęconych osobowości z perspektywy ewolucyjnej dotąd nikt nie pokusił się o napisanie monografii łączącej te dwie sfery. Jedynym wyjątkiem jest zbiorowa praca poświęcona ewolucyjnemu wyjaśnianiu osobowości w ujęciu różnicowym (Buss i Hawley, 2011).

W sposobie i układzie prezentowania analiz inspirowałem się propozycją filozofa nauki Dudleya Shapere’a. Przebieg refleksji i sporów w XX wieku nad naturą przedsięwzięcia, jakim jest nauka, sugeruje wyraźnie, że najbardziej wartościowe propozycje filozofii nauki zakładają czerpanie inspiracji do dyskusji nad naturą i kryteriami nauki z analizowania sposobu uprawiania nauki i przebiegu ewolucji poszczególnych dyscyplin nauki. Stanowi to przeciwwagę dla formalnego, skupionego na analizie logiki i języka stanowiska, które stworzył logiczny empiryzm. Takie historyczne analizy rozpoczął Thomas Kuhn (1970), a po nim między innymi Shapere (1984). Jego wersję filozofii nauki można sprowadzić do tezy, że podstawowym źródłem informacji o naturze wiedzy naukowej jest systematyczna analiza wzorców rozumowania, które można znaleźć w rzeczywistej praktyce naukowców.

Cele, które postawiłem w tej monografii, są trojaki. Pierwszym jest analiza systematyczno-historyczna biologii ewolucyjnej w tym zakresie, w jakim konsekwencje propozycji i zmian mogą mieć znaczenie dla ewolucjonistycznego stanowiska w psychologii. Stosunkowo dużo miejsca poświęcę darwinizmowi i nowej syntezie jako obowiązującej w naukach biologicznych wersji teorii ewolucji. Wprowadzę jednak wciąż dyskusyjny wątek możliwości rozszerzenia nowej syntezy, ponieważ będzie to miało kluczowe znaczenie dla mojej propozycji. Podobna analiza systematyczno-historyczna zostanie dokonana w zakresie socjobiologii i psychologii ewolucyjnej. Najwięcej miejsca poświęcę analizie koncepcji modularności, która stanowi osiowy element psychologii ewolucyjnej. Modularność zostanie umiejscowiona w szerszym – biologicznym kontekście, a nacisk zostanie położony na potencjalne korzyści płynące dla psychologicznego ujęcia modularności, kiedy uwzględnione zostaną biologiczne koncepcje modułu. W realizowanych analizach *implicite* zawarte jest założenie, które nawiązuje do Willarda V.O. Quine’a, amerykańskiego filozofa i logika, który miał podobno zwrócić kiedyś uwagę, że granice pomiędzy dyscyplinami naukowymi są ważne dla administracji uniwersyteckiej i dla bibliotekarzy, ale nie powinno się ich zbyt podkreślać (Fulford i in., 2013). Dyscypliny często – historycznie i merytorycznie – są ze sobą blisko spokrewnione. Pokrewieństwo i wspólne sfery zainteresowań między biologią a psychologią będę podkreślał w toku całej monografii.

Drugim celem jest krytyczna analiza dotychczasowych osiągnięć i propozycji psychologów ewolucyjnych w zakresie psychologii osobowości. Dlatego posłużę

się podziałem – rzadko wykorzystywanym przez współczesnych psychologów osobowości – na poziom ogólny i różnicowy analizowania osobowości. Podział ten wydaje się dobrze porządkować różne problemy, przed którymi stają ewolucyjnie zorientowani psychologowie osobowości. Inne problemy są związane z szukaniem adaptacji, czyli mechanizmów wspólnych dla ludzi w ogóle, a jeszcze inne z próbą ewolucyjnego wyjaśnienia cech osobowości. Tak postawiony cel będzie z konieczności ukierunkowywał i ograniczał analizowaną problematykę na poziomie zarówno ogólnym, jak i różnicowym – ujmując to inaczej: będę analizował tylko te elementy osobowości, które były przedmiotem badań i propozycji psychologów ewolucyjnych. Końcowym efektem analiz krytycznych będą moje postulaty dotyczące kierunków dalszych badań i teoretycznych propozycji na poziomie ogólnym i różnicowym osobowości.

Ostatnim celem jest synteza moich propozycji sygnalizowanych przy analizie krytycznej i całościowa prezentacja autorskiej koncepcji osobowości. W jej prezentacji wskażę na poziom metateoretyczny, teoretyczny oraz metodologiczny. Jej sformułowanie będzie osadzone na analizach systematyczno-historycznych dotyczących biologii ewolucyjnej i psychologii ewolucyjnej. Nowością i specyfiką mojej propozycji będzie odejście od genocentrycznego stanowiska, typowego dla socjobiologii i do pewnego stopnia również psychologii ewolucyjnej. Wykorzystanie jako zaplecza koncepcji wychodzących poza nową syntezę umożliwi powiązanie biologicznej i kulturowej genezy osobowości. Innymi słowy, mając jako zaplecze biologię ewolucyjną, wskażę możliwość stworzenia koncepcji osobowości, która nie jest redukcjonistyczna.

Struktura monografii odpowiada postawionym powyżej celom. W rozdziale 1 przeprowadzę analizę historyczno-systematyczną kluczowych propozycji w biologii ewolucyjnej. Przedstawię podstawową logikę teorii ewolucji i fakty dotyczące zmian ewolucyjnych, które mają istotne znaczenie dla możliwych – spójnych z tymi faktami – propozycji psychologii ewolucyjnej. Dotyczy to szczególnie tego, że zmiany ewolucyjne w znakomitej większości przypadków opierają się na już istniejących mechanizmach, nie powstają z niczego.

