

JUSTYNA HERDA

NEUTRALISTYCZNA I SYNTETYCZNA TEORIA EWOLUCJI

Teoria ewolucji jest jedną z najbardziej kontrowersyjnych teorii w ramach nauk biologicznych. Jeszcze przed opublikowaniem teorii Darwina ścierały się w tym obszarze wiedzy różne zdania i opinie. Teoria ewolucyjnego rozwoju świata jest tak żywo dyskutowana chociażby z tego powodu, że dotyczy naszej historii i naszego zaistnienia w rozwoju Ziemi i istniejącego na niej życia. Teoria Darwina była pierwszą naukową propozycją dotyczącą ewolucji, która przedstawiała mechanizmy owego procesu. Nie uniknęła ona jednak pewnych niejasności i trudności, których rozwiązanie przysparzało wielu trudności. Na przykład: Darwin nie potrafił wyjaśnić jednoznacznie braku ogniw pośrednich w zapisie kopalnym. W związku z pojawiającymi się znakami zapytania powstawały kolejne ujęcia procesu ewolucji. Miał na to także ogromny wpływ rozwój nowych dyscyplin biologicznych, takich jak: genetyka, paleontologia, biologia molekularna. Nowa sytuacja wymagała syntezy dotychczasowej wiedzy ewolucyjnej z rozwijającymi się dziedzinami. Doprowadziło to do pojawienia się w latach trzydziestych XX wieku syntetycznej teorii ewolucji, która łączyła założenia genetyki mendlowskiej i koncepcję selekcji naturalnej. A. Weismann¹ już wcześniej wskazywał na konieczność uwzględniania nowych danych w rozwijającej się teorii ewolucji. Nowa koncepcja postulowała ściślejsze powiązanie działania doboru naturalnego ze zmiennością dziedziczną jako skutkiem mutacji w materiale genetycznym. Podstawowe twierdzenia teorii syntetycznej są następujące:

Mgr JUSTYNA HERDA – Katedra Filozofii Biologii na Wydziale Filozofii Katolickiego Uniwersytetu Lubelskiego Jana Pawła II; adres do korespondencji: Al. Raclawickie 14, 20-950 Lublin; e-mail: justynaherda@proartdigital.com

¹ ŁASTOWSKI 1987, s. 56.

(1) jednostką dziedziczności jest gen, (2) genotypy pojawiające się fenotypowo podlegają selekcji naturalnej, (3) podstawą działania doboru naturalnego jest zmienność dziedziczna (mutacje, rekombinacje, losowe łączenie gamet). Główną rolę odgrywają tu mutacje korzystne przystosowawczo, które są utrwalane w populacji. Syntetyczną teorię ewolucji uważa się za koncepcję najbardziej płodną badawczo. Jednak badacze próbujący wyjaśniać zmiany ewolucyjne w jej ramach również napotkali na pewne istotne trudności. W latach pięćdziesiątych XX wieku J. B. S. Haldane przedstawił i rozwinął zagadnienie kosztów doboru naturalnego². Okazało się, że utrwalenie w populacji pojedynczego korzystnego mutantu pociąga za sobą ogromne koszty w postaci eliminacji znacznej liczby osobników. Wielkość ta jest na tyle wysoka, że populacja nie jest w stanie wytrzymać utraty tylu osobników bez poważnego zachwiania jej struktury, a nawet istnienia. Ponadto w związku z ową eliminacją nieprawdopodobnie wydłuża się czas konieczny na zachodzenie zmian ewolucyjnych. Tego typu trudności napędziły kolejne poszukiwania sposobu wyjaśnienia procesu ewolucji świata żywego. Jedną z propozycji jest koncepcja mutacji neutralnych, wysunięta pod koniec lat sześćdziesiątych przez japońskiego ewolucjonistę Motoo Kimurę³.

Cechą charakterystyczną koncepcji Kimury jest twierdzenie, że mutacje przystosowawczo obojętne, tzw. neutralne, są podstawowym czynnikiem ewolucji. Los takich mutacji określany jest przez dryf genetyczny, który polega na przypadkowej zmianie częstości występowania w populacji danych alleli. Kimura traktuje polimorfizm białek i DNA jako przejściowe stadium ewolucji molekularnej i odrzuca pogląd, że większość takich polimorfizmów jest przystosowująca i utrzymywana w populacji przez naturalną selekcję⁴.

Najbardziej znaczącym wkładem Kimury jest propozycja, że wiele substytucji nukleotydów w procesie ewolucyjnym jest wynikiem neutralnych lub prawie neutralnych mutacji i że wiele zmian molekularnych obserwowanych w danej populacji reprezentuje tylko stadium długoterminowej ewolucji molekularnej. Taki punkt widzenia był obcy ówczesnym ewolucjonistom i dlatego wielu podniosło głosy krytyki wobec koncepcji Kimury. Był to czas szybkiego rozwoju neodarwinizmu i ewolucjoniści nie mogli zgodzić się, że substytucje genów mogą zachodzić w dużych naturalnych popula-

² WILLIAMS <http://www.gate.net/~rwms/haldane1.html> 2006.11.26.

³ KIMURA 1983; por. DIETRICH 1994, s. 21.

⁴ KIMURA, OHTA 1971, s. 467; por. HERDA 2004, s. 45.

cyjach bez udziału doboru naturalnego. Teoria neutralistyczna okazała się jednak testowalna. Fakt ten generował wiele prac doświadczalnych i teoretycznych zarówno z obozu neutralistów, jak i selekcjonistów. W 1983 r. Kimura streścił badania nad teorią neutralistyczną w książce *The Neutral Theory of Molecular Evolution*⁵.

Historycznie pomysł, że neutralne mutacje są przeważające, nie był nowy. Był podejmowany przez licznych autorów przed Kimurą, np. przez wczesnego ewolucjonistę Thomasa Morgana (1932) odnośnie do charakterystyki morfologicznej, oraz przez współczesnych Kimurze, takich jak: Freese (1962), Sueoka (1962), Robertson (1967) i Crow (1968) odnośnie do cząsteczek białkowych. King i Jukes (1969) niezależnie napisali wpływową pozycję *Non-Darwinian evolution*⁶. Wszystkie te prace były ważne, jednak to Kimura dał teoretyczne podstawy teorii mutacji neutralnych. Bez wkładu Kimury badania ewolucji molekularnej mogłyby być znacznie opóźnione.

Rozpatrując proces ewolucji organizmów, badacze odwołują się zazwyczaj do wyjaśnienia naturalistycznego⁷. Obecnie głównym problemem jest eksplikacja przystosowawczego aspektu zmian ewolucyjnych. Niektórzy neodarwiniści, np. Dobzhansky, utrzymują, że tylko naturalna selekcja jest przyczyną zmian adaptacyjnych. Natomiast mutacje i dryf genetyczny powodują jedynie zmianę częstości genów.

Celem niniejszego opracowanie jest przeanalizowanie procesów wyjaśniających obecnych w ramach neutralistycznej teorii ewolucji molekularnej oraz porównanie owego wyjaśniania z wyjaśnianiem stosowanym na gruncie syntetycznej teorii ewolucji na tle takich zagadnień, jak: koszty doboru naturalnego, tempo ewolucji i polimorfizm molekularny.

WYJAŚNIANIE PROCESU EWOLUCJI

W XX wieku intensywnie rozwijały się badania nad molekularnym poziomem organizacji materii żywej. W związku z tym „[...] naturalna wydawała się myśl, że sięgnięcie do ukrytej struktury genetycznej populacji i jej

⁵ KIMURA 1983; por. NACHMAN 1996, s. 221.

⁶ KING, JUKES 1969, s. 788.

⁷ SCHAFFNER 1969, s. 410. Wyjaśnienie naturalistyczne procesów ewolucyjnych uznaje się za poprawne. Wynika to, między innymi, z faktu, że eksplanandum i eksplanans pozostają na jednej płaszczyźnie poznawczej.

zmian (ruchu) w ciągu pokoleń jest jedyną słuszną drogą wyjaśnienia procesów ewolucyjnych”⁸. Tendencja taka wynikała również z dążenia badaczy do stworzenia z teorii ewolucji nauki ścisłej na wzór fizyki. Nauka o ewolucji jednakże ma w dużej mierze charakter historyczny. Obecnie twierdzi się, że teoria ewolucji ma charakter przyczynowo-eksplikatywny⁹. Eksplanans tego typu teorii powinien ujawniać mechanizmy i czynniki ewolucyjne, które stanowią warunek konieczny i wystarczający dla wszelkich przemian ewolucyjnych. Należy mieć na uwadze, że mechanizm spełniający taki warunek musi być mechanizmem złożonym. Nie można go sprowadzać do jednego tylko elementu.

