



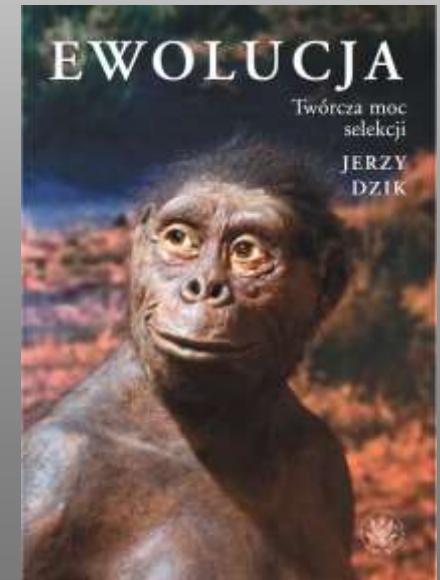
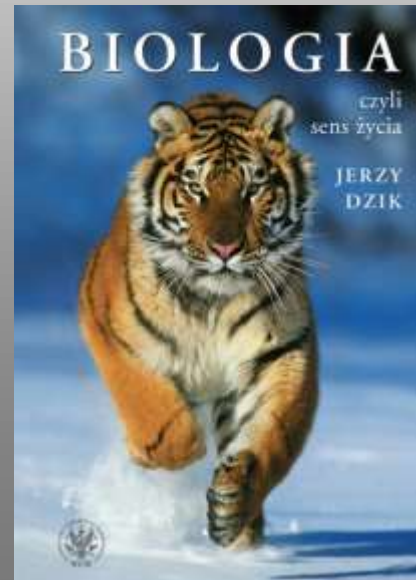
Ewolucja **3.**

# NAUKOWY STATUS EWOLUCJI

**Jerzy Dzik**

*Instytut Paleobiologii PAN  
Instytut Biologii Ewolucyjnej UW*

2022



# **ATRYBUTY**

## **naukowości**

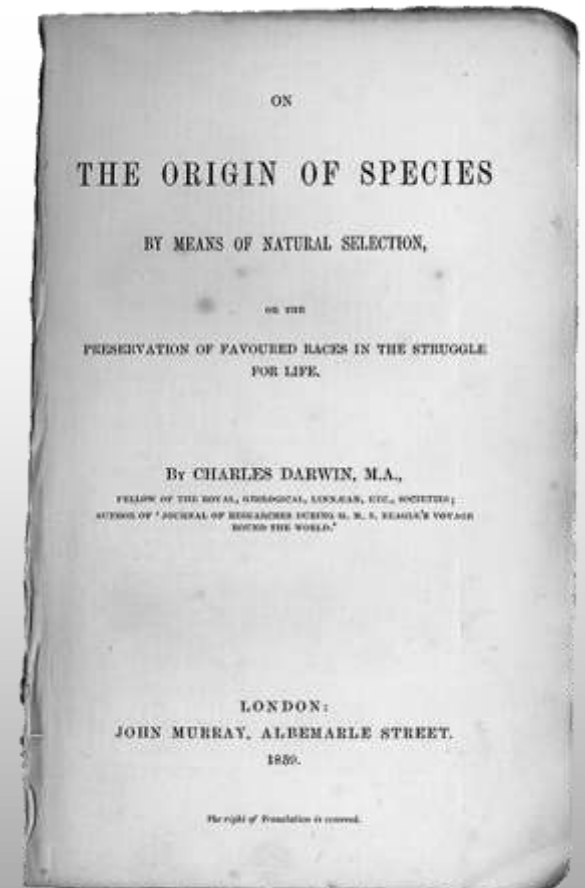
- **od teorii naukowej oczekuje się oszczędności metodologicznej**
- **a przede wszystkim predyktywności jako warunku testowalności (musi coś przewidywać, co da się sprawdzić doświadczeniem)**

**czy teoria ewolucji spełnia te wymagania?**

# WŁAŚCIWOŚCI niezbędne do ewolucji

- zdolność do dziedziczenia cech
- od których zależy przetrwanie
- i losowa zmienność tych cech

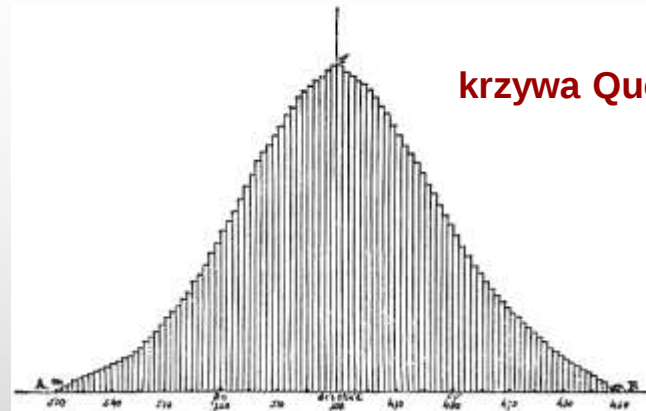
czym jest zmienność populacyjna?



# ZMIENNOŚĆ populacyjna



L. Adolphe J. Quételet (1796-1874)  
1835 statystyczny opis zmienności populacji ludzkiej



krzywa Quételeta

- zmienność pojmowano jako odchylenie od normy
- krzyżowanie uśrednia cechy w potomstwie

to była główna przeszkoda w uzasadnieniu teorii ewolucji

# DOWÓD na ziarnistość dziedziczności



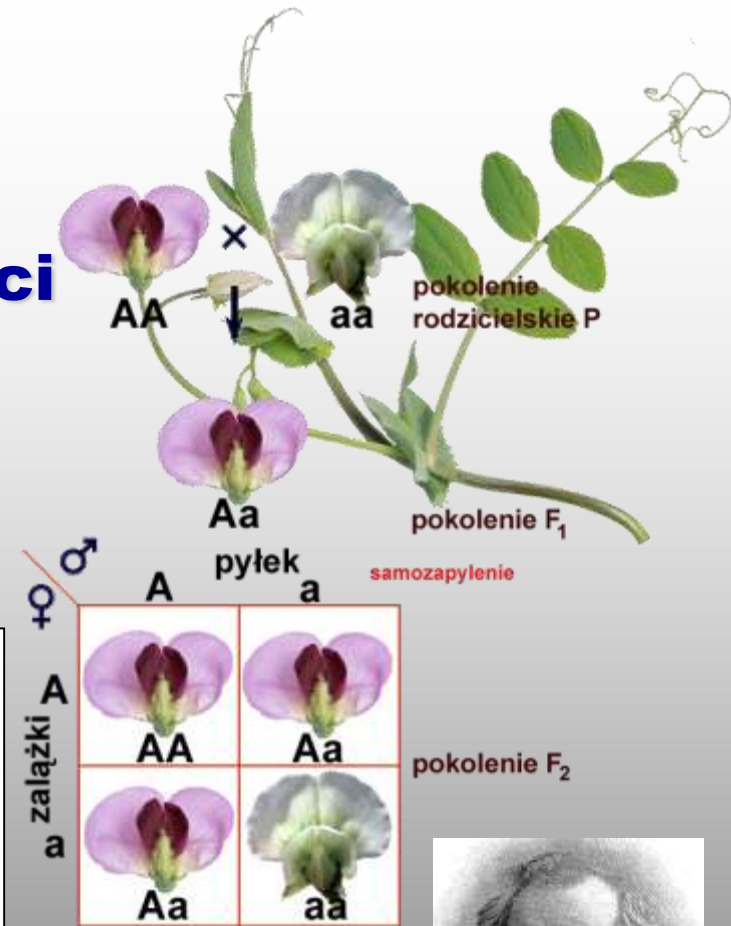
Gregor J. Mendel (1822-1884)  
1866 rozszczepienie cech

- cechy dziedziczne rozszczepiają się niekiedy w drugim pokoleniu, zatem
- istnieją niezmiennie jednostki dziedziczności, choć krzyżowanie naprawdę może uśredniać cechy

zapomniane i ponownie odkryte – H. de Vries (1900) i inni

Hugo M. de Vries (1848-1935)

czy cechy dominujące nie powinny opanować populacji?