Rozdział 2 jest rekonstrukcją genezy psychologii ewolucyjnej. Umiejscowiona ona została w najbliższych jej koncepcyjnie przedsięwzięciach, czyli etologii oraz socjobiologii, z którymi łączą ją podstawowe cele – wyjaśnienie zachowania poprzez odwołanie się do mechanizmów biologicznych, a zwłaszcza tych ukształtowanych przez dobór naturalny. Przedstawię teorie i koncepcje, bez których nie

powstałaby ani socjobiologia, ani psychologia ewolucyjna. Przy podkreślaniu ciągłości między tymi dyscyplinami wskażę podstawowe różnice między nimi, które uzasadniają twierdzenie, że psychologia ewolucyjna wniosła nową jakość w porównaniu z socjobiologią.

W rozdziale 3 dominował będzie jeden wybrany przeze mnie wątek – modularność. Wybrałem go nieprzypadkowo, dlatego że po pierwsze jest absolutnie kluczowy dla psychologii ewolucyjnej, a po drugie budzi najczęściej kontrowersji i dyskusji. Dyskusja wokół modularności będzie miała istotne znaczenie dla oceny jakości propozycji przedstawionych w dwóch kolejnych rozdziałach. Rozdział ten zamyka pierwszą część, w której realizuję pierwszy z trzech celów monografii.

Kolejna, obszerniejsza część monografii, będzie dotyczyć problematyki osobowości. W rozdziale 4 skupię się na ogólnym poziomie badania osobowości. Pod jednym względem był on przedstawiany w podobny sposób w różnych teoriach osobowości – niemal zawsze pojawiał się w nich wątek motywów. Z drugiej jednak strony odpowiedź na pytanie o to, co wspólne wszystkim ludziom, była przez te teorie bardzo różnie formułowana, z pewną dozą arbitralności. Z perspektywy ewolucyjnej za kluczowe uważam akcentowanie mechanizmów motywacyjnych i emocjonalnych, zarówno z powodu ich podstawowego charakteru dla konstruowania teorii osobowości, jak i z racji ich silnego zakorzenienia w biologicznych wyjaśnieniach. Spośród procesów poznawczych, które są trzecią grupą mechanizmów obecnych w koncepcjach osobowości, skoncentruję się głównie na procesach, które tworzą ludzkie doświadczanie siebie, czyli na samoświadomości i samowiedzy. Rozdział będą kończyć propozycje dotyczące tego, jak moim zdaniem powinna być budowana ewolucyjna teoria osobowości na poziomie mechanizmów ogólnych. Wynikają one z przeprowadzonych przez mnie i wcześniej zaprezentowanych w monografii analiz.

Różnicowy poziom analizy osobowości, który w niektórych postaciach uprawiania psychologii osobowości jest utożsamiany z psychologią osobowości w ogóle (Boyle, Matthews i Saklofske, 2008), zostanie zaprezentowany w rozdziale 5. Będę akcentował wszelako tylko te wątki, które dotyczą licznych prób dostarczenia wyjaśnień ewolucyjnych dotyczących cech osobowości. Podobnie jak w poprzednim, rozdział ten kończą propozycje dotyczące tego, jak powinien być budowany poziom różnicowy ewolucyjnej teorii osobowości. Rozdział 5 zamyka krytyczną analizę propozycji psychologii ewolucyjnej w zakresie osobowości, czyli realizację drugiego celu monografii.

Szósty, czyli ostatni rozdział, jest próbą syntezy rozmaitych wątków, które przewijały się przez całą monografię. Zbieram w nim również własne propozycje rozwiązań kwestii związanych z ujęciem ewolucyjnym osobowości, które sygnalizowałem wcześniej. Centralna część tego rozdziału będzie poświęcona przedstawieniu własnej koncepcji osobowości, która w istotnym ujęciu będzie zakorzeniona w perspektywie ewolucyjnej. Krytyczna analiza niektórych aspektów psychologii ewolucyjnej, które przedstawiam w poprzednich rozdziałach, sprawi jednak, że nie będzie to wersja ortodoksyjna, która zostałaby na przykład zaakceptowana przez takich psychologów ewolucyjnych jak David Buss, Leda Cosmides czy Steven Pinker. Nieortodoksyjność mojej propozycji wiąże się po pierwsze z węższym zakresem możliwych wyjaśnień ewolucyjnych zachowań człowieka, a po drugie z czerpaniem inspiracji z najbardziej współczesnego ujęcia ewolucji przez biologów, z którego psychologowie ewolucyjni nie robią użytku.

Teoria ewolucji: od Darwina poprzez nową syntezę do współczesnych propozycji

Z perspektywy podstawowego celu monografii, czyli doprowadzenia poprzez krytyczną analizę istniejących propozycji w obrębie ewolucyjnego ujęcia w psychologii ze szczególnym uwzględnieniem problematyki osobowości do własnej propozycji teoretycznej, ważne jest, aby krótko przedstawić dynamikę zmian w wyjaśnianiu ewolucji. Rozpocynam zatem od historyczno-systematycznej prezentacji darwinizmu i nowej syntezy, która ma na celu pokazanie zmian, które dokonały się w biologii, ale przede wszystkim pewnej różnorodności akcentów, które znajdują swój wyraz we współczesnej biologii ewolucyjnej. Jeśli psychologowie mają wykorzystać ewolucyjny model wyjaśniania genezy procesów psychicznych, to moim zdaniem powinni wziąć pod uwagę tendencje i kierunki możliwych zmian w zakresie biologii ewolucyjnej, które mogą w istotny sposób modyfikować nie tylko kształt nowej syntezy, czyli obowiązującej wersji teorii ewolucji, ale również założenia psychologii ewolucyjnej. Rozdział 1 będzie zatem przygotowaniem do dyskusji nad stanem aktualnym i możliwymi kierunkami rozwoju psychologii ewolucyjnej.