Jak można zauważyć, eksplikacja w teoriach dotyczących rozwoju życia skupia się na zagadnieniu doboru naturalnego, który stanowi zasadniczą część eksplanansa. Dobór naturalny jest, według neodarwinistów, podstawowym i najważniejszym mechanizmem zmian ewolucyjnych. Według Wrighta¹⁰ skuteczność naturalnej selekcji jest ściśle związana z dryfem genetycznym. Skuteczność doboru¹¹ jest uwarunkowana możliwością swobodnego krzyżowania się osobników w populacji. W przypadku, gdy warunek ten nie jest spełniony (np. jeśli populacja jest zbyt mała lub odległość między osobnikami jest zbyt duża), działanie doboru staje się mniej skuteczne. Zwiększa się natomiast prawdopodobieństwo skuteczności przypadkowego dryfu.

Kimura w swej teorii za główny mechanizm przemian ewolucyjnych uznaje przypadek, a dokładniej właśnie przypadkowy dryf genetyczny określający los neutralnych mutacji pojawiających się w populacji. Według twórcy teorii neutralistycznej mutacje korzystne pojawiają się w populacji na tyle rzadko, że nie są „brane pod uwagę”. W związku z tym dobór nie może odgrywać głównej roli w procesie ewolucji. Jego rola ograniczona jest do stabilizacji określonego stanu i eliminacji szkodliwych mutantów. Kimura podaje, że gromadzące się w puli genowej mutacje o charakterze neutralnym, utrwalane w wyniku dryfu genetycznego, zmieniają skład genetyczny populacji. Zmiany te nie są dostrzegane przez dobór, gdyż nie mają charakteru przystosowawczego w danych warunkach. W przypadku jednak przekształcenia warunków życia danej populacji neutralne dotychczas mutanty

⁸ NOWIŃSKI 1974, s. 77.

⁹ NOWIŃSKI 1974, s. 92.

¹⁰ Za: DYK 1998, s. 124.

¹¹ Autorka używa tu zamiennie pojęć „dobór naturalny” i „naturalna selekcja”.

mogą okazać się korzystne¹². Dzięki temu organizmy takie będą miały szansę przeżycia i wydania potomstwa w nowych warunkach. Syntetyczna teoria ewolucji natomiast uznaje naturalną selekcję za główny mechanizm przystosowujących zmian ewolucyjnych. Według tej koncepcji dobór naturalny oddziałuje na zmieniającą się pulę genową populacji. Zmiany te powodowane są przez korzystne mutacje, rekombinacje i przypadkowy dryf (np. efekt założyciela). Dobór więc jako pierwszorzędny mechanizm nadaje tutaj ewolucji określony kierunek.

KOSZTY DOBORU NATURALNEGO

Wyjaśnianie za pomocą doboru naturalnego spotyka się z problematycznym zagadnieniem, mianowicie z problemem kosztów doboru naturalnego, zwanym inaczej dylematem Haldane'a. Należy zauważyć, że przystosowanie się populacji do danych warunków wiąże się nieodzownie z eliminacją określonej liczby osobników¹³. Każdy osobnik żyjący w populacji zużywa pewną część pokarmu, zajmuje miejsce. Można powiedzieć, że na każdego osobnika populacja wydatkuje energię i materię. W momencie, gdy osobnik zostaje wyeliminowany przez dobór naturalny, populacja traci to, co „zainwestowała” w daną jednostkę. Są to koszty naturalnej selekcji. Zagadnienie owych kosztów zostało sformułowane i rozwinięte przez J. B. S. Haldane'a w latach pięćdziesiątych XX wieku¹⁴. W następnym dziesięcioleciu toczyły się liczne dyskusje wśród ewolucjonistów na ten temat. Jak twierdzi Remine¹⁵, problem nie został rozwiązany, gdyż standardowy model genetyki ewolucyjnej okazał się nieodpowiedni dla sformułowania takiego rozwiązania.

Według Haldane'a utrwalenie nowego genu w puli genowej populacji zachodzi w wyniku działania doboru naturalnego. Osobniki posiadające nowy korzystny gen będą wykazywać lepsze przystosowanie do warunków, w związku z czym ich liczebność będzie wzrastać. Natomiast osobniki pozbawione owego genu będą wolniej się rozmnażać i w konsekwencji ginąć (koszty

¹² STOLTZFUS 1999, s. 169.

¹³ HALDANE 1957, s. 511; SZWEYKOWSKI 1987, s. 375.

¹⁴ Haldane szeroko rozwinął problem kosztów doboru naturalnego w opublikowanej w 1957 r. pracy *The cost of natural selection*. Por. WILLIAMS <http://www.gate.net/~rwms/haldane1.html> 2006.11.26.

¹⁵ Za: WILLIAMS <http://www.gate.net/~rwms/haldane1.html> 2006.11.26.

naturalnej selekcji)¹⁶. Zdolność populacji do ponoszenia takich strat jest ograniczona i równocześnie proporcjonalna „do szybkości, z jaką nowe geny mogą się utrwalac”¹⁷. Jak więc widać, utrwalenie korzystnej mutacji jest związane ze śmiercią określonej liczby osobników wykazujących gorsze dostosowanie. Koszt zmiany struktury genetycznej populacji jest bardzo wysoki. Przyjmuje się, że jest to wielkość od 10 do 100 razy wyższa niż aktualna liczba osobników w populacji podczas trwania jednego pokolenia¹⁸. Haldane utrzymuje, że wielkość ta jest równa 30 ($D = 30$) dla mutacji semi-dominantnej (gdzie D to koszt zmiany struktury genetycznej populacji, czyli suma eliminacji). W przypadku natomiast zmiany recesywnej – znacznie więcej¹⁹. W praktyce oznacza to, że aby nastąpiła zamiana jednego allelu przez inny (w jednym tylko locus), musi zginąć 30 razy tyle osobników, ile liczy ich populacja w czasie trwania jednego pokolenia²⁰. Jest to liczba ogromna, zwłaszcza jeśli przyjmiemy za Haldanem, że przeciętna populacja może wytrzymać, bez znaczącego naruszenia jej wielkości i struktury, eliminację około 10% osobników²¹. Przyjmujemy przykładowo, że dana populacja składa się ze 10 000 osobników, natomiast długość jednego pokolenia wynosi 20 lat. Jeśli – jak zauważyliśmy – $D = 30$, to musiałoby zginąć 300 000 osobników, aby nastąpiło zastąpienie w jednym tylko locus. Jest to niemożliwe w ciągu jednego pokolenia, a więc musi być to proces rozciągnięty w czasie. Utrzymując dopuszczalną eliminację na poziomie 10% osobników, dochodzimy do wniosku, że utrwalenie pojedynczej mutacji wymaga 300 pokoleń²². W takim przypadku tempo ewolucji byłoby tak niskie, że przez 10 milionów lat ewolucji naczelnych mogłoby ulec zastąpieniu jedynie 1 667 nukleotydów ($10 \text{ mln lat} / 20 \text{ lat} \times 300 \text{ pokoleń}$)²³. Ilość zastąpień w jednostce czasu zgodna ze zdolnością populacji do ponoszenia określonych kosztów powodowałaby więc niezwykle niskie tempo ewolucji na poziomie fenotypu.²⁴ Należy zauważyć, że w przypadku genów recesywnych koszty doboru

¹⁶ Za: KŁOSKOWSKI 1990, s. 36-37.

¹⁷ KŁOSKOWSKI 1990, s. 37.

¹⁸ SZWEYKOWSKI 1987, s. 375.

¹⁹ URBANEK 1973, s. 182; por. WILLIAMS http://www.evolutionfairytale.com/articles_debates/haldane_rebuttal.htm 2006.11.26.

²⁰ SZWEYKOWSKI 1987 s. 375.

²¹ HALDANE 1957, s. 511; por. SMART <http://www.unmaskingevolution.com/15-haldane.htm> 2006.11.26.

²² SMART <http://www.unmaskingevolution.com/15-haldane.htm> 2006.11.26.

²³ SMART <http://www.unmaskingevolution.com/15-haldane.htm> 2006.11.26.

²⁴ HALDANE 1957, s. 511.

naturalnego są znacznie wyższe i, co się z tym wiąże, tempo ewolucji znacznie niższe.

Wielkość kosztów naturalnej selekcji dla semidominantnej mutacji można określić za pomocą wzoru $D = -2\log_e p$, gdzie D to suma eliminacji, natomiast p to początkowa częstość występowania mutanta w danej populacji²⁵.