# REGUŁA

## Hardy'ego-Weinberga



dla dwu alleli  
dwumian  $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$

Wilhelm Weinberg (1862-1937)  
1908 dowód stałości proporcji alleli  
niezależnie G.H. Hardy

- w rzeczywistości proporcje alleli pozostają stałe w populacji panmiktycznej
- ich proporcje opisuje wielomian

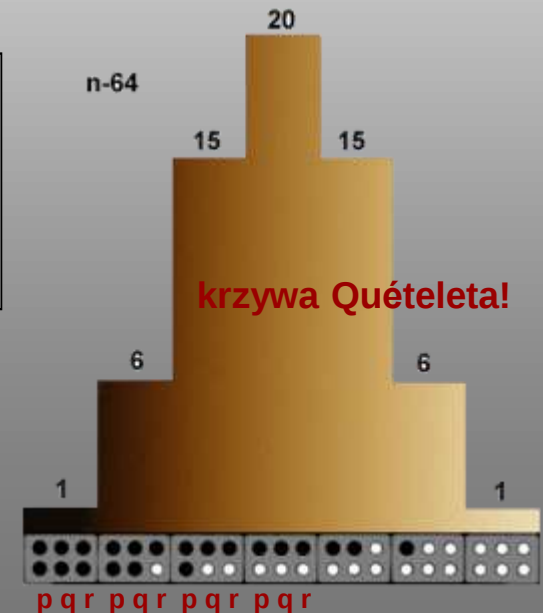
ale czym realnie są allele?

trójmian  $(p + q + r)^2$   
dla trzech alleli

|            |                    |                    |          |
|------------|--------------------|--------------------|----------|
| allel      | <b>A</b>           | plemniki           | <b>a</b> |
| częstość   | p                  |                    | q        |
| <b>A</b> p | <b>AA</b><br>$p^2$ | <b>Aa</b><br>pq    |          |
| jaja       |                    |                    |          |
| <b>a</b> q | <b>Aa</b><br>pq    | <b>aa</b><br>$q^2$ |          |

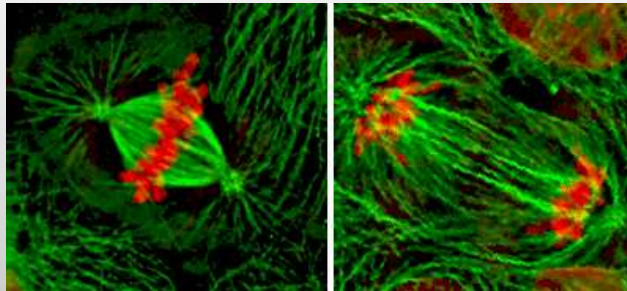
częstość genotypów

Krzanowska *et al.* (1997)



# DZIEDZICZENIE

## przez chromosomy



- lokalizacja mejozy w gonadach dowodzi odrębności linii zarodkowej od somy
- zaś przebieg rozdziału chromosomów i swoistość każdego z nich
- wskazują na związek z dziedziczeniem