Parafrazując komentarz Jacquesa Monoda (1978), można powiedzieć, że idea ewolucji wydaje się dzisiaj oczywista dla każdego i głos na jej temat może zabierać każdy, jednak nie każdego warto słuchać. Rozprawianie się ze wszystkimi nieporozumieniami i zakłamaniami, które narosły wokół idei ewolucji, zdecydowanie

wykracza poza cel i objętość niniejszej monografii. Celem rozdziału 1 jest spojrzenie na pewną dynamikę, którą można zaobserwować w rozwoju teorii ewolucji – od czasów Jeana-Baptiste’y de Lamarcka, aż po czasy współczesne. Ponieważ monografia ma charakter zdecydowanie psychologiczny, a nie biologiczny, stąd konieczność wielu uproszczeń w odniesieniu do wątków biologicznych. Potrzeba takiego wprowadzającego w ideę ewolucji rozdziału wynika również z tego, że chociaż teoria ewolucji może wydawać się dziecinnie prosta, to ryzyko jej niezrozumienia czy też zniekształcenia wśród osób niebędących biologami jest duże.

1.1. Logika teorii Darwina

W literaturze można często spotkać łączenie rewolucji kopernikańskiej z rewolucją darwinowską. Niektórzy dodają jeszcze Zygmunta Freuda jako trzeciego rewolucjonistę (Weinert, 2009). Popularna wersja łączenia tych rewolucji wskazuje na stopniowe usuwanie człowieka z centrum wszechświata i wszystkich istot żywych. Francisco Ayala (2007) twierdzi, że ogniwem łączącym rewolucję Mikołaja Kopernika i Charlesa Darwina jest stworzenie podwalin pod współczesną naukę – nazywa je po prostu rewolucją naukową, która miała dwa etapy.

Przed Kopernikiem i Darwinem obowiązywały wyjaśnienia zjawisk naturalnych, które w Europie odwoływały się do koncepcji filozoficznych (np. Arystotelesa) lub do teologii chrześcijańskiej. Rewolucja naukowa sprawiła, że mechanizmy działania wszechświata stały się przedmiotem wyjaśnień bazujących na prawach przyrody. Wszelkie zjawiska przyrodnicze stały się możliwe do wyjaśnienia w tej mierze, w jakiej ich przyczyny były możliwe do określenia. Do połowy XIX wieku panował podział na świat nieożywiony, który poddawał się wyjaśnieniom przyrodniczym, i świat ożywiony, który możliwy był do wyjaśnienia poprzez odwołania się do przyczyn nadprzyrodzonych. W literaturze anglojęzycznej najczęściej cytowanym autorem z tego okresu, który reprezentował stanowisko kreacjonistyczne, jest William Paley (1802). Szczególnie sławny stał się jego argument, w którym dowodził przez analogię do zegarka, że istoty żywe o tak wielkim stopniu złożoności musiały mieć inteligentnego Stwórcę, podobnie jak zegarek musiał być zrobiony przez inteligentnego zegarmistrza.

Darwin rozszerzył rewolucję kopernikańską na świat ożywiony, pokazując, że złożona organizacja i funkcjonalność istot żywych jest możliwa do wyjaśnienia jako naturalny proces. Tym samym wyszedł poza popularny w XIX wieku

wśród biologów witalizm. Interesujące jest to, że w swojej teorii ewolucji Darwin pozostawił kategorię planu (*design*), która była kluczowa dla jego przeciwników kreacjonistów (dzisiaj popularną kategorią w kręgach kreacjonistów jest „inteligentny plan”, *intelligent design*). Darwin przyjął, że organizmy żywe są „zaplanowane” do określonych celów, czyli że mają naturę funkcjonalną, a ich struktura jest efektem adaptacji do pełnienia funkcji. Jednak darwinowskie zaplanowanie odwołuje się wyłącznie do naturalnego procesu. Było to radykalne przeciwstawienie się dominującej w tamtym czasie tezie, zgodnie z którą funkcja organizmu lub maszyny z konieczności implikuje twórcę maszyny czy Stwórcę organizmu (Ayala, 2007). Był to jedyny dopuszczalny wtedy sposób wyjaśnienia faktu, jak coś może być tak zbudowane, żeby mogło wykonywać daną funkcję. Niewątpliwą zasługą Darwina było wprowadzenie kwestii genezy funkcji do myślenia naukowego. Funkcja organizmu była „zaplanowana” przez dobór naturalny, odwoływanie się do Stwórcy stało się zbędne.

Niles Eldredge, analizując prace Darwina niepublikowane za jego życia (dzisiaj dostępne na stronie: <http://darwin-online.org.uk>), sugeruje, że dla Darwina dostarczanie kolejnych dowodów istnienia ewolucji nie było głównym celem (Eldredge, 2005). Zgromadzone dane o różnorodności gatunków, obserwacje Darwina dotyczące zróżnicowania zięb z Galapagos, a zwłaszcza rosnąca liczba danych o gatunkach wymarłych – w tym odkryte po raz pierwszy skamieniałości neandertalczyka – były dla wielu wystarczająco przekonujące, by uznać, że ewolucja jest faktem (por. Eldredge, 2005). Dla Darwina kluczowe stało się wskazanie mechanizmu rządzącego ewolucją. W notatnikach poprzedzających publikację *O pochodzeniu gatunków* często pojawia się określenie „moja teoria”, która opisuje kształtującą się powoli teorię ewolucji drogą doboru naturalnego (Stauffer, 1975). Od tego momentu, aż do swojej śmierci Darwin poświęcił się doskonaleniu teorii doboru naturalnego.

Idea doboru naturalnego jako podstawowego mechanizmu ewolucji w teorii Darwina wydaje się prosta i zrozumiała. Ernst Mayr (1982) w swojej historii myśli biologicznej prezentuje w skrótovej wersji logikę Darwina. Według niego cała długa prezentacja Darwina (1959) może zostać sprowadzona do pięciu faktów czy też obserwacji oraz trzech wniosków. Prezentując logikę rozumowania Darwina, skorzystam z przejrzystej systematyzacji Mayra.