Podkreślam, że jest to koszt przebudowy jednego tylko locus. Ewolucja jednak wymaga przebudowy wielu loci jednocześnie. Np. gatunki, nawet blisko spokrewnione, różnią się obecnością odmiennych alleli w wielu, często we wszystkich badanych loci. Biorąc to pod uwagę, czas potrzebny na taką przebudowę struktury genetycznej, aby doprowadziła ona do powstania nowego gatunku, jest taki długi, że nawet niewyobrażalne okresy czasu geologicznego [...] byłyby niewystarczające dla osiągnięcia tego celu²⁶.

Tak wysoki poziom śmierci osobników gorzej przystosowanych powodowałby albo bardzo znaczne wydłużenie procesu ewolucji, albo stałby się poważnym zagrożeniem stabilności a nawet istnienia populacji poprzez zbyt duże obniżenie jej rozmiaru, a co ważniejsze jej efektywnej wielkości.

Jak wynika z powyższych rozważań, wyjaśnienie ewolucji przez odwołanie się do naturalnej selekcji jako głównego mechanizmu zmian natrafia na poważne trudności. Są one niemożliwe do rozwiązania bez zmiany założeń dotyczących czynników i mechanizmów procesu ewolucyjnego. Należałoby przyjąć, albo że mutacje korzystne pojawiają się znacznie częściej i koszty ich utrwalenia są znacznie niższe, albo że większość pojawiających się zmian nie ma charakteru przystosowawczego. Pierwszej z tych możliwości nie potwierdzają badania na poziomie molekularnym, natomiast drugiej nie wykluczają. Przyjęcie założenia, że większa część występujących w puli genowej mutacji jest neutralna staje się najprostszym wyjaśnieniem zmian ewolucyjnych. Pojawiające się neutralne zmiany nie są utrwalane przez dobór naturalny. W związku z tym wzrost ich częstości w populacji nie pociąga za sobą eliminacji osobników. Nie zmienia się więc liczebność ani struktura populacji, gdyż populacja nie ponosi żadnych kosztów. Dzięki temu liczba loci, w których może się jednocześnie dokonywać przebudowa, może być nieograniczenie wielka²⁷. Dowodem na to może być fakt, że w populacji istnieje wiele polimorficznych form genów i białek, które są równo-

²⁵ KŁOSKOWSKI 1990, s. 45.

²⁶ SZWEYKOWSKI 1987, s. 375.

²⁷ Tamże.

ważne pod względem spełnianych funkcji. Osobniki posiadające takie polimorficzne białka nie wykazują różnic w dostosowaniu. Innymi słowy, istniejąca zmienność dowodzi, że znaczna większość różnic molekularnych nie ma charakteru przystosowawczego. Różnice te są eliminowane lub utrzymywane w populacji na drodze przypadku²⁸. Nie należy sądzić, że neutraliści odbierają odwołaniu do naturalnej selekcji całkowicie moc wyjaśniającą. Twierdzą natomiast, że jako mechanizm ma mniejsze znaczenie, niż utrzymują selekcyjniści. Dzieje się tak z powodu niezwykle niskiej frekwencji korzystnych mutacji w zbiorze wszystkich pojawiających się zmian.

Jak wynika z powyższego, teoria neutralistyczna w prostszy sposób wyjaśnia procesy ewolucji niż teoria selekcyjonistyczna i stanowi jedną z propozycji rozwiązania tzw. dylematu Haldane'a, zakładając inny mechanizm zmian ewolucyjnych.

TEMPO EWOLUCJI

Z dylematem Haldane'a bardzo ściśle wiąże się zagadnienie tempa ewolucji. Wszelkie zmiany ewolucyjne zachodzą, jak się najczęściej utrzymuje, w sposób powolny i stopniowy. Taki proces wymaga odpowiednio długiego czasu. Z badań wynika, że Wszechświat istnieje około 20 miliardów lat²⁹, natomiast życie na Ziemi od około 4 miliardów lat. Można więc powiedzieć, że ewolucja od pierwszych żywych komórek do *Homo sapiens* trwała około 4 miliardów lat.

Jak zauważył Haldane, zastąpienie jednego allelu przez inny pociąga za sobą śmierć 30 razy tyle osobników, ile aktualnie liczy populacja. Wynika z tego, że takie pojedyncze zastąpienie wymaga niezmiernie długiego czasu (300 pokoleń dla populacji liczącej 10 000 osobników). L. D. Smart³⁰ obliczył, że w takiej sytuacji w ewolucji małp zastąpienie 1% genów trwałoby 500 milionów lat. Innymi słowy, w ciągu 10 milionów lat ewolucji małp jedynie 0,00002% ich materiału genetycznego uległoby zastąpieniu³¹.

²⁸ KŁOSKOWSKI 1990, s. 107.

²⁹ SMART <http://www.unmaskingevolution.com/15-haldane.htm> 2006.11.26.

³⁰ Tamże.

³¹ Smart szacuje, że dla zastąpienia 10% materiału genetycznego małp potrzeba byłoby aż 5 000 miliardów lat. Natomiast w przypadku, gdy 90% z tego czasu to okresy bez jakichkolwiek substytucji, wtedy niezbędny dla owych przemian staje się czas 50 000 miliardów lat, co jest

Przyjmując tak wysokie koszty doboru naturalnego, nie można wyjaśnić ewolucji przez działanie naturalnej selekcji. W takiej sytuacji procesy zmian ewolucyjnych trwałyby niepomiaralnie dłużej, niż trwały w rzeczywistości, lub musielibyśmy założyć nieprawdopodobnie wysoki poziom reprodukcyjnej pojemności populacji. Jest to niemożliwe, gdyż poziom reprodukcji każdej populacji jest ograniczony przez wiele czynników, np. liczba samic w wieku reprodukcyjnym, ilość dostępnego pożywienia. Wyjaśnienie więc ewolucji przez działanie darwinowskiego doboru nie może stanowić wystarczającego wyjaśnienia.

Eksplikacja ewolucji przez przyjęcie utrwalania neutralnych mutacji przez przypadkowy dryf nie jest uwikłane w tego typu trudności. Tempo ewolucji z punktu widzenia substytucji obojętnej przystosowawczo mutanta określane jest przez strukturę i funkcję cząsteczek. Molekuły pełniące ważniejsze funkcje ewoluują wolniej niż te, których funkcje są mniej istotne dla organizmu jako całości³². W wyniku badań porównawczych okazało się dodatkowo, że tempo pojawiania się mutacji wewnątrz gatunków w czasie ewolucji jest dużo wyższe, niż sądzono³³. Otrzymane tak wysokie wartości dowodzą, że większość zdarzających się mutacji ma charakter neutralny. Ponadto ujawniono bardzo wysokie całkowite tempo zmian w ciągu ewolucji ssaków, wynoszące co najmniej jedną substytucję nukleotydu w przeliczeniu na genom, co dwa lata. Obserwacje te wskazują, że tempo podstawień na genom na rok dla ssaków jest kilkaset razy wyższe, niż ujawniły wcześniejsze obliczenia³⁴.

Teoria neutralistyczna jest więc w stanie wyjaśnić wysokie tempo podstawień w przeliczeniu na jednostkę czasu, przyjmując, że większość z tych podstawień ma charakter neutralny. W takiej sytuacji tempo ewolucji nie jest spowalniane przez wysokie koszty selekcji. Czynnikiem spowalniającym będą tu jedynie mutacje niekorzystne eliminowane przez dobór. Kimura³⁵ twierdzi, że przyspieszenie ewolucji jest spowodowane raczej zaniechaniem presji selekcyjnej, niż pozytywną selekcją.

niemożliwe, gdyż szacuje się, że Wszechświat liczy 20 miliardów lat. Zob. SMART <http://www.unmaskingevolution.com/15-haldane.htm> 2006.11.26.

³² KIMURA 1983, s. 98-113. Cząsteczka, która pełni bardzo ważne dla całego ustroju funkcje, wykazuje na tyle wysoką precyzję struktury, że jakkolwiek zmiana wywołuje zaburzenia w jej funkcjonowaniu, co powoduje eliminację większości pojawiających się zmutowanych form.

³³ KIMURA 1977, s. 687.

³⁴ Tamże.

³⁵ Za: LI 1996, s. 146.