Theodor Boveri (1862-1915)  
1848 odkrycie chromosomów



August Weismann (1834-1914)  
1890 wyjaśnił sens mejozy  
1892 koncepcja somy



William Bateson (1861-1926)  
idee genu, allelu i genetyki



**koncepcja genu długo czekała na wyprowadzenie z pola metafizyki**

# GEN

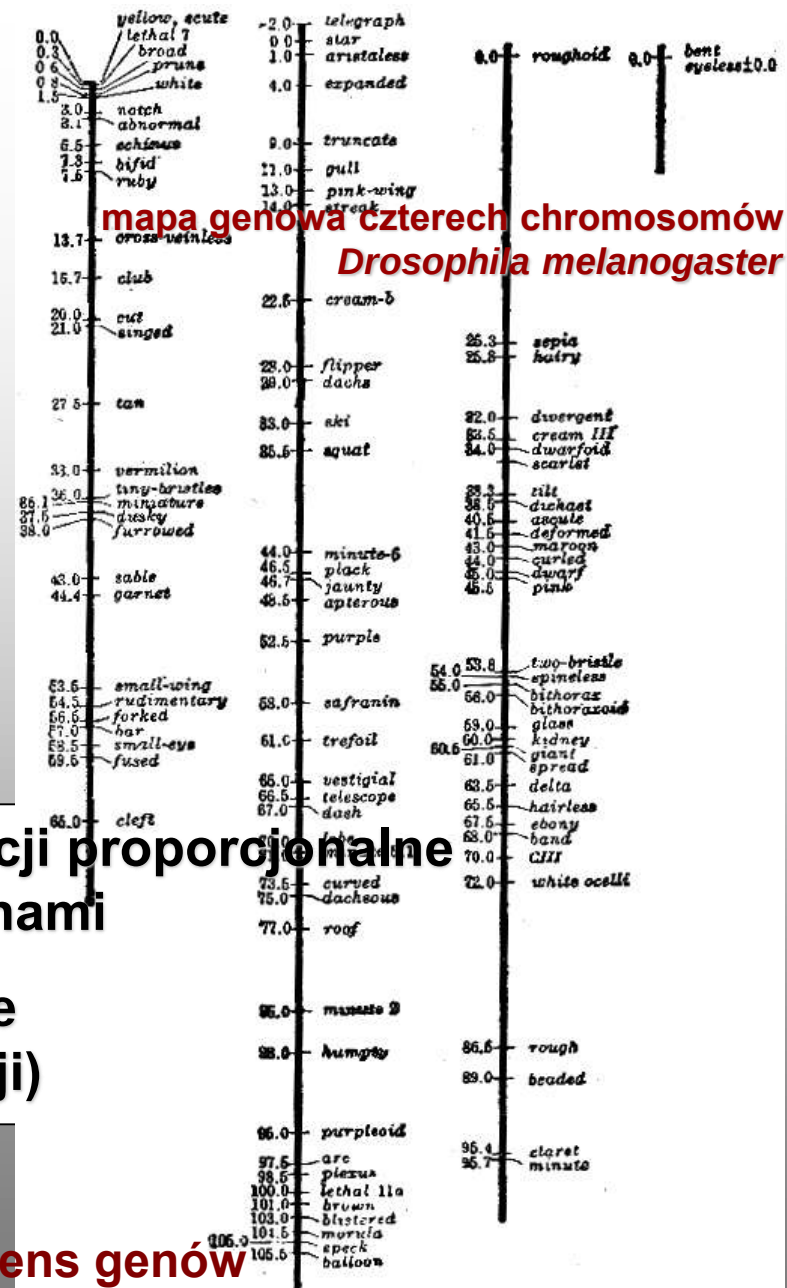
## jednostka rekombinacji



Thomas H. Morgan (1866-1945)  
1911 odkrycie *crossing over*

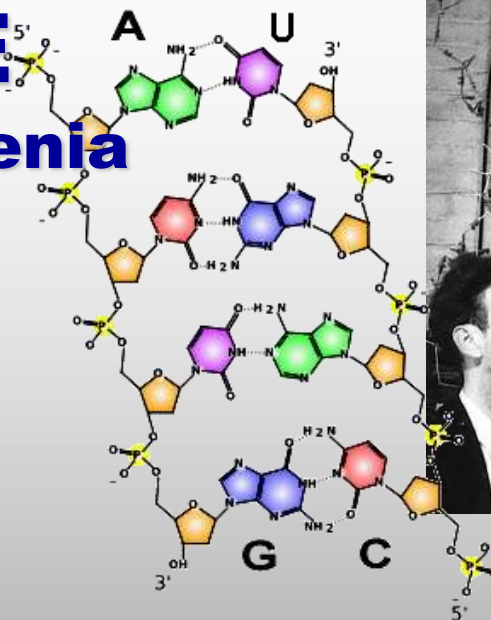
- prawdopodobieństwo rekombinacji proporcjonalne do liniowej odległości między genami
- geny rozpoznawane na podstawie objawów ich uszkodzenia (mutacji)

tajemnicą wciąż pozostawał fizyczny sens genów



Watson, J.D. & Crick, F.H.C. 1953. Molecular structure of nucleic acids. *Nature* 171, 737-738.

# CHEMICZNE podłoże dziedziczenia



Francis H.C. Crick (1916-2004)  
James D. Watson (1928-)

- powinowactwo par puryn i pirymidyn (A-U; C-G)
- wiązania peptydowe i estrowe mocniejsze od wodorowych
- pozwalają na rozdzielanie łańcuchów polinukleotydowych

trzeba tripletu do kodowania 20 aminokwasów czterema nukleotydami

# **TEORIA EWOLUCJI**

## **dzisiejsza postać**



Jacques L. Monod (1910-1976)

**działanie selekcją na populację obiektów  
ściśle dziedziczących losową zmienność  
nieuchronnie prowadzi do zmiany rozkładu zmienności**

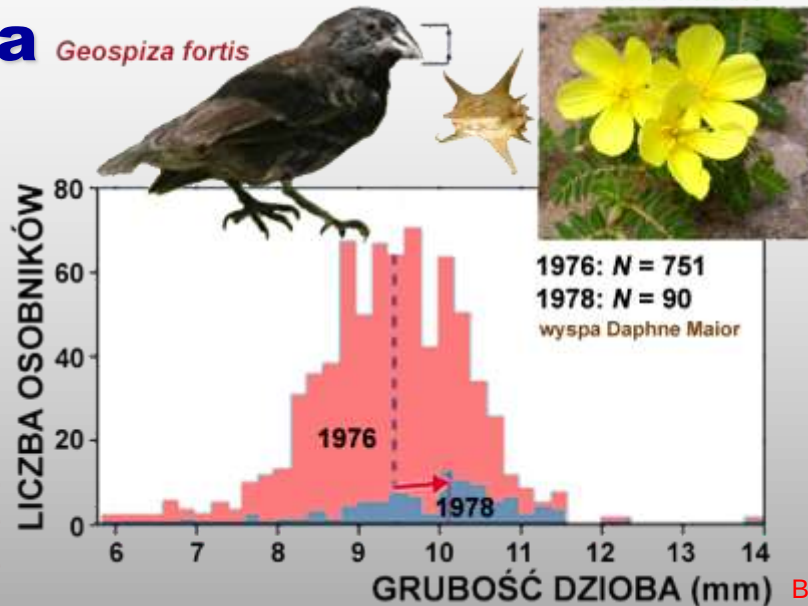
- **teoria Darwina wyjaśnia mechanizm zjawiska**
- **jest potencjalnie falsyfikowalna w każdym z aspektów**
- **nie różni się konstrukcją od teorii fizykochemii**
- **szeroko stosowana aplikacyjnie (hodowla!)**
- **zdolność do ewolucji jest istotą życia**

**mechanizm dobrze potwierdzony przez badania terenowe**

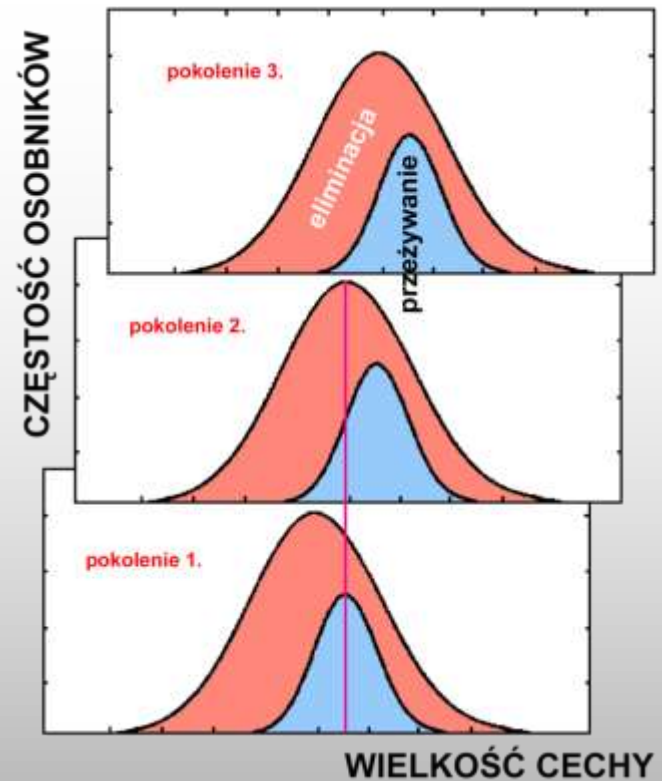
# SELEKCJA

**działa**

*Geospiza fortis*



selekcja przez  
ograniczenie  
pokarmowe



Boag & Grant (1981)

- dobór sztuczny jednoznacznie dowodzi kierunkowych przemian struktury zmienności populacji
- są liczne obserwacje terenowe doboru naturalnego

nie ma wiarygodnej naukowej alternatywy dla teorii Darwina

# KONCEPCJA permanentnego cudu



Discovery Institute w Seattle (USA)  
propaguje koncepcję *intelligent design*

- dziś istniejące układy żywe są zbyt złożone,  
by mogły powstać na skutek jednorazowego przypadku
- doskonałość świata żywego to skutek ewolucji jako  
ciągłej adaptacji pod stałą nadprzyrodzoną kontrolą?
- ale wszak pełnego porządku w przyrodzie żywej nie ma

**jedynie historia świata żywego wyjaśnia defekty w porządku przyrody**

# **HISTORYCZNE**

## **aspekty biologii**



Adolf Seilacher (1925-2014)  
*Konstruktionsmorphologie*

- objaśnienie złożoności anatomii i (bio)różnorodności wymaga więc odwołania do dwu aspektów życia:
- inżynierskiego – jako skutek adaptacji funkcji do środowiska
- historycznego – jako skutek przypadkowych zaszłości