W punkcie wyjścia Darwin sformułował trzy obserwacje dotyczące ekologii i dwie dotyczące dziedziczenia. W zakresie ekologii Darwin odwoływał się do prac

Thomasa Malthusa (1798), który sformułował tezę, że populacje rosną w tempie wykładniczym, a produkcja żywności w tempie arytmetycznym. Darwin uważał, że wszystkie gatunki mają potencjał do rozmnażania się, który ma nie tyle postać linearną, ile wykładniczą. Jako przykład podał parę słoni, znanych z bardzo słabego tempa rozmnażania się. Gdyby każde z ich potomstwa w kolejnym pokoleniu przetrwało i rozmnożyło się, to w ciągu 750 lat osiągnęłyby liczebność 19 milionów. Bardziej przemawiający do wyobraźni jest przykład ostrygi europejskiej (*Ostrea edulis*), która w jednym cyklu rozrodczym może osiągnąć liczebność sięgającą jednego miliona jaj. Jeśliby każda z tych młodych ostryg (ostrygi są hermafrodytami) wydała na świat kolejny milion, to po kilkunastu takich zakończonych pełnym sukcesem reprodukcyjnym pokoleniach liczba ostryg osiągnęłaby wielkość przyprawiającą o zawrót głowy nawet astronoma.

Druga obserwacja z zakresu ekologii dotyczy względnie stałej liczebności gatunków, która ma miejsce pomimo potencjału do niemal nieograniczonego ich wzrostu. Poza nielicznymi przypadkami, kiedy obserwuje się gwałtowny i na ogół krótkotrwały przyrost liczebności danej populacji (jednym z bardziej jaskrawych przykładów może być przyrost populacji ludzkiej), wszystkie gatunki zachowują względną stałość liczby osobników. Dzieje się tak, ponieważ młode organizmy bardzo często stanowią pożywienie drapieżników, ale również dlatego że istnieje rywalizacja o zasoby z innymi przedstawicielami tego samego gatunku, także spokrewnionymi ze sobą. Względna stałość liczebności ma miejsce także z tego względu, że organizmy walczą z często niesprzyjającymi warunkami środowiska. Trzecia obserwacja jest związana z drugą. W przybliżeniu można ją sprowadzić do tezy o ograniczonym charakterze zasobów koniecznych do rozwoju i utrzymania przy życiu organizmów.

Kolejne dwa zjawiska dotyczą genetyki – dziedziny, która za czasów Darwina nie istniała. Jednak Darwin zakładał dziedziczenie za fakt i przynajmniej częściowo go uzasadnił, chociaż przyznawał, że zasady stojące za nim są nieznanne. Pierwsze z tych zjawisk mówi o (bardzo dobrze udokumentowanej przez Darwina) różnorodności organizmów tego samego gatunku. Darwin właściwie rozpoczyna swoje najważniejsze dzieło (1859) od analizy różnorodności występującej u zwierząt udomowionych i tych żyjących w naturze. Podkreślając zakres tej różnorodności, Darwin wskazuje na jej kluczowe znaczenie dla możliwości zajścia doboru naturalnego. W pierwszym rozdziale *O pochodzeniu gatunków* (1859) Darwin wyraźnie podkreśla, że interesują go wyłącznie te różnice indywidualne, które

są dziedziczne – inne są z perspektywy doboru naturalnego bez znaczenia. Drugie zatem zjawisko z dziedziny genetyki można podsumować za Mayrem, że przynajmniej część zróżnicowania w obrębie tego samego gatunku pochodzi od rodziców, czyli jest dziedziczna (Mayr, 1982). To, co dla Darwina pozostało tajemnicą, dzięki odkryciom genetyków jest dzisiaj coraz bardziej zrozumiałe i przewidywalne. Rzeczywiście obserwuje się często bardzo duże zróżnicowanie w budowie organizmów, ich fizjologii, a także zachowaniu.

Z wymienionych wyżej empirycznych faktów wypływają zdaniem Darwina dwa wnioski (Darwin, 1959). Po pierwsze jedynie nieliczne potomstwo przetrwa i będzie w stanie osiągnąć wiek dojrzały oraz się rozmnożyć. Połączone czynniki uniemożliwiające nieograniczony rozwój Darwin nazwał walką o przetrwanie. Drugi wniosek dotyczy zmiennego prawdopodobieństwa przetrwania. Ponieważ istnieje zróżnicowanie determinowane genetycznie, to nie wszystkie osobniki mają równe szanse na przetrwanie. Ci, którzy przetrwają i się rozmnożą, są odrobinę sprawniejsi pod jakimś względem. Celowo używam takiego sformułowania, ponieważ współczesne symulacje przebiegu ewolucji wskazują (por. np. Jones i Laughlin, 2010), że nawet minimalna przewaga może być wystarczająca do wyeliminowania konkurencji po kilkuset lub kilku tysiącach pokoleń. Ostateczny wniosek, który Darwin wysnuł ze swoich obserwacji, jest właśnie taki: zróżnicowanie w populacji nie jest losowe, nie jest dziełem przypadku. Te cechy, które dają większe szanse przetrwania i rozmnożenia się, będą częstsze i stopniowo będą dominować w populacji.

Kilka lat po publikacji *O pochodzeniu gatunków* biolodzy przestali praktycznie dyskutować na temat problemu przemiany gatunków. Polemika dotyczyła raczej mechanizmu: czy to dobór naturalny jest głównym czynnikiem stojącym za zmianami ewolucyjnymi czy też należy szukać innych mechanizmów (Gayon, 2003). Konkurencyjne wyjaśnienia z drugiej połowy XIX wieku najczęściej nawiązywały do teorii Lamarcka, w której bardzo charakterystycznym elementem była teza o dziedziczeniu nabytych zdolności (Lamarck, 1809) – do teorii ortogenezy, zgodnie z którą ewolucja jest celowa i prowadzi do coraz większej doskonałości (Agassiz, 1857) – do tak zwanego mutacjonizmu, czyli tezy o zachodzeniu gwałtownych zmian powodujących powstanie nowego gatunku (de Vries, 1904).