Reasumując powiemy, że badania molekularne potwierdzają istnienie mutacji neutralnych i ich ogromną rolę w procesie ewolucji (molekularnej). W konsekwencji znaczenie działania doboru naturalnego w rozumieniu dotychczasowym musi ulec zmianie. Dotąd bowiem traktowano dobór naturalny jako czynnik kontrolujący zmiany ewolucyjne w organizmach, populacjach, gatunkach, itd. Dzięki odkryciu mutacji neutralnych okazało się jednak, że działanie doboru naturalnego nie jest uniwersalne³⁶.

POLIMORFIZM CZĄSTECZKOWY

Polimorfizm molekularny³⁷ jest zjawiskiem powszechnie występującym w świecie ożywionym. Wielokrotnie badane populacje rozmaitych gatunków wykazywały wyższy poziom zmienności, niż wcześniej zakładano³⁸. Według neutralistów wielopostaciowość białka reprezentuje przejściową fazę ewolucji³⁹. Zmienność o charakterze neutralnym daje populacji szansę przystosowania się do warunków środowiskowych w przypadku ich zmiany. Ogólnie wiadomo, że całkowite i bezwzględne dostosowanie do określonych warunków nie jest strategią korzystną, gdyż w sytuacji ich przekształcenia populacja ma niewielkie szanse przeżycia.

Wysoki poziom polimorfizmu cząsteczkowego gatunków jest faktem obserwacyjnym. Otwarta natomiast pozostaje kwestia wyjaśnienia owego stanu rzeczy. Nie istnieje jedna hipoteza wyjaśniająca, co do której wszyscy

³⁶ KŁOSKOWSKI 1990, s. 111.

³⁷ Losowe utrwalenie mutacji nie wywołujących efektów genotypowych prowadzi do pojawienia się w puli genowej danej populacji różnych zmienionych odpowiedników danego genu, czego skutkiem jest obserwowany w świecie ożywionym polimorfizm. Populacja w każdym momencie pozostaje polimorficzna, czyli w jej puli genowej istnieją różne odpowiedniki danego genu, co jest skutkiem pojawiania się mutacji neutralnych. Por. KIMURA 1983, s. 34-35; KIMURA, OHTA 1971, s. 467; OHTA 1974, s. 351. Według neutralistów polimorfizm i ewolucja to dwa aspekty tego samego zjawiska będącego wynikiem przypadkowego dryfu genetycznego i neutralnych mutacji. Por. LI 1996, s. 146.

³⁸ Przykładowo około 30 gatunków z rodzaju *Drosophila* wykazuje polimorfizm wynikający z różnego rodzaju inwersji chromosomów. Najdokładniejsze badania zostały przeprowadzone dla dwóch gatunków: *D. pseudoobscura* i *D. persimilis*. Gatunki te posiadają pięć par chromosomów. Najbardziej podatny na inwersje jest chromosom trzeci. Mimo tej zmienności wszystkie osobniki wykazują taką samą aktywność metaboliczną i mają ten sam wygląd. Por. FORD 1967, s. 201. Populacja ludzka wykazuje bardzo wysoki poziom polimorfizmu łańcuchów α i β hemoglobiny. Por. KING, JUKES 1969, s. 788.

³⁹ KIMURA 1983, s. 253.

badacze pozostawaliby zgodni. W tym miejscu interesuje nas eksplikacja zmienności ze strony selekjonistów i neutralistów.

Jednym z najpopularniejszych mechanizmów przyjmowanych przez selekjonistów w celu wyjaśnienia białkowego polimorfizmu była naddominacja lub inaczej korzyść heterozygot⁴⁰. Oznacza to, że heterozygoty (*Aa*) byłyby częściej faworyzowane niż odpowiednie homozygoty (*AA*). Wpływałoby to na wzrost poziomu polimorfizmu w danej populacji. Jeśli naddominacja stanowiłaby rzeczywistą przyczynę zmienności, to obserwowana heterozygotyczność⁴¹ w populacji powinna być bardzo wysoka. Z badań wynika jednak, że średnia heterozygotyczność (H_e) rzadko przekracza 30%, tj. waha się w granicach 0,0~0,3⁴². W przypadku niektórych organizmów średnia heterozygotyczność może być wyjątkowo niska. Jest to szczególnie widoczne wśród ssaków, charakteryzujących się dużym rozmiarem ciała. Badania F. W. Allendorfa⁴³ wykazały, że 13 enzymatycznych loci w przypadku 52 osobników niedźwiedzia polarnego *Thalarctos maritimus* z Grenlandii wykazywały charakter monomorficzny, czyli $H_e = 0$. Niski poziom heterozygotyczności w przypadku dużych ssaków można wyjaśnić przez założenie, że mają one bardzo mały efektywny rozmiar populacji. W związku z tym $N_e \times v$ będzie bardzo niskie. Jeśli przyjmiemy, że tempo mutowania dla elektromorfów wynosi 10^{-6} na pokolenie, to oczekiwana średnia heterozygotyczność będzie mniejsza niż 0,004, przy N_e mniejszym niż 1000⁴⁴. Dla rozwiązania problemu, czy korzyść heterozygot (naddominacja) może być faktyczną przyczyną polimorfizmu, bardzo istotne okazały się badania organizmów haploidalnych pod względem poziomu zmienności. Pionierskie badania nad polimorfizmem w przypadku organizmów haploidalnych zostały przeprowadzone przez R. Milkmana⁴⁵. Zbadał on zmienność w pięciu enzymatycznych loci w 2829 klonach *Escherichia coli*. Badania prowadził na 156 próbkach pochodzących z różnych naturalnych źródeł. Wyniki tych badań

⁴⁰ Tamże, s. 267. Zjawisko naddominacji polega na tym, że fenotyp heterozygoty (*Aa*) wykazuje wyraźną przewagę nad fenotypem odpowiedniej homozygoty (*AA*).

⁴¹ Kimura określa średnią heterozygotyczność jako $H_e = 4N_e v / (4N_e v + 1)$, gdzie H_e to średnia heterozygotyczność, N_e to efektywna wielkość populacji, czyli rzeczywisty udział członków populacji w procesie rozmnażania, v to tempo mutowania. Por. KIMURA 1983, s. 35, 40, 44, 102, 254.

⁴² KIMURA 1983, s. 254.

⁴³ Za: KIMURA 1983, s. 255.

⁴⁴ Tamże.

⁴⁵ Za: KIMURA 1983, s. 267.

sugerowały, że ilość genetycznej zmienności w przypadku haploidów nie jest bardzo różna od tej w wielu gatunkach diploidalnych. Średnia wartość rzeczywistej heterozygotyczności dla pięciu loci badanych przez Milkmana wynosiła $H_e = 0,242$, czyli około 24%⁴⁶. Wartość ta jest nieznacznie wyższa niż średnia heterozygotyczność typowego organizmu diploidalnego. Badania te sfalsyfikowały tezę selekjonistów, że naddominacja jest główną i wystarczającą przyczyną istniejącego polimorfizmu.⁴⁷

Tego typu badania i ich wyniki spowodowały, że selekcyoniści zaczęli skłaniać się w stronę wyjaśniania polimorfizmu przez odwołanie się do selekcji zależnej od częstości⁴⁸. Ten rodzaj selekcji oddziaływałby na populację w ten sposób, że faworyzowane byłyby fenotypy o niskiej frekwencji, czyli rzadkie genotypy utrzymywałyby się w genowej puli populacji, natomiast fenotypy występujące z dużą częstością byłyby eliminowane. W wyniku takiego działania populacja z każdym pokoleniem stawałaby się coraz bardziej zróżnicowana pod względem genetycznym. Jednak, jak twierdzi Kimura⁴⁹, badania nie potwierdziły istnienia selekcji zależnej od częstości. Kimura zauważa ponadto, że jeśli założymy, jak czynią to selekcyoniści, iż cząsteczkowy polimorfizm ma charakter przystosowawczy, to powinno się oczekiwać, że istnieje korelacja między genetyczną zmiennością i określonymi czynnikami środowiskowymi. Znaczna liczba selekjonistów utrzymuje, że molekularna różnorodność jest adaptacyjną strategią gatunku, aby wykorzystać heterogenność środowiska, zarówno przestrzenną, jak i czasową. Wynika z tego, że zmienność powinna być znacznie wyższa w niestabilnych warunkach środowiskowych niż w ustabilizowanych. W rzeczywistości jest jednak inaczej. Najbardziej niezmiennie warunki panują w głę-

⁴⁶ Ponieważ *E. coli* to organizmy haploidalne, nie ma w ich przypadku zastosowania terminu „heterozygotyczność” w zwykłym sensie. Możemy natomiast wyznaczyć rzeczywistą heterozygotyczność w każdym locus jako jeden minus suma kwadratów częstości allelicznych. Por. KIMURA 1983, s. 267. Gdyby badania ujawniły bardzo niski lub praktycznie zerowy poziom zmienności w organizmach haploidalnych, wtedy można byłoby przyjąć jako wystarczające wyjaśnienie obserwowanego polimorfizmu przez odwołanie się do naddominacji.