**biologii nie da się zrozumieć bez odwołania do przebiegu ewolucji**

# TEORIA EWOLUCJI

## dwuznaczność pojęcia

### filogeneza

- historyczny opis przebiegu procesu przyrodniczego



Ernst Haeckel (1834-1919)

### teoria Darwina

- przyczynowe objaśnienie mechanizmu procesu ewolucji



Charles R. Darwin (1809-1882)

**teoria Darwina nie umożliwia przewidywania przebiegu ewolucji**

# PROCES EWOLUCJI

## a termodynamika



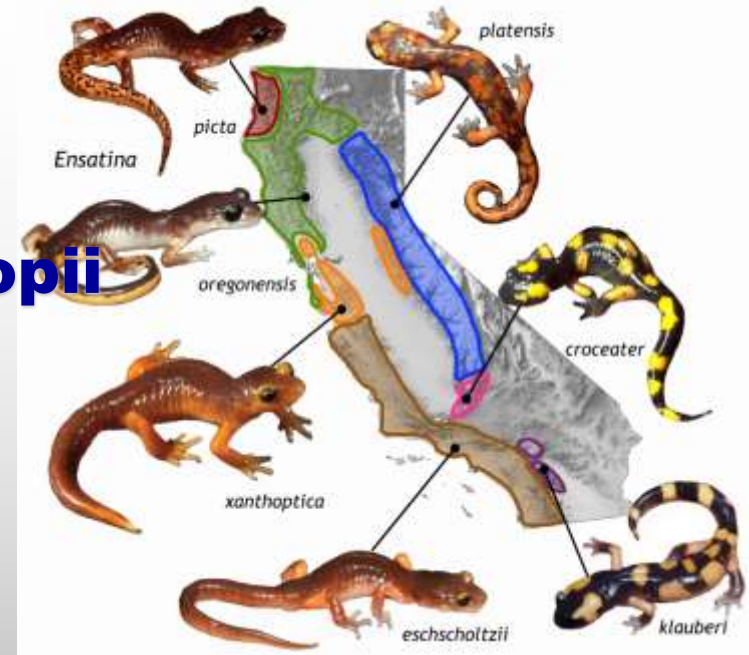
Erwin Schrödinger (1887-1961)  
1944 ewolucja mimo generalnego wzrostu entropii

- **postęp ewolucyjny dokonuje się mimo 2. zasady termodynamiki bowiem**
- **selekcja wprowadza informację („negentropię”) do układów biologicznych choć**
- **losowe mutacje i duplikacje wprowadzają nieporządek i redundancję**

**były jednak próby "pogodzenia" ewolucji z termodynamiką**

# SPECJACJA

jako przejaw wzrostu entropii



- Wilej & Brooks 1972: wzrost liczby gatunków oznacza wzrost nieuporządkowania
- czy rozdział puli genowej ogranicza postęp?
- czy raczej więcej nisz oznacza większą efektywność wykorzystania zasobów?

to losowe mutacje są źródłem nieuporządkowania systemu

# SYSTEM

## otwarty



Ludwig von Bertalanffy (1901-1972)  
1928 *Kritische Theorie der Formbildung*  
1933 koncepcja systemu otwartego

system to wyodrębnialny element rzeczywistości  
o wewnętrznej strukturze

- **obiekty żywe różnej rangi (organizmy czy ekosystemy) mogą trwać niezmiennie dzięki przepływowi energii i materii ze środowiska**
- **to systemy otwarte – przez systemy zamknięte nie przepływa materia**

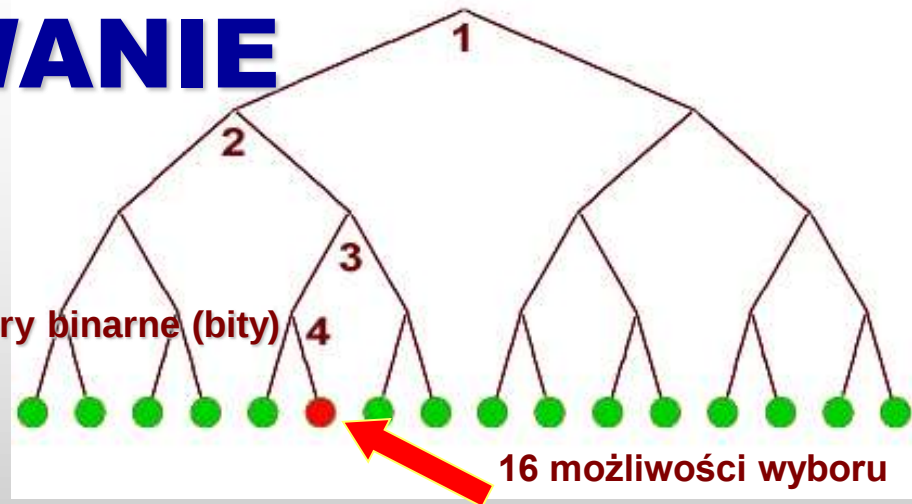
**ale jak zmierzyć uporządkowanie systemu?**

# UPORZĄDKOWANIE systemu



Claude E. Shannon (1916-2001)  
1948 teoria informacji

cztery wybory binarne (bity)



- teoria informacji umożliwiła kwantyfikację złożoności przekształcając jej opis w serię binarnych wyborów
- stosowalna do wszelkich obiektów, również żywych



Andrey N. Kolmogorov (1903-1987)  
1965 uporządkowanie i złożoność obiektów fizycznych

informacja strukturalna nie ukazuje sensu organizacji biologicznej

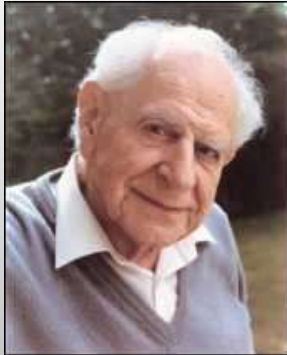
# ORGANIZACJA

mierzona zawartością informacji

- *informacja strukturalna*; opis rozmieszczenia jego elementów: atomów w komórce  $10^{12}$  bitów, ale nukleotydów tylko  $10^7$  bitów, do tego 60 % duplikacji
- *uporządkowanie* układu to długość algorytmu do jego wygenerowania, opis da się uprościć:  
np. 10(1) zamiast 1111111111
- *informacja funkcjonalna*; opis sposobów wykorzystania zasobów środowiska do wzrostu i samopowielania

miarą organizacji biologicznej jest informacja funkcjonalna

# NIEPRZEWIDYWALNOŚĆ ewolucji



Karl R. Popper (1902-1994)  
1936 (1957) odrzucenie praw rozwoju historycznego

- **selekcja losowej zmienności na podstawie użyteczności funkcjonalnej stwarza „wynałazki”**
- **wzrasta poziom organizacji układów żywych**
- **uniemożliwia to predykcję przebiegu ewolucji**

**nie może więc być historycznych praw przebiegu ewolucji**

# **WSPÓLNOTA**

## **w unikaniu odniesień do historii**

- **filogenetyka – budowa systemu naturalnego**
- **biologia ewolucyjna – studia genetyki populacji**
- **paleobiologia – statystyczne prawidłowości**