W swojej analizie historycznej Jean Gayon wskazuje na szczególne znaczenie metafory drzewa życia jako podsumowującej propozycję Darwina, zgodnie z którą całą historię życia można przedstawić jako stopniową zmianę, rozdzielanie się,

dywergencję i wymieranie gatunków (Gayon, 2003). W tym kontekście warto zwrócić uwagę na drugą metaforę ewolucji, która jest powszechnie używana – metaforę drabiny ewolucji. Nawet w języku potocznym mówi się często o człowieku, że jest najwyższym szczeblem ewolucji. Metafora drabiny zawiera błędne założenie o linearnym rozwoju (w znaczeniu doskonalenia się) świata ożywionego. Gayon twierdzi, że schemat drzewa życia jest jednym z najlepszych przykładów zmiany paradygmatu w ujęciu teorii rewolucji naukowych Thomasa Kuhna (1970). Teoria zawarta w tym schemacie była nie tyle teorią przyczynową, ile heurystyką, wskazującą na bardzo prawdopodobną formę i przebieg podstawowych zjawisk, które tworzyły proces ewolucji życia. Wraz z rozwojem biologii ewolucyjnej i gromadzeniem coraz większej liczby danych schemat drzewa życia stał się dosłownym opisem ewolucji świata ożywionego. Zdaniem Gayona jest on tym aspektem darwinizmu, który odniósł największy sukces, ponieważ cała biologia ewolucyjna zasadza się na nim od półtora wieku (Gayon, 2003).

1.2. Nowa synteza

Elementem teorii ewolucji Darwina, która sprawiała mu największą trudność, było wyjaśnienie istnienia różnorodności organizmów tego samego gatunku oraz – co ważniejsze, wskazanie mechanizmu dziedziczenia cech: czy cechy rodziców mieszają się w potomstwie czy też przekazywane są jako dyskretne właściwości? Dla Darwina nie było też jasne, czy mechanizm dziedziczenia wpływa w jakiś sposób na skuteczność działania doboru naturalnego. Sformułowanie przez Gregora Mendla praw dziedziczenia w 1865 roku przez wiele lat nie było wykorzystane do uzupełnienia teorii ewolucji. Dopiero ponowne ich odkrycie w 1900 roku doprowadziło do powiązania teorii dziedziczenia z ewolucją, do czego dochodzono stopniowo i nie bez poważnych trudności.

Tak zwany mendelizm był konkurencyjną wobec darwinizmu koncepcją ewolucji, wskazującą na jej raczej saltacjonistyczny (skokowy) niż gradualistyczny charakter (Bowler, 1983). Zwolennicy Mendla z przełomu XIX i XX wieku (np. Hugo de Vries, 1904) uważali, że głównym motorem zmian ewolucyjnych są znaczące mutacje, natomiast dobór naturalny ich zdaniem był drugorzędny i decydował jedynie o przetrwaniu (Stephens, 2008). Dlatego też zgodnie z koncepcją mendelizmu zmiany ewolucyjne musiały się dokonywać skokowo, a nie stopniowo. Od lat 20. XX wieku datuje się znaczący postęp w genetyce i odrzucenie wczesnej

interpretacji praw Mendla. Badania nad muszką owocową prowadzone pod kierunkiem Thomasa Morgana (1910) i Williama E. Castle'a (1906) wskazywały, że mutacje dokonują się rzadko, a jeszcze rzadziej mają pozytywne konsekwencje. W tych bardzo rzadkich sytuacjach, w których mutacja przypadkowo miała adaptacyjne skutki, jedynym mechanizmem, który mógł doprowadzić do jej rozpowszechnienia w populacji, był dobór naturalny (Morgan, 1910). W rezultacie nowego rozumienia mutacji dokonała się rehabilitacja darwinowskiego ujęcia doboru naturalnego – procesu oddziałującego na bardzo niewielkie zmiany genetyczne i doprowadzającego do powolnej i stopniowej przemiany gatunków.

Historycy darwinizmu (Mayr, 1982; Bowler, 2003; Gayon, 2003) wskazują, że istotną rolę w dalszym umacnianiu się darwinizmu miały osiągnięcia matematyków zajmujących się genetyką populacyjną: Ronalda Fishera, Johna B.S. Haldane'a i Sewalla Wrighta. Z teoretycznych analiz genetyków populacyjnych wyłaniał się coraz bardziej klarowny obraz roli doboru naturalnego w procesie ewolucji (Mayr, 1982). Nie jest on ujmowany w tych analizach jako proces automatycznie zmieniający populację. Dobór jest siłą, której skuteczność zależy od innych czynników, takich jak tempo zachodzących mutacji, naciski selekcyjne, dryf genetyczny i migracje, dlatego też stwierdzenie Darwina, że dobór naturalny ma kluczowe znaczenie, powinno być poddane testom empirycznym. Peter Bowler (2003) zwraca uwagę, że inną konsekwencją dokonań genetyków populacyjnych była coraz szersza akceptacja doboru naturalnego wśród biologów oraz intensywne poszukiwanie bezpośredniego dowodu na jego istnienie. Pierwszy taki dowód został przedstawiony w 1955 roku przez Henry'ego Bernarda Davisa Kettlewella i dotyczył zmieniającego się melanizmu ćmy *Biston betularia*. Występuje ona w dwóch fenotypach: jasnym i ciemnym. Przed nastaniem rewolucji przemysłowej dominowała w jej populacji forma jasna – dająca lepszą ochronę przed drapieżnikami, ponieważ ćma zazwyczaj siedziała na jasnej korze brzozy. Po rewolucji przemysłowej struktura populacji ćmy się gwałtownie zmieniła na korzyść formy ciemnej, która zyskała przewagę w ukrywaniu się przed drapieżnikami, ponieważ jasna kora drzew została pokryta pyłem i sadzą.

Zdaniem Gayona genetyka populacyjna przyniosła również istotną zmianę w rozumieniu doboru naturalnego (Gayon, 2003). Ronald Fisher pokazał, że przejęta od Malthusa darwinowska zasada dotycząca wykładniczego przyrostu potomstwa nie jest koniecznym warunkiem istnienia doboru naturalnego, który może zachodzić również wtedy, gdy populacje nie mają potencjału do

gwałtownego przyrostu. Aby mógł zajść dobór naturalny, muszą wystąpić trzy czynniki: zmienność o podłożu genetycznym, różnicujący sukces reprodukcyjny oraz korelacja między tymi dwoma czynnikami (Lewontin, 1970).