⁴⁷ Kimura utrzymuje, że istnieje wiele dowodów przeciwko hipotezie naddominacji jako przyczyny białkowego polimorfizmu. Por. KIMURA 1983, s. 282.

⁴⁸ KIMURA 1983, s. 267. Selekcja zależna od częstości oddziałuje w kierunku zmniejszenia frekwencji pospolitych fenotypów (a tym samym warunkujących je genotypów) i zwiększenia częstości genotypów rzadszych. Innymi słowy, dostosowanie określonych genotypów jest odwrotnie proporcjonalne do frekwencji ich fenotypów w populacji.

⁴⁹ KIMURA 1983, s. 270.

binach oceanicznych, więc zgodnie z powyższą hipotezą, zmienność molekularna żyjących tam organizmów powinna być znikoma. Okazało się jednak, że populacje żyjące na znacznych głębokościach wykazują wysoki stopień polimorfizmu⁵⁰.

Jeśli przyjmiemy wyjaśnienie polimorfizmu proponowane przez autora teorii neutralistycznej, nie musimy odwoływać się do wysoce hipotetycznych pojęć, jak naddominacja czy selekcja zależna od częstotliwości. Według neutralistów istnienie mutacji przystosowawczo obojętnych i przypadkowego dryfu stanowi wystarczającą rację wyjaśniającą. Pojawiające się mutacje obojętne są utrwalane w populacji w takim samym tempie, w jakim się zdarzają. Ich częstość w populacji będzie więc znaczna, jeśli przyjmiemy za Kimurą, że $\nu = 10^{-9}$ na pokolenie na locus. Każda mutacja w materiale genetycznym powoduje jego zmianę, powstanie nowej kombinacji. Wiele zmian o charakterze neutralnym pozostaje w puli genowej populacji, zwiększając jej zróżnicowanie⁵¹.

Podsumowując, teoria mutacji neutralnych proponuje swoisty, do pewnego stopnia nioselekcjonistyczny mechanizm leżący u podstaw wyjaśniania procesu ewolucji. Główną przesłanką wyjaśniającą jest obecność mutacji obojętnych i przypadkowego dryfu genetycznego. Nie oznacza to, że eksplanans nie zawiera tezy o działaniu naturalnej selekcji. Dobór jednak odgrywa rolę mniej istotnego mechanizmu zmian. Wiąże się to z faktem, że przyjęcie naturalnej selekcji jako głównej przyczyny ewolucji implikuje wiele trudności. Pojawiają się one na gruncie syntetycznej teorii ewolucji. W latach pięćdziesiątych wyeksponował je Haldane. Są to tzw. koszty doboru naturalnego, co nierozłącznie wiąże się z zagadnieniem tempa procesów ewolucyjnych. Kimura, chcąc uniknąć powyższych problemów, rozwinął i uargumentował teorię „niedarwinowskiej ewolucji”. Wydaje się, że wyjaśnienie ewolucji w ramach tej teorii spełnia kryteria poprawnego wyjaśniania, jest adekwatne do wyjaśnianej rzeczywistości i w zadowalający sposób tłumaczy zjawiska będące treścią eksplanandum. Pojawiają się jednak liczne obiekcje, czy można przyjąć wyjaśnienie ewolucji proponowane przez neutralistów.

⁵⁰ Tamże, s. 285.

⁵¹ Tamże, s. 72.

KRYTYKA WYJAŚNIANIA NEUTRALISTYCZNEGO

W ramach syntetycznej teorii ewolucji przyjmuje się, że dobór naturalny kontroluje wszelkie zmiany ewolucyjne. Natomiast teoria neutralistyczna ukazuje klasę zjawisk będących poza kontrolą selekcji. Największe kontrowersje wzbudza proponowany przez teorię Kimury mechanizm zmian ewolucyjnych, tj. mutacje neutralne i przypadkowy dryf. Niektórzy ewolucjoniści twierdzą, że pojawiające się mutacje pozbawione charakteru przystosowawczego stanowią jedynie tzw. szum ewolucyjny⁵². Są pozbawione „sensu biologicznego”. W związku z tym utrzymują, że owe czynniki molekularne nie mogą być przyczyną powstawania przystosowawczej treści informacji genetycznej. Odpowiedzialne za to mają być czynniki nieprzypadkowe, takie jak: interakcje organizmu ze środowiskiem, dobór naturalny. Ponadto w związku z rozwojem biologii molekularnej, a w jej ramach – teorii ewolucji molekularnej, pojawiły się poważne wątpliwości, czy wyjaśnienie procesów mikroewolucyjnych jest wystarczające do wyjaśnienia zjawisk na poziomie makroewolucji⁵³. Innymi słowy, czy przez odwołanie się do drobnych zmian mutacyjnych można zadowalająco wyjaśnić ewolucję na poziomie makro. Dobzhansky i Simpson⁵⁴ twierdzą, że nie ma jakościowej różnicy między procesami mikroewolucyjnymi i makroewolucyjnymi.

Zdaniem Simpsona⁵⁵ koncepcja mutacji przystosowawczo obojętnych jest nielogiczna. Poza tym twierdzi on, że niemożliwe jest zachodzenie zmian ewolucyjnych poza kontrolą doboru naturalnego. Podobną opinię wyraża Mayr, utrzymując, że wszelkie ewolucyjne zmiany pozostają pod kontrolą naturalnej selekcji⁵⁶. Koszty związane z działaniem selekcji Mayr uważa za znacznie zawyżone. Zauważa on, że pojedynczy osobnik jest zazwyczaj nosicielem więcej niż jednej letalnej mutacji. Eliminacja takiego osobnika jest jednoznaczna z usunięciem tych wszystkich szkodliwych zmian. W związku

⁵² Por. URBANEK 1973, s. 214. Zuckerkandl nazywa szumem ewolucyjnym mutacje o efekcie nieznacznie szkodliwym, czyli zmiany prawie neutralne. Por. KUNICKI-GOLDFINGER 1979, s. 33.

⁵³ KŁOSKOWSKI 1990, s. 105. Zmiany mikroewolucyjne obejmują różnicowanie populacji w ramach gatunku. Są to więc procesy przystosowawcze. Natomiast makroewolucja to powstawanie nowych gatunków, czyli specjacja.

⁵⁴ Za: KŁOSKOWSKI 1990, s. 105.

⁵⁵ Za: URBANEK 1973, s. 171.

⁵⁶ MAYR 1964, s. 934; MAYR 1999, s. 372; MAYR 2004, s. 46.

z tym znacznej redukcji ulegają koszty selekcji⁵⁷. Kimura jednak twierdzi, że wszystkie tego typu poprawki nanoszone na ocenę owych kosztów poczynioną przez Haldane'a nie doprowadzają do rozwiązania problemu. Nadal pozostają one zbyt duże, aby była w stanie ponieść je ewoluująca populacja. Ponadto należy zauważyć, że Kimura nie eliminuje zupełnie doboru naturalnego jako mechanizmu ewolucji. Wszelkie pojawiające się mutacje o charakterze przystosowawczym pozostają pod kontrolą darwinowskiej selekcji. Dobór eliminuje zmiany negatywne i faworyzuje zdarzające się ewentualne mutacje pozytywne. Jednak te ostatnie są na tyle sporadyczne, że nie mogą stanowić głównej przyczyny przystosowującej ewolucji. Mutacje neutralne również mogą znaleźć się pod kontrolą selekcji, gdy nastąpi zmiana warunków środowiska i staną się one zmianami przystosowawczymi – korzystnymi lub niekorzystnymi.