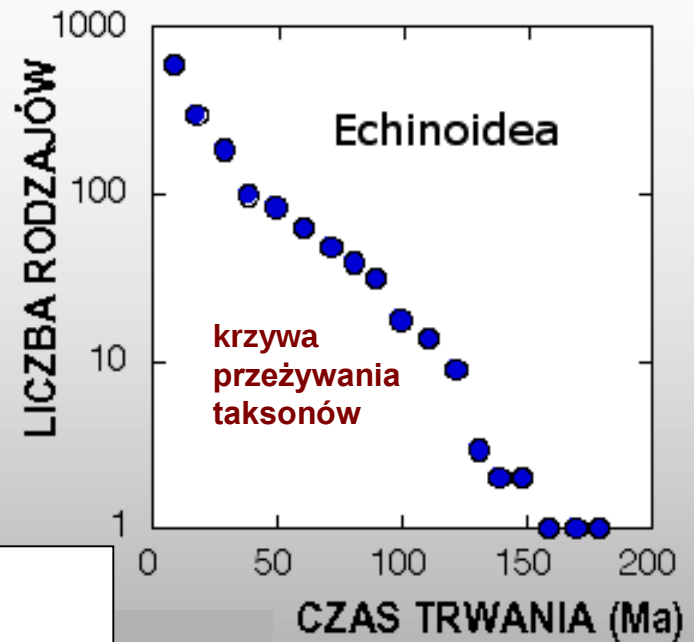
**jak uniknąć historycyzmu i opowiadania historyjek?**

# PRAWIDŁOWOŚCI w przebiegu ewolucji



George G. Simpson (1902-1984)  
kwantyfikacja tempa ewolucji

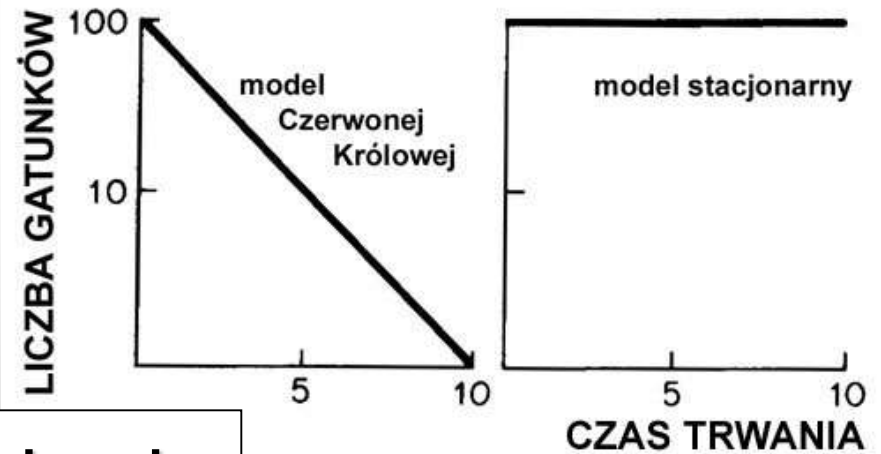
- **postulat: ilościowa analiza zasięgów gatunków uczyni z paleontologii naukę**
- **początek i koniec niezmiennego w czasie gatunku, czyli ewolucja = specjacja**
- **oznacza wertykalną koncepcję taksonu**



Van Valen (1973)

**zasięg czasowy gatunku paradygmatem paleobiologii ilościowej**

# NAPĘD ewolucji



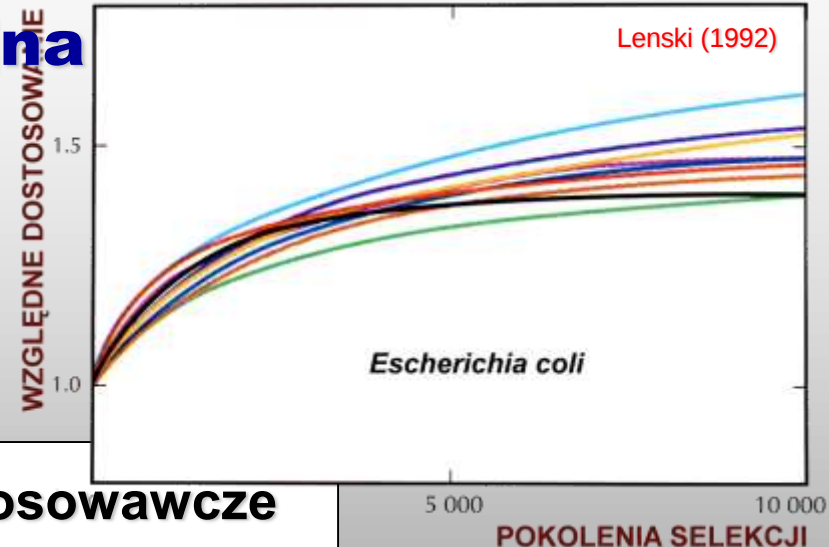
Hoffman & Kitchell (1984)

- 1973 L. Van Valen: tempo wymierania niezależne od czasu trwania gatunku; dostosowanie nie wzrasta, bo niszczy je „wyścig zbrojeń”
- N.C. Stenseth & J. Maynard Smith: zmiany środowiska abiotycznego wymuszają dostosowanie
- zmiana warunków biotycznych lub abiotycznych warunkiem ewolucji

czy da się to sprawdzić eksperymentalnie?

# BIOLOGIA EWOLUCYJNA

## czyli genetyka populacyjna

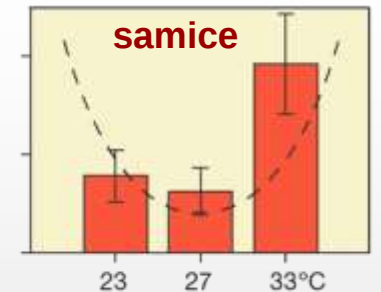
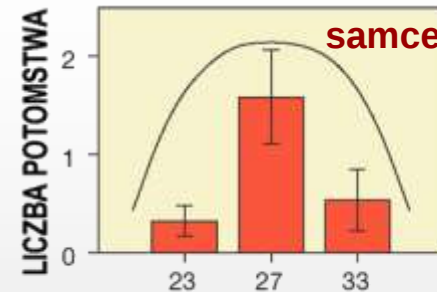


- jeślibyśmy znali optimum przystosowawcze
- i odchylenie od niego średniej dla populacji
- można by przewidzieć kierunek zmian w krótkiej skali czasu (ekologicznego)
- co niewiele ma wspólnego z (makro)ewolucją

selekcja na podłożu ubogim w glukozę

miarą przystosowawczej optymalności jest *fitness*

# ***FITNESS*** **a testowalność**



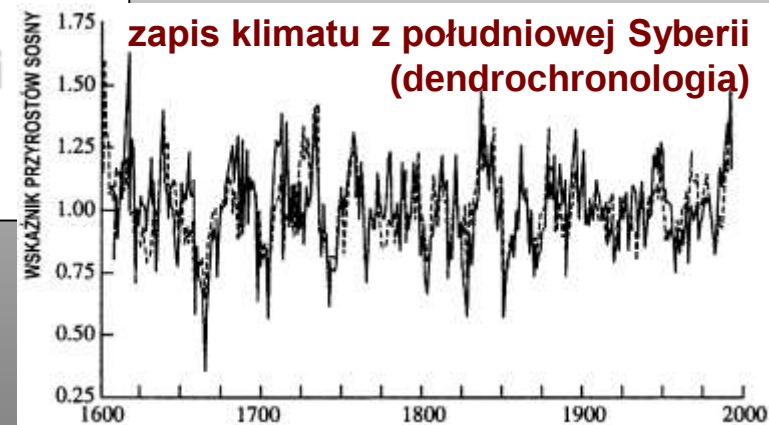
TEMPERATURA INKUBACJI

Warner & Shine (2008)

niższe *fitness* agam inkubowanych w temperaturze niewłaściwej dla płci (determinacja wymuszona hormonalnie)