Odrodzenie idei doboru naturalnego w kolejnych latach dokonywało się głównie za sprawą kilku biologów, spośród których należy wyróżnić Theodosiusa Dobzhansky'ego. W swojej bardzo wpływowej pracy *Genetics and the origin of species* (1937) powiązał on tradycję genetyki populacyjnej z eksperymentalną genetyką rosyjskiej szkoły, którą reprezentował, zanim wyemigrował do Stanów Zjednoczonych. Dobzhansky posługiwał się nowoczesną genetyką, aby lepiej uzasadnić darwinowską ideę doboru naturalnego.

Kolejny biolog (wnuk wielkiego obrońcy Darwina – Thomasa H. Huxleya), który przyczynił się do odrodzenia darwinizmu, to Julian Huxley. Jest on jednocześnie autorem nazwy, pod którą to odrodzenie jest znane. Najważniejsza książka Huxleya z tego okresu nosiła tytuł *Evolution: the modern synthesis* (1942). Ogłosił w niej tezę o absolutnie kluczowym znaczeniu ewolucji dla całej biologii – tezę, która najbardziej jest znana jednak w wersji Dobzhansky'ego: „W biologii nic nie ma sensu, jeśli się tego nie ujmie w świetle ewolucji”. Tytuł książki Huxleya stał się nazwą nowej wersji darwinizmu, czyli neodarwinizmu – nowa synteza. Głosząc odrodzenie darwinizmu, odwoływał się do faktów i metod niemalże każdej z dziedzin biologii: ekologii, genetyki, paleontologii, embriologii, systematyki czy anatomii porównawczej. Darwin zapewne byłby szczęśliwy, widząc taką argumentację, ponieważ sam wskazywał na moc eksplanacyjną doboru naturalnego i podkreślał ją jako jeden z argumentów za jego istnieniem. Twórcy nowej syntezy również podkreślali znaczenie doboru naturalnego w wyjaśnieniu zmienności geograficznej, powstawaniu nowych gatunków (specjacji), wymierania gatunków i trendów ewolucyjnych (czyli trwałych i ukierunkowanych zmian przeciętnej wartości jakiejś cechy, np. rozmiarów u dinozaurów czy wielkości mózgu u hominidów).

Obok Dobzhansky'ego i Huxleya wśród czołowych twórców nowej syntezy należy wymienić wspomnianego już Mayra (1942), a także George'a Simpsona (1944), Bernharda Rensch'a (1947) i G. Ledyarda Stebbinsa (1950). Pierwszy z tych twórców podkreślał znaczenie i wkład licznych innych biologów-ewolucjonistów, którzy przygotowali teren pod budowę mostów pomiędzy darwinizmem a współczesną biologią (Mayr, 1982). Zauważył również, że nowa synteza, tak jak nagle się pojawiła – wystarczy porównać daty publikacji podstawowych pozycji – tak

równie gwałtownie się rozprzestrzeniła i została powszechnie zaakceptowana. Było to najlepiej widoczne podczas międzynarodowego sympozjum poświęconego genetyce, paleontologii i ewolucji w Princeton w 1947 roku (Mayr, 1982). Nowa synteza zaczęła także bardzo szybko wpływać na badania i modele teoretyczne dotyczące ewolucji człowieka. Autorem jednej z pierwszych publikacji, która o tym świadczy, jest Dobzhansky (1944). Stwierdził w niej, że wyodrębniane wówczas jako dwa gatunki homininów *Sinanthropus* i *Pithecanthropus* są odmianami tego samego gatunku. W konsekwencji autor uznał, że w danym okresie ewolucji homininów istniał tylko pojedynczy ich gatunek. Zbliżone poglądy, które wymierzone były przeciwko łatwości, z jaką paleoantropolodzy postulowali istnienie coraz to nowych gatunków w linii homininów na podstawie drobnych różnic, wygłosił Mayr podczas sympozjum z 1950 roku. Jego propozycja zmiany w ujmowaniu taksonomii linii homininów zmierzała w kierunku pełniejszego odzwierciedlenia osiągnięć genetyki populacyjnej w analizie gatunków w ogóle, w tym również w odniesieniu do homininów (Wood, 2011).

Podsumowując podstawowe twierdzenia ujęte w nowej syntezie, należy podkreślić jako punkt wyjścia zmian ewolucyjnych występowanie zmienności genetycznej w populacjach, która powstaje poprzez losową (czyli nieukierunkowaną na lepsze przystosowanie) mutację i rekombinację. Ewolucja oddziałuje na tę zmienność i przez to dokonuje się zmiana populacji w wyniku zmiany częstości występowania danych genów. Podstawowy mechanizm ewolucyjny tej zmiany to oczywiście dobór naturalny, ale oprócz niego zmiana ta może być spowodowana przez czynnik niezwiązany z doborem naturalnym, czyli losowy dryf genetyczny (zmiany w puli genów populacji spowodowane czynnikami losowymi). Charakterystyczne w nowej syntezie jest również podkreślanie gradualistyczności zmian ewolucyjnych. Oznacza to przede wszystkim, że dokonują się one powoli i stopniowo. Warianty adaptacyjne genów powodują nieznaczne zmiany w cechach fenotypowych, co nie oznacza, że pojawienie się zupełnie nowej cechy jest niemożliwe, ale że znacznie bardziej prawdopodobne jest modyfikowanie cech już istniejących. Zmiany mogą doprowadzić do powstawania różnych genotypów w populacji organizmów. Jeśli temu towarzyszy izolacja, na przykład geograficzna, to w efekcie powstaje proces specjacji, czyli powstawania nowych gatunków. Efektem specjacji jest izolacja reprodukcyjna między populacjami. Jeśli proces różnicowania będzie trwał wystarczająco długo, to powstaną nowe rodzaje, rodziny i gromady organizmów.