Kunicki-Goldfinger⁵⁸ podaje w wątpliwość tezę, że kumulacja obojętnych mutacji ma znaczenie ewolucyjne, a nawet, że taka kumulacja w ogóle zachodzi. Mayr utrzymuje, że pojawienie się mutacji neutralnych jest zdarzeniem wyjątkowym. Natomiast R. E. Dickerson uważa mutacje obojętne przystosowawczo za stały czynnik ewolucji⁵⁹. Kunicki-Goldfinger⁶⁰ twierdzi ponadto, że badania nie potwierdzają tezy neutralistów, iż większość podstawień w przypadku cytochromu *c* ma charakter neutralny i nie podlega działaniu selekcji. Argumentuje to tym, że okazało się, iż prokariotyczny cytochrom *c* może być bliżej „spokrewniony” z eukariotycznym, niż wcześniej sądzono. Cytochrom *f* sinicy *Spirulina* jest bardzo podobny pod względem sekwencji do cytochromu z chloroplastów glonów. W związku z tym utrzymuje on, że jeśli cytochrom glonów pochodzi ewolucyjnie od cytochromu sinicy, to „powolniejsza kumulacja substytucji w tych ostatnich mogłaby raczej świadczyć o roli pozytywnej selekcji w ewolucji cytochromu glonów”⁶¹. Ponadto twierdzi on, że wiele substytucji aminokwasowych w łańcuchach polipeptydowych może podlegać pozytywnej selekcji pod względem funkcjonalnym, ale także pod względem procesów syntezy danego białka.

⁵⁷ Za: URBANEK 1973, s. 183.

⁵⁸ KUNICKI-GOLDFINGER 1979, s. 33.

⁵⁹ Za: URBANEK 1973, s. 198.

⁶⁰ KUNICKI-GOLDFINGER 1979, s. 33.

⁶¹ Tamże.

Silnie krytykował teorię neutralistyczną Mayr⁶², twierdząc, że nie istnieją niefunkcjonalne części cząsteczek. Według niego brak funkcji, to nie odkryta jeszcze przez nas funkcja⁶³. Twierdzi on, że każda cząsteczka współdziała z innymi cząsteczkami. Wszystkie one tworzą określone środowisko wewnętrzne. Cząsteczka podlega z jednej strony ciśnieniu selekcyjnemu ze względu na swą aktywną część, z drugiej strony zaś ze względu na konieczność dostosowania się do zmieniającego się środowiska wewnętrznego. Jeśli więc dana część cząsteczki nie pełni funkcji metabolicznej, to spełnia zapewne funkcje konieczne dla utrzymania środowiska wewnętrznego, np. funkcje strukturalne.

Niektórzy selekcyjniści twierdzą, że plejotropowe działanie genów⁶⁴ wyjaśnia wszelkie zjawiska obojętności przystosowawczej pojedynczych cech⁶⁵. Argument ten nie uzyskał jednak potwierdzenia, gdyż – jak wykazały badania – wpływ genów na syntezę białek nie wykazuje efektów plejotropowych.

Krytyce ze strony selekcyjonistów poddawane jest również neutralistyczne wyjaśnienie stałości tempa ewolucji molekularnej. Wielu z nich uważa, że wyrównany nacisk selekcyjny jest odpowiedzialny za jednostajny przebieg ewolucji. Zarówno Mayr, jak i Dickerson⁶⁶ utrzymują, że przyczyną stałego tempa ewolucji na poziomie molekularnym jest naturalna selekcja, działająca w kierunku koadaptacji z innymi współdziałającymi cząsteczkami, a nie, jak twierdzą neutraliści, stałości ciśnienia mutacyjnego. Według Dickersona różnice tempa ewolucji molekularnej związane są z różnym stopniem kontroli selekcyjnej, a nie tylko z różną częstością mutowania. Kunicki-Goldfinger⁶⁷ wyraża z kolei opinię, że tempo ewolucji różnych globin zmienia się u rozmaitych organizmów w zależności od okresu czasu ewolucyjnego. Może to oznaczać, że na pewnych etapach ewolucji zmiany wynikały z działania pozytywnej selekcji.

Przedstawiciele syntetycznej teorii ewolucji nie widzą możliwości uznania mechanizmów ewolucyjnych proponowanych przez teorię neutrali-

⁶² Za: URBANEK 1973, s. 192.

⁶³ Wielu selekcyjonistów twierdzi, że brak znaczenia przystosowawczego jest jedynie wyrazem naszej niewiedzy.

⁶⁴ Zjawisko plejotropii polega na warunkowaniu szeregu różnych cech danego osobnika przez pojedynczy gen. Innymi słowy, jeden gen wywołuje różnorodne efekty, czyli wpływa na kilka cech równocześnie.

⁶⁵ URBANEK 1973, s. 171.

⁶⁶ Za: URBANEK 1973, s. 197.

⁶⁷ KUNICKI-GOLDFINGER 1979, s. 33.

styczną za główną przyczynę zmian. Według nich nie można wyjaśnić progresywnej ewolucji bez przyjęcia czynnika kierunkowego, jakim jest dobór naturalny oraz mutacji korzystnych, warunkujących nowe cechy. Odrzucają więc wyjaśnienie neutralistyczne jako niewystarczające, uznając je często za wytłumaczenie zmian nie mających znaczenia ewolucyjnego.

PRÓBY ROZWIĄZANIA KONFLIKTU SELEKCYJONISTYCZNO-NEUTRALISTYCZNEGO

Podjmuje się wiele prób przeciwstawiania teorii neutralistycznej i syntetycznej teorii ewolucji. Niektórzy określają propozycję Kimury mianem „niedarwinowskiej teorii ewolucji”⁶⁸. Wynika to w dużej mierze z odmienności przyjętych mechanizmów ewolucyjnych (przypadkowych lub zdeterminowanych). Niektórzy usiłują także zredukować teorię mutacji neutralnych jedynie do poziomu molekularnego (bez odniesień fenotypowych), a nawet twierdzą, że owa teoria nie prezentuje mechanizmów zmian ewolucyjnych⁶⁹. Utrzymują, że mutacje obojętne przystosowawczo i przypadkowy dryf genetyczny są przyczyną zmienności bezkierunkowej, która nie ma charakteru ewolucyjnego. Przy głębszej analizie okazuje się, że teoria neutralistyczna i syntetyczna teoria ewolucji nie wykluczają się pod względem proponowanych sposobów wyjaśniania procesów ewolucyjnych⁷⁰.

Zarówno selekcyoniści, jak i neutraliści zgadzają się co do istnienia i działania negatywnej selekcji eliminującej niekorzystne zmiany mutacyjne. Zgoda panuje również co do tezy, że najczęściej pojawiających się zmian ma charakter szkodliwy. Różnice poglądów uwypuklają się natomiast w odniesieniu do najistotniejszego mechanizmu ewolucji. Pojawia się więc pytanie, dzięki czemu ewolucja w ogóle ma miejsce. Neutraliści podkreślają znaczenie przypadkowego dryfu genetycznego, określającego los mutacji o charakterze obojętnym przystosowawczo. Natomiast selekcyoniści twierdzą, że

⁶⁸ KING, JUKES 1969, s. 788.

⁶⁹ Por. KUNICKI-GOLDFINGER 1979, s. 33.

⁷⁰ Kłoskowski twierdzi, że teoria neutralistyczna i syntetyczna teoria ewolucji są względem siebie komplementarne. Por. KŁOSKOWSKI 1992, s. 31. Natomiast Kunicki-Goldfinger utrzymuje, że oba tłumaczenia zjawisk ewolucyjnych są przeciwstawne, ale nie wykluczają się wzajemnie. Por. KUNICKI-GOLDFINGER 1979, s. 33.

ewolucja ma miejsce dzięki pozytywnej darwinowskiej selekcji⁷¹, utrwalającej mutacje korzystne. Oba powyższe mechanizmy nie wykluczają się wzajemnie, gdyż zakres ich działania jest inny. Kwestią sporną i zasadniczą pozostaje tu ilość zdarzających się w populacji mutacji neutralnych i mutacji zwiększających dostosowanie⁷². Jeśli mutacje korzystne pojawiają się tak sporadycznie, jak wskazują badania, równie sporadyczne będzie działanie pozytywnej selekcji⁷³. Jeśli uda się jednoznacznie odpowiedzieć na pytanie, jak często zdarzają się mutacje korzystne i czy jest to frekwencja na tyle wysoka, aby nowe cechy, dostosowania i gatunki powstawały w takim tempie, w jakim dzieje się to w rzeczywistości, wtedy będzie można rozwiązać powyższy problem. Jeśli okaże się, że faktycznie mutacje korzystne są tak rzadkie, jak się obecnie sądzi, nie będzie można uznać pozytywnej selekcji za podstawową przyczynę ewolucji.

Jeśli chodzi o tempo ewolucji molekularnej, można przyjąć, według Kłoskowskiego⁷⁴, zarówno tezę selekjonistów, którzy mówią o zmienności tempa, jak również tezę neutralistów o stałości tempa ewolucyjnego na poziomie cząsteczkowym. W długich okresach, kiedy nie ulegały zmianie funkcje genów i białek, tempo ewolucji mogło pozostawać stałe. Natomiast w przypadku zmiany warunków środowiska zmieniało się działanie doboru naturalnego i w związku z tym zmieniało tempo ewolucji. Jeśli populacja charakteryzowała się ponadto znacznym rozmiarem, to przeważające działanie wykazywał dobór naturalny. Kiedy natomiast rozmiar populacji został zredukowany, wtedy bardziej skuteczny okazywał się przypadkowy dryf genetyczny.