- *fitness – lifetime reproductive success* stosowane do określonej sytuacji ewolucyjnej kryterium optymalności to
- dostosowanie jako miara adaptacji
- mierzalne w stałych warunkach

Arbatskaya & Vaganov (1997)



zamiast w laboratorium można ewolucję symulować w komputerze

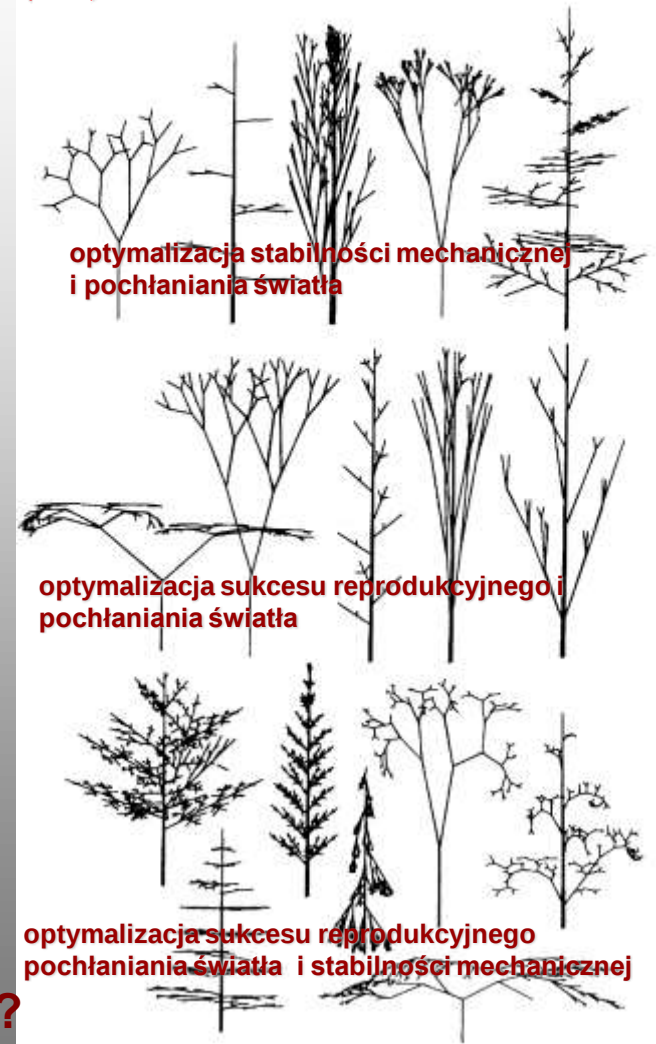
# SYMULACJE

## ewolucji *in silico*

- określenie intensywności losowych mutacji i kierunkowej selekcji wystarcza do przeprowadzenia symulacji
- precyzuje i wzmacnia intuicję co do natury procesu

**dlatego jednak nie daje się pominąć historii?**

Niklas (1994)



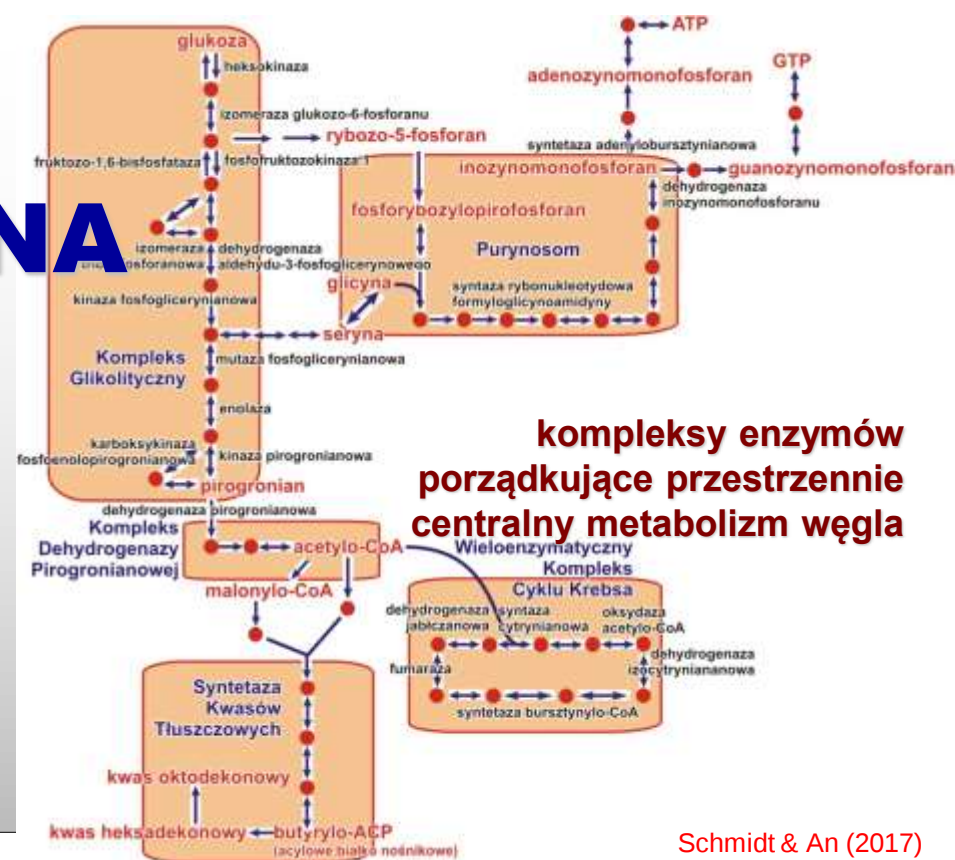
# PRZESTRZENNA organizacja życia



Peter D. Mitchell (1920-1992)