Wizja ewolucji w okresie po przyjęciu nowej syntezy może zostać uznana za aktualnie obowiązującą (jej możliwe rozszerzenia przedstawię w ostatniej części tego rozdziału). Istotą zmian ewolucyjnych jest zmiana w puli genów populacji, która dokonuje się w czasie. Zbliżone do takiego skrótowego określenia definicje można znaleźć w podręcznikach biologii ewolucyjnej (por. np. Weiss i Buchanan, 2004; Rice, 2007). Jak wynika z powyższego podsumowania nowej syntezy, mechanizm ewolucji ujmowany jest przez pryzmat dwóch zależności: czynników, które generują zmienność genetyczną, oraz czynników, które tę zmienność niwelują. Aby ewolucja mogła zajść, musi istnieć różnorodność – to jedna z obserwacji Darwina, która jest jak najbardziej aktualna.

Na początku XX wieku dwóch badaczy niezależnie odpowiedziało na pytanie, dlaczego utrzymuje się różnorodność genetyczna. Prawo Hardy’ego–Weinberga (od nazwisk twórców) jest matematycznym modelem opisującym częstość występowania wersji tych samych genów (allelów) w populacji. Model ten obowiązuje pod pewnymi warunkami: populacja ma dużą liczebność, dobór partnerów jest losowy, nie zachodzą mutacje ani migracje i nie działa dobór naturalny. Model ten jest bardzo użyteczny do wyjaśnienia utrzymywania się stałych proporcji wersji (czyli alleli) wielu genów. Obrazuje on w pewnym sensie idealną populację – na którą nie oddziałują wymienione wyżej czynniki (np. mutacja i dobór naturalny), co w konsekwencji gwarantuje stałość proporcji występowania poszczególnych alleli. Ujmując to inaczej, jest to model populacji, w której nie zachodzi ewolucja. Jeśli populacja spełnia wymienione warunki, to mówi się o niej, że jest w stanie równowagi Hardy’ego–Weinberga. Model ten może być użyty jako zakładany stan – model zerowy w odniesieniu do testowanych hipotez zmian ewolucyjnych.

1.2.1. Czynniki generujące zmienność genetyczną

Odkryta na nowo i rozwijana od początku XX wieku genetyka Mendla dostarczyła pierwszego wyjaśnienia na temat pojawiającej się zmienności genetycznej. Prawa dziedziczenia sformułowane przez Mendla podkreślały niezależność jednostek dziedziczenia (choć pojęcie genu jest znacznie późniejsze). Prawo czystości gamet – używając języka współczesnej genetyki – opisuje rozdzielanie się podczas powstawania komórek płciowych alleli rodziców, co prowadzi do nowych zrekombinowanych par alleli. Drugie prawo – niezależnego dziedziczenia cech – głosi, że

dziedziczenie jednej cechy nie jest uwarunkowane dziedziczeniem innej. Należy od razu dodać zastrzeżenie, o którym nie mógł wiedzieć Mendel, że prawo obowiązuje dla alleli zlokalizowanych na różnych chromosomach (szczęśliwie dla Mendla cechy groszku, które badał, były determinowane przez geny z różnych chromosomów). Prawa Mendla opisują źródła różnorodności genetycznej związanej z rozmnażaniem płciowym. Podział meiotyczny, który jest niezbędnym elementem rozmnażania płciowego, generuje dodatkową zmienność genetyczną. Zjawisko, które często występuje podczas mejozy, to rekombinacja, czyli tak zwany *crossing-over*. Oznacza ona fizyczne zerwanie ciągłości łańcucha DNA w jednej pochodzącej od ojca i drugiej pochodzącej od matki chromatydzie (chromatydę są to siostrzane połówki chromosomu, które powstają podczas podziału meiotycznego) i następnie połączenie fragmentów ojcowskich i matczyńskich w jedno (Strachan i Read, 2010). Trzeba jednak zauważyć, że *crossing-over* zachodzi stosunkowo rzadko i nie przyczynia się do powstawania zmienności genetycznej w równym stopniu co mechanizmy opisane przez prawa Mendla (tworzenie nowych par alleli i niezależne dziedziczenie cech).

Zanim przejdę do mutacji jako kluczowego źródła różnorodności, warto (choćby bardzo skrótowo) wprowadzić pojęcie genu, które – chociaż jest obecne w biologii już dłuższy czas – ciągle budzi kontrowersje (Pesole, 2008). Zespół Marka Gersteina przedstawił krótką historię definicji genu (Gerstein i in., 2007), rozpoczynając od pierwszej w duchu Mendla – oddzielnej jednostki dziedziczenia, której autorem był Wilhelm Johannsen (1909), poprzez modyfikacje wskazujące na linearne zlokalizowanie genów, które zaproponował Thomas Morgan i jego współautorzy (Morgan i in., 1915), aż po definicję w kategoriach kodu genetycznego, który jest przepisywany na pośredniczący łańcuch mRNA i w końcu na białko. Pod koniec XX wieku zmiana rozumienia genu szła w kierunku jego identyfikacji na podstawie sekwencji DNA, a nie zlokalizowania na chromosomie (*locus*). Gen był określany jako otwarta ramka odczytu (*open reading frame*, ORF), czyli każda sekwencja DNA, która potencjalnie jest łańcuchem kodującym białko. Otwarte ramki odczytu są wyszukiwane przez genetyków na podstawie podobieństwa z innymi znanymi genami bądź na podstawie statystycznych parametrów sugerujących, że możemy mieć do czynienia z sekwencją kodującą białko (Gerstein i in., 2007). Ważnym aspektem struktury genów jest ich nieciągłość u organizmów wielokomórkowych, w odróżnieniu od jednokomórkowych, których geny są ciągłymi fragmentami DNA. Geny (w rozumieniu *locus*, czyli

zlokalizowane na chromosomie) tych pierwszych są złożone z elementów kodujących, czyli egzonów, oraz niekodujących, czyli intronów. Podzielenie informacji genetycznej na fragmenty jest dodatkowym czynnikiem, który zwiększa możliwość generowania zmienności. Mechanizmy regulujące przepisywanie informacji z genów na białka sprawiają, że mogą one być syntetyzowane na podstawie różnych kombinacji egzonów. Przeciętna liczba intronów u kręgowców wynosi około pięciu do ośmiu i jest dosyć zróżnicowana (Strachan i Read, 2010).