Istnieje więc możliwość pogodzenia ze sobą mechanizmów ewolucji proponowanych zarówno przez teorię neutralistyczną, jak również syntetyczną teorię ewolucji. Należy jednak jednoznacznie ustalić, z jaką częstością pojawiają się mutacje korzystne, i w związku z tym przyjąć albo pozytywną selekcję, albo przypadkowy dryf genetyczny jako główną przyczynę ciąg-

⁷¹ Selekcja pozytywna polega na faworyzowaniu pojawiających się korzystnych mutantów. Zdaniem neutralistów ten typ selekcji pojawia się w biegu ewolucji na tyle rzadko, że nie ma on znaczenia w procesie ewolucyjnym. Utrzymują oni, że przyspieszenie ewolucji jest spowodowane raczej zaniechaniem presji selekcyjnej, niż pozytywną selekcją. Por. Li 1996, s. 146.

⁷² STEBBINS, AYALA 1985, s. 76.

⁷³ Pytanie więc jest, jak intensywna jest darwinowska selekcja pozytywna, a nie czy taka istnieje. Należy pamiętać, że pozytywna selekcja jest obecna w procesie ewolucji przedstawianym przez neutralistów. Ma istotne znaczenie w przypadku zmiany warunków życia populacji. Natomiast ciągłość zmian zapewniają mutacje neutralne i przypadkowy dryf.

⁷⁴ KŁOSKOWSKI 1990, s. 113.

łych zmian ewolucyjnych. Odwołanie się do naturalnej selekcji wiąże się z poważnym problemem kosztów doboru. Wysokość tych kosztów powoduje, że tempo ewolucji staje się na tyle niskie, że uniemożliwiłoby powstanie tych form organizacji materii żywej, jakie obserwujemy obecnie. Wyjaśnienie przez działanie przypadkowego dryfu genetycznego określającego los mutacji obojętnych przystosowawczo wydaje się być prostszym i bardziej zadowalającym wytłumaczeniem zjawisk ewolucyjnych.

ZAKOŃCZENIE

W XX wieku zaznaczył się ogromny postęp w dziedzinie nauk biologicznych. Pojawiły się nowe fakty, które miały wielki wpływ na dalszy rozwój teorii ewolucyjnych. W związku z tym mocno już ugruntowany neodarwinizm musiał zostać poddany rewizji. Pierwszym krokiem na tej drodze była propozycja Motoo Kimury oparta na mechanizmie neutralnych mutacji i losowego dryfu genetycznego⁷⁵. Teoria neutralistyczna stanowiła w znacznej mierze nowatorskie, w stosunku do ówczesnego, ujęcie procesu ewolucji. Jej pojawienie się wywołało ożywioną dyskusję w świecie naukowym, która trwa także obecnie. Można jednak już teraz powiedzieć, że teoria mutacji obojętnych stanowi jedno z najważniejszych wydarzeń w rozwoju biologii ewolucyjnej w drugiej połowie XX wieku⁷⁶.

Wielu neodarwinistów nie przyjmuje neutralistycznego wyjaśniania zjawisk ewolucyjnych, a nawet ostro je krytykuje, twierdząc, że mechanizm proponowany przez teorię Kimury nie jest wystarczający dla wytłumaczenia zmian o charakterze ewolucyjnym. Pojawiające się liczne spory i kontrowersje między teorią ewolucji molekularnej (której przykładem jest teoria neutralistyczna) i syntetyczną teorią ewolucji wynikały w znacznej mierze z faktu, że teorie te opierają się na różnych koncepcjach dziedziczenia⁷⁷. Podstawą syntetycznej teorii ewolucji jest chromosomowa teoria dziedziczości. W jej ramach twierdzi się, że geny posiadają naturę korpuskularną. Traktowane są jako jednostki mutacji zajmujące określone miejsce w chromosomie. Genetyka molekularna bada natomiast strukturę materiału gene-

⁷⁵ OHTA 1992, s. 263.

⁷⁶ SZWEYKOWSKI 1987, s. 375.

⁷⁷ URBANEK 1973, s. 144.

tycznego, relację DNA – białko. W jej ramach funkcjonuje raczej pojęcie „cistron”, który jest jednostką funkcjonalną⁷⁸. Cistron nie stanowi jednostki mutacji. W ramach biologii molekularnej twierdzi się, że mechanizmy zmian na poziomie mikroewolucyjnym w wystarczającym stopniu wyjaśniają makroewolucję⁷⁹. Ponadto, w związku z rozwojem genetyki populacyjnej, znacznie częściej rozpatrywano ewolucję raczej na poziomie populacji, a nie pojedynczego osobnika. Zasadnicza różnica między tymi dwiema koncepcjami polega natomiast na przyjmowaniu różnych mechanizmów zmian. Teoria syntetyczna zakłada, że ewolucja ma miejsce dzięki korzystnym mutacjom i darwinowskiej selekcji. Z kolei w ramach teorii neutralistycznej twierdzi się, że główną rolę odgrywają czynniki przypadkowe: mutacje neutralne i dryf genetyczny.

Teoria neutralistyczna powstała w odpowiedzi na obserwowany wysoki poziom substytucji u kręgowców, innymi słowy – wysoki poziom polimorfizmu molekularnego. Kimura stwierdził, że istniejąca zmienność ma charakter neutralny i stanowi przejściowe stadium ewolucji molekularnej. Wydaje się, że jest to wyjaśnienie adekwatne do rzeczywistości, tym bardziej że – jak wykazały wielokrotne badania – wśród różnych polimorficznych form danego białka nie zaobserwowano różnic w jego funkcjonowaniu. Stanowiłoby to potwierdzenie tezy, że najistotniejszym mechanizmem ewolucji są mutacje neutralne i określający ich los w populacji dryf genetyczny. Wykonano wiele eksperymentów, by stwierdzić, czy liczne polimorficzne allele są selektywnie neutralne⁸⁰. Dotychczas nie otrzymano żadnego dowodu przeciwko teorii neutralistycznej. Ponadto Kimura zaobserwował, że tempo zmian na poziomie molekularnym jest stałe dla danej cząsteczki białka u różnych gatunków, co również potwierdza proponowany przez niego mechanizm ewolucji⁸¹. Niezmiennosc tempa substytucji dla danego białka w długim

⁷⁸ Tamże, s. 146; por. KŁOSKOWSKI 1990, s. 90.

⁷⁹ KŁOSKOWSKI 1990, s. 103.

⁸⁰ Szerzej na ten temat: KIMURA 1983, s. 260-270.

⁸¹ KIMURA, OHTA 1971, s. 467. Istnieją jednak odchylenia od zasady stałości tempa. W związku z tym Kimura i Ohta przyjęli, że część mutacji nie jest ściśle neutralna, ale ma charakter prawie neutralny (mutacje nieznacznie szkodliwe). Szybkość ewolucji molekularnej w przypadku mutacji prawie neutralnych zależy nie tylko od częstości mutowania, ale także od prawdopodobieństwa ich utrwalenia. Odchylenia od stałego tempa ewolucji na poziomie molekularnym Ohta i Kimura przypisują obecności zmian o charakterze wyraźnie przystosowawczym. Ich udział to, według nich, około 10% wszystkich substytucji. Wynikają z tego istotne wnioski: (1) tempo ewolucji molekularnej jest jedynie w przybliżeniu stałe, (2) mutacje przystosowawcze stanowią

okresie czasu jest spowodowana niezmiennością tempa pojawiania się mutacji neutralnych w przeliczeniu na rok w różnych liniach rozwojowych⁸².

Reasumując powiemy, że badania molekularne potwierdzają istnienie mutacji neutralnych i ich ogromną rolę w procesie ewolucji (molekularnej). W konsekwencji znaczenie działania doboru naturalnego w rozumieniu dotychczasowym musi ulec zmianie. [...] Dzięki odkryciu mutacji neutralnych okazało się [...], że działanie doboru naturalnego nie jest uniwersalne⁸³.

Selekcyoniści utrzymują jednak, że wszelkie substytucje, powodujące zmiany ewolucyjne, mają charakter przystosowujący i są utrwalane przez pozytywną selekcję. Twierdzą oni również, że istniejący polimorfizm białkowy nie jest neutralny i istnieje dzięki stabilizującej selekcji.