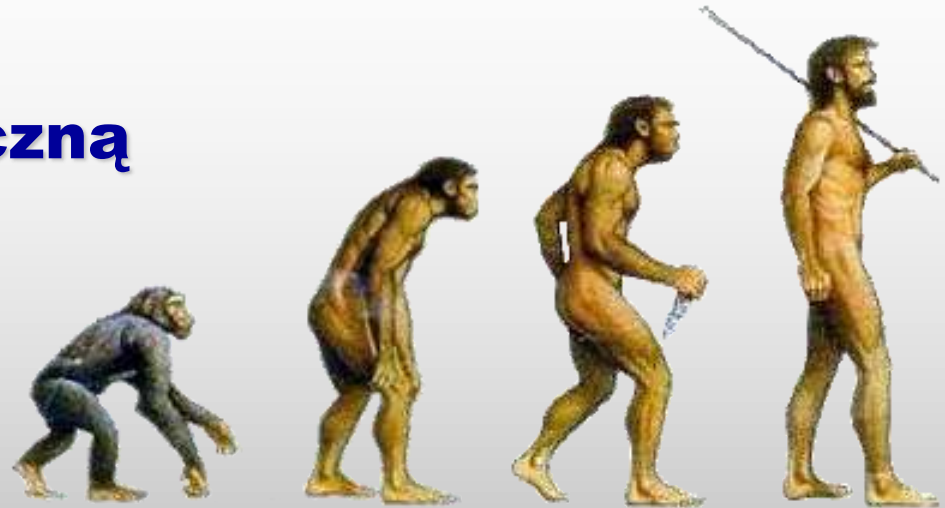
- 1961 P. Mitchell: reakcja oksydacyjnej fosforylacji w mitochondriach nie jest stechiometryczna
- bo daje gradient protonów przez błonę
- procesy biochemiczne są uporządkowane przestrzennie

to aspekt biologii nieredukowalny do chemii



# BIOLOGIA

**jest nauką historyczną**



- istotą życia jest zdolność do ewolucji
- życia nie da się pojąć bez odwołania do wymiaru czasowego – jego historii
- nie ma więc innej biologii niż ewolucyjna

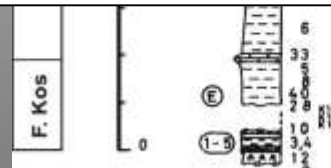
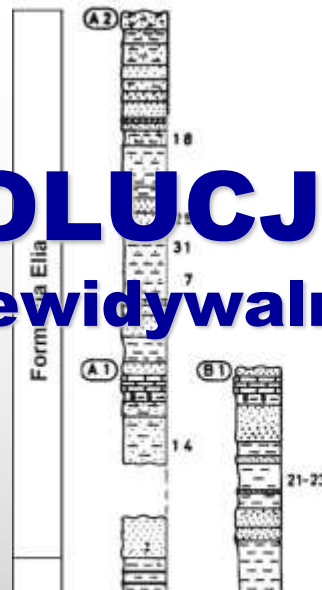
**ale jak pogodzić historię z fizyką?**

# "MIKROEWOLUCJA"

seria zdarzeń przewidywalnych

- stabilność selekcji przy zamkniętej puli genowej umożliwia predykcję
- jednomodalny i normalny rozkład przejawem swobodnego krzyżowania
- podobieństwo sąsiednich próbek przejawem przepływu genów

odmienność próbek skrajnych to makroewolucja



Büttner (1982)

próbka z populacji kopalnej



# ROZWIĄZANIE

## problemu historycyzmu w biologii



Günther Wächtershäuser (1938-)

1988 retrodykcja zastosowana do ewolucji szlaków metabolicznych

retrodykcja  
innowacji biochemicznych

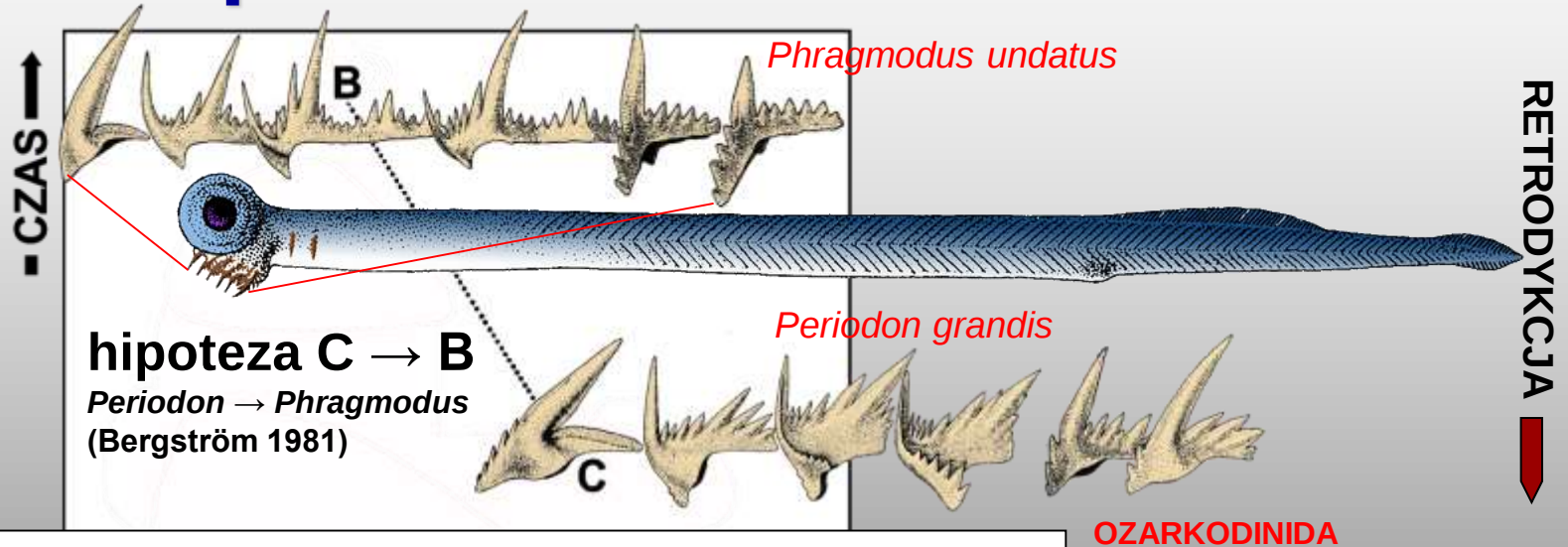


Caetano-Anollés (2014)

- fundamentem nauk przyrodniczych jest podejście hipotetyczno-dedukcyjne:
- z teorii wynika przewidywanie przyszłego stanu konfrontowane z danymi empirycznymi
- niemożliwe w odniesieniu do przebiegu ewolucji