Podstawowym czynnikiem odpowiedzialnym za zwiększanie zmienności genetycznej jest oczywiście mutacja. Oznacza ona zmianę materiału genetycznego i może zachodzić w komórkach somatycznych, co często prowadzi do niekorzystnych zmian (np. nowotworowych), ale co ważniejsze zachodzi również w komórkach rozrodczych. W pewnym sensie mutacja jest czynnikiem destrukcyjnym, który dokonuje losowych zmian w materiale genetycznym. W przypadku każdego organizmu o zaawansowanym stopniu przystosowania do środowiska taka zmiana najczęściej jest co najmniej szkodliwa, a nawet może doprowadzić do jego śmierci. Dobrą analogią byłaby sytuacja, w której losowo zmieniano by wyraz w poemacie. Możemy sobie wyobrazić taki przypadek, że losowo dobrany wyraz uczyni wiersz lepszym, ale prawdopodobieństwo takiej sytuacji jest znikome.

Mutacja może mieć postać pojedynczego błędu (mutacja punktowa), który może oznaczać zmianę w obrębie pojedynczego nukleotydu: zamianę, dodanie lub usunięcie nukleotydu. Zmiana może mieć postać synonimiczną – mutacja zmienia kodon (czyli triplet nukleotydów przypisanych do jednego aminokwasu) danego aminokwasu na inny kodon tego samego aminokwasu – zmiana nie jest widoczna w fenotypie. Inną formą jest zmiana kodonu na taki, który determinuje inny aminokwas (czasem nazywa się ją zmianą niesynonimiczną). Trzeci rodzaj zmiany nukleotydu jest określany jako bezsensowny, ponieważ powstały kodon oznacza koniec translacji (czyli syntezy białka) – efektem jest poważna zmiana w białku (Griffiths i in., 2008). Klasycznym przykładem pojedynczej zamiany nukleotydu jest u człowieka mutacja odpowiedzialna za powstanie anemii sierpowatej. Zastąpienie w wyniku mutacji kwasu glutaminowego przez walinę w β -hemoglobinie powoduje zmianę kształtu erythrocytu i blokowanie przejścia erythrocytów przez naczynia włosowate (Hartl i Jones, 2005).

Pogląd na losową naturę mutacji ukształtował się dopiero w latach 40. XX wieku. Wcześniej sądzono, że mutacje są odpowiedzią organizmu na zmianę warunków środowiskowych, co wynikało przede wszystkim z obserwacji kolonii

bakterii wystawionych na działanie antybiotyku. Taka kolonia po pewnym czasie staje się odporna na działanie tego konkretnego antybiotyku. Początkowo interpretowano to jako wywołanie adaptacyjnych zmian w bakterii przez czynnik środowiskowy (antybiotyk). Dopiero późniejsze eksperymenty, przeprowadzone głównie na bakteriach, wykazały, że mutacje zachodzą spontanicznie i mogą w niewielkiej liczbie być obecne w populacji, zanim pojawi się czynnik środowiskowy (antybiotyk). Silne presje środowiskowe sprawiają, że te nieliczne i dotychczas niemające wielkiego znaczenia mutacje stają się adaptacyjne i bardzo szybko się rozprzestrzeniają. Ten mechanizm wyjaśnia, w jaki sposób naturalnie występujące populacje gryzoni, owadów czy bakterii chorobotwórczych uodparniają się na działanie środków chemicznych stosowanych do ich eliminacji (Hartl i Jones, 2005). Należy podkreślić, że nowa synteza przyjmuje, iż mutacje zachodzą bez związku z adaptacyjnymi potrzebami organizmu, czyli losowo. Jeśli jednak mutacja okaże się korzystna, to rozpowszechnia się w populacji w tempie zależnym od stopnia jej pożyteczności oraz tego, czy jest częścią allelu dominującego (Meier i Raff, 2010).

Kolejnym źródłem zmienności genetycznej jest przepływ genów, określany również jako migracja pewnych organizmów, które krzyżują się z osobnikami z innych napotkanych grup. Wraz z przepływem genów pojawiają się w danej populacji nowe geny bądź też zmieniają się proporcje ich liczebności (brak przepływu genów jest jednym z warunków obowiązywania prawa Hardy’ego–Weinberga). W odniesieniu do ludzi przepływ genów oznacza często nieprzypadkowość pojawiających się dzięki temu alleli. Osoby, które podejmują trud migracji, często są w lepszym stanie zdrowia od tych, którzy nie migrują. Przypuszcza się, że w historii naszej linii ewolucyjnej znaczenie wielokrotnie podejmowanych odległych migracji – od *homo erectus* zaczynając, a na *homo sapiens* kończąc – mogło być istotnym czynnikiem sukcesu w przystosowaniu się człowieka do nowych warunków (Meier i Raff, 2010). Badania prowadzone pod kierunkiem Svante’a Pääbo dostarczyły danych o przepływie genów pomiędzy populacją *homo sapiens* wędrującą przez Bliski Wschód do Europy i Azji oraz lokalnymi, zamieszkującymi Bliski Wschód grupami *homo neanderthalensis* (Sankararaman i in., 2012). Populacje rdzennie zamieszkujące Afrykę nie mają kilku genów z charakterystycznymi mutacjami, które zidentyfikowano jako pochodzące od neandertalczyka, a które mają mieszkańcy reszty świata. Najbardziej prawdopodobną przyczyną trwałej obecności genów neandertalczyka w populacji europejskiej i azjatyckiej było przekazanie odporności na bakterie, które były nowe dla

*Dalsza część książki dostępna w wersji
pełnej.*