jedynym dostępnym przewidywaniem jest retrodykcja

# HIPOTEZY przodek-potomek



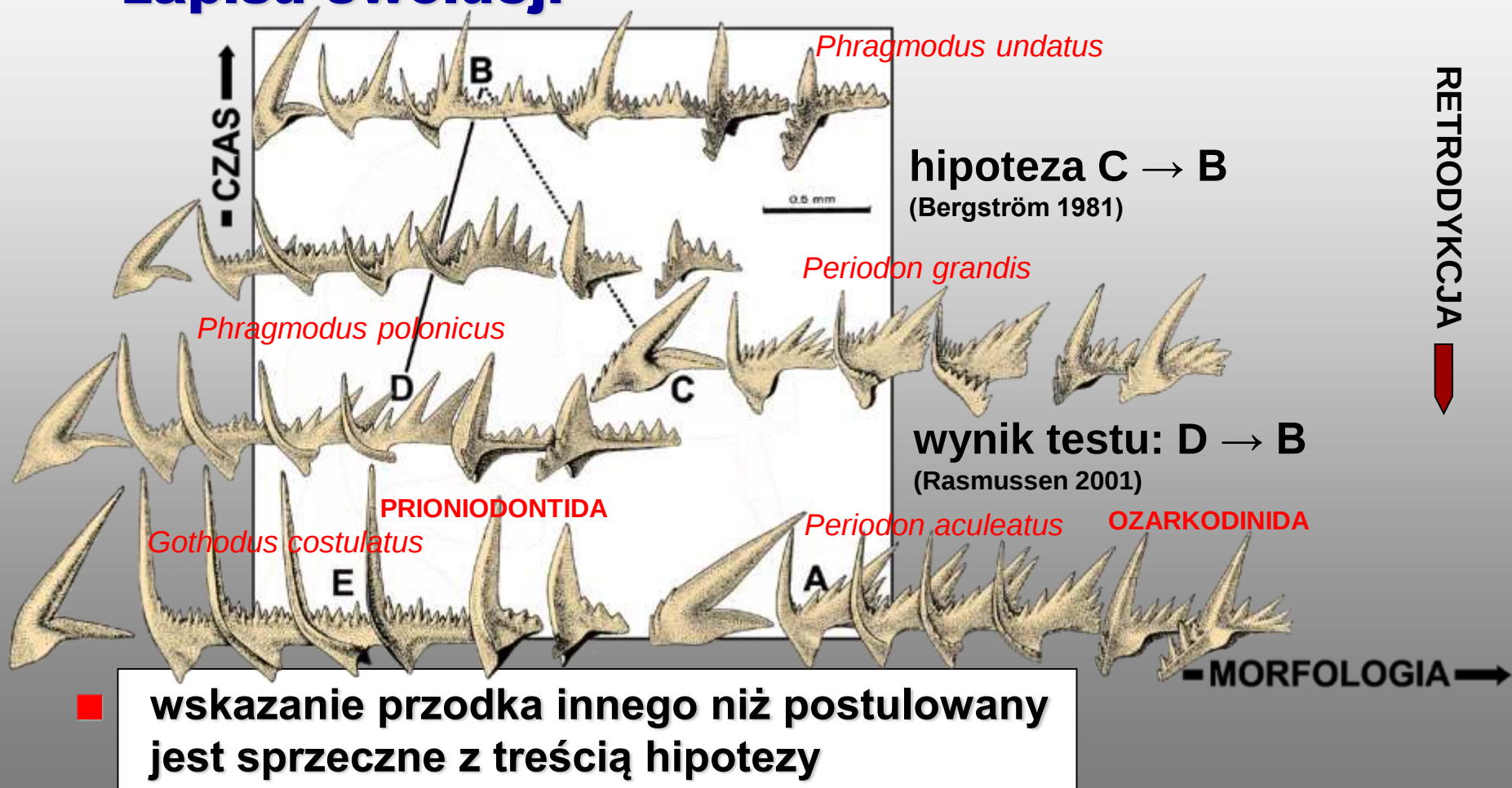
- wnioskowanie o przebiegu ewolucji możliwe tylko wstecz osi czasu
- też z powodu dywergentnej natury ewolucji

— MORFOLOGIA —→

można mieć wielu potomków ale tylko jednego przodka

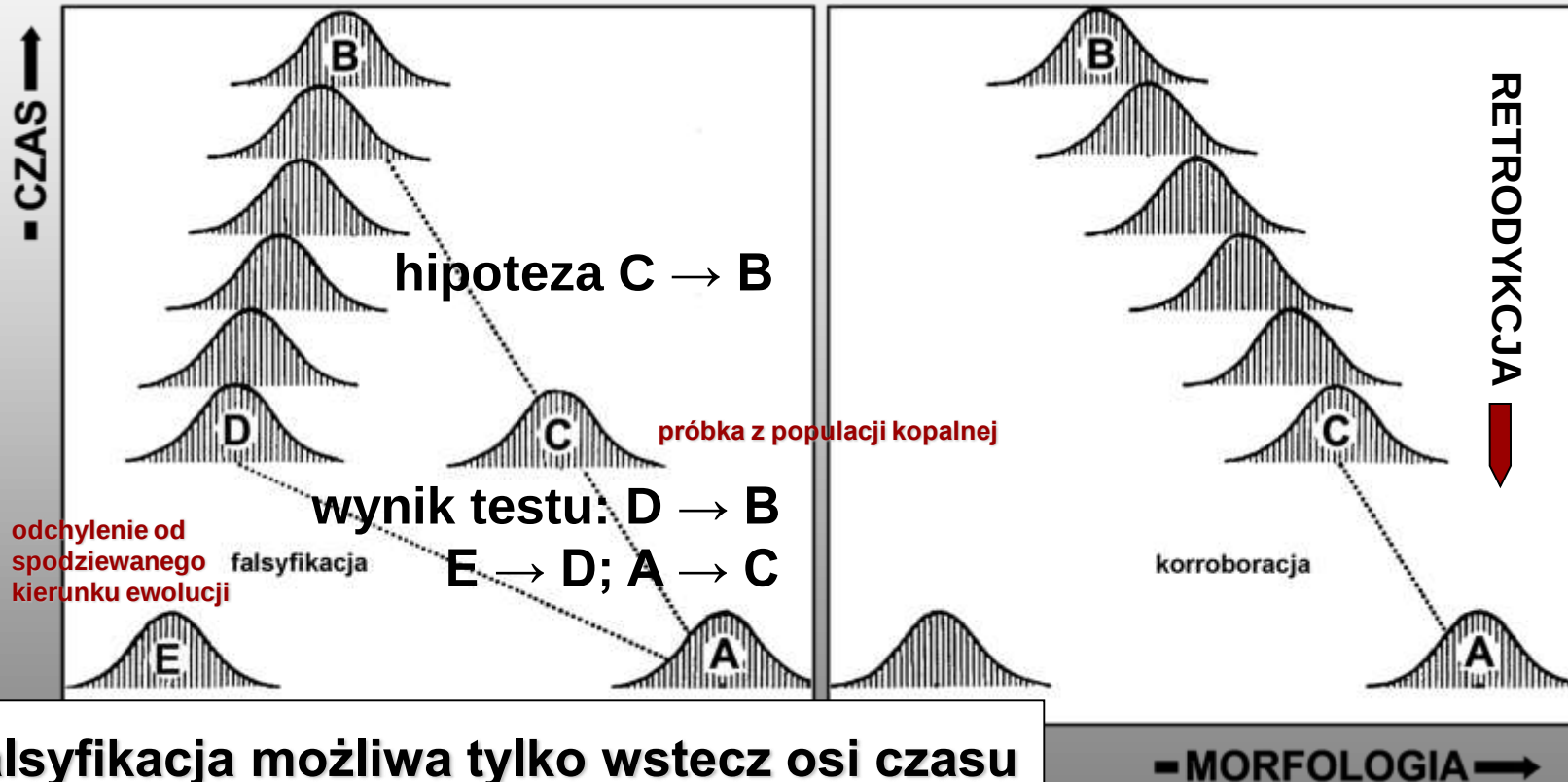
# ODCZYTANIE

## zapisu ewolucji



# FALSYFIKOWALNOŚĆ

## hipotez przodek-potomek



■ falsyfikacja możliwa tylko wstecz osi czasu

gęste opróbkowanie przenosi sprawę z makro- do mikroewolucji

# **GRANICA**

## **biologii predyktywnej i historycznej**

- **rezultat stabilnej selekcji przy określonej puli genowej jest przewidywalny**
- **więc zejście do czasu ekologicznego umożliwia predykcję epizodu ewolucyjnego**
- **przez gęste opróbkowanie zapisu można złączyć paleobiologię z biologią ewolucyjną**