Niektóre zarzuty wobec teorii Kimury oparte są na nieporozumieniach, że w owej teorii przyjmuje się, iż wszystkie mutacje mają charakter obojętny. W rzeczywistości jedynie pewien ich ułamek stanowią zmiany neutralne, natomiast pozostała część to mutacje szkodliwe, eliminowane z populacji. Wielkość tego ułamka zależy od funkcji pełnionych przez daną cząsteczkę. Im ta funkcja jest ważniejsza i bardziej precyzyjna, tym większą część będą stanowiły mutacje szkodliwe. Badania ujawniły, że przeważająca część ewolucyjnych zmian na poziomie molekularnym stanowią tzw. ciche substytucje (substytucje synonimiczne)⁸⁴. Wyniki te potwierdzają przewidywania teorii neutralistycznej, że o progresywnej ewolucji decydują pojawiające się mutacje neutralne, a nie korzystne. Teorię Kimury potwierdzają również badania dotyczące poziomu zmienności w różnych cząsteczkach i częściach cząsteczek. Stwierdzono (w przypadku człowieka i *Drosophila*), że enzymy multimeryczne wykazują niższy poziom zmienności niż enzymy monomeryczne oraz że białka pełniące ważniejsze funkcje są w mniejszym stopniu zmienne niż te, których funkcje są mniej istotne⁸⁵. Ponadto regiony niekodujące i pseudogeny charakteryzują się znacznie wyższym poziomem zmienności niż regiony kodujące.

stały czynnik ewolucji. Por. KIMURA 1983, s. 310. Hipotezę mutacji prawie neutralnych rozwija T. Ohta. Nie będziemy jej tutaj przedstawiać, gdyż zagadnienie to wykracza poza temat tego artykułu.

⁸² KŁOSKOWSKI 1990, s. 110.

⁸³ Tamże, s. 111.

⁸⁴ KIMURA 1983, s. 308.

⁸⁵ Tamże, s. 319.

Istotną cechą ewolucji molekularnej jest konserwatywna natura substytucji. Substytucje, które w mniejszym stopniu zmieniają dotychczasową strukturę i funkcję cząsteczki zdarzają się częściej niż substytucje wprowadzające znaczne zmiany. Selekcyoniści twierdzą, że mutacje wykazujące mniejsze fenotypowe skutki mają większą szansę bycia korzystnymi i częściej są utrwalane. Jednak, jak twierdzi Kimura, mutacje, których skutki są nieznaczne wykazują niewielkie prawdopodobieństwo selektywnej korzyści i, w związku z tym, utrwalenia w populacji. Taką własność ewolucji molekularnej można w prosty sposób wyjaśnić w ramach teorii neutralistycznej. Przyjmuje się, że prawdopodobieństwo mutacji o charakterze neutralnym jest wyższe, jeśli mutacja ta prowadzi do powstania podobnego aminokwasu lub wręcz synonimicznego⁸⁶.

Kimura podkreśla, że prawidłowości ewolucji molekularnej są wyraźnie różne od analogicznych – dotyczących ewolucji na poziomie fenotypowym. Darwinowska naturalna selekcja oddziałuje na fenotypy, które stanowią końcowy efekt działania genu, podczas gdy przypadkowy dryf istnieje na poziomie molekularnym.

Koncepcja Kimury wskazuje, że syntetyczna teoria ewolucji nie ma charakteru skończonego i zamkniętego. Teoria mutacji neutralnych stanowi pewną alternatywę poznawczą i, jak się wydaje, lepiej wyjaśnia zmiany ewolucyjne. Propozycja neutralistyczna ukazuje ograniczenia działania doboru naturalnego, który w ramach neodarwinizmu ma charakter uniwersalny. Mianowicie niemożliwa jest kontrola selekcyjna mutacji obojętnych. Mutacje takie nie mają więc aktualnego znaczenia przystosowawczego, jednak ich kumulatywne rezultaty określają z pewnością przyszłościowe zmiany ewolucyjne⁸⁷. Koncepcja neutralistyczna wymaga, oczywiście, dalszych dokładnych badań dotyczących znaczenia mutacji obojętnych w procesie ewolucji. Już teraz można jednak powiedzieć, że stanowią one istotny czynnik progresywnej ewolucji.

⁸⁶ KIMURA 1983, s. 312.

⁸⁷ STOLTZFUS 1999, s. 169.

REFERENCJE

- DIETRICH M. R. 1994: *The origins of the neutral theory of molecular evolution*, „Journal of the History of Biology” 27 (1), S. 21-59.
- DYK W. 1998: *Rola praw biologicznych w wyjaśnianiu ewolucyjnym*, Szczecin: Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Szczecińskiego.
- FORD E. B. 1967: *Genetyka ekologiczna*, tł. K. Zaćwilichowska, Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- HALDANE J. B. S. 1957: *The cost of natural selection*, „Journal of Genetics” 55, s. 511-524.
- HERDA J. 2004: *Teoria ewolucji molekularnej w ujęciu Motoo Kimury*, „Zagadnienia Filozoficzne w Nauce” 35, s. 45-65.
- KIMURA M. 1977: *The neutral theory of molecular evolution and polymorphism*, „Scientia” (Milan) 112 (9-12), s. 687-707.
- KIMURA M. 1983: *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, London, UK: Cambridge University Press.
- KIMURA M., OHTA T. 1971: *Protein polymorphism as a phase of molecular evolution*, „Nature” 229 (5285), s. 467-469.
- KING J. L., JUKES T. H. 1969: *Non-Darwinian evolution*, „Science” 164, s. 788-797.
- KLOSKOWSKI K. 1990: *Zagadnienie determinizmu ewolucyjnego. Studium biofilozoficzne*, Gdańsk.
- KLOSKOWSKI K. 1992: *Syntetyczna teoria ewolucji a neutralizm i punktualizm*, „Studia Philosophiae Christianae” 28 (1), s. 31-51.
- KUNICKI-GOLDFINGER W. J. H. 1979: *Hipoteza neutralnych mutacji i ewolucja molekularna*, „Kosmos A” 28 (1), s. 33-48.
- LI W. H. 1996: *Kimura's contributions to molecular evolution*, „Theoretical Population Biology” 49 (2), s. 146-153.
- ŁASTOWSKI K. 1987: *Rozwój teorii ewolucji*, Poznań: Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza.
- MAYR E. 1964: *The evolution of living systems*, „Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America” 51, s. 934-941.
- MAYR E. 1999: *Understanding evolution*, „Trends in Ecology and Evolution” 14 (9), s. 372-373.
- MAYR E. 2004: *80 years of watching the evolutionary scenery*, „Science” 305 (5680), s. 46-47.
- NACHMAN M. W. 1996: *The legacy of Motoo Kimura*, „Bioscience” 46 (3), s. 221-222.
- NEI M. 1995: *Motoo Kimura (1924-1994)*, „Molecular Biology and Evolution” 12 (5), s. 719-722.
- NOWIŃSKI C. 1974: *Pojęcie doboru naturalnego*, [w:] C. NOWIŃSKI (red.), *Ewolucja biologiczna. Szkice teoretyczne i metodologiczne*, Wrocław–Warszawa–Kraków–Gdańsk: Wydawnictwo Polskiej Akademii Nauk, s. 39-124.
- OHTA T. 1974: *Mutational pressure as the main cause of molecular evolution and polymorphism*, „Nature” 252, s. 351-354.
- OHTA T. 1992: *The nearly neutral theory of molecular evolution*, „Annual Review of Ecology and Systematics” 23, s. 263-286.
- SCHAFFNER K. F. 1969: *Chemical systems and chemical evolution: the philosophy of molecular biology*, „American Scientist” 57 (4), s. 410-420.

- STEBBINS L., AYALA F. J. 1985: *The evolution of Darwinism*, „Scientific American” 253 (1), s. 72 -82.
- STOLTZFUS A. 1999: *On the possibility of constructive neutral evolution*, „Journal of Molecular Evolution” 49, s. 169-181.
- SZWEYKOWSKI J. 1987: *Ewolucyjna teoria obojętnych mutacji (neutralistyczna) profesora Motoo Kimury*, „Kosmos A” 36 (3), s. 375-394.
- URBANIEK A. 1973: *Rewolucja naukowa w biologii*, Warszawa: Wiedza Powszechna.

ŹRÓDŁA INTERNETOWE

- SMART L. D.: *Haldane's dilemma*. <http://www.unmaskingevolution.com/15-haldane.htm>
- WILLIAMS F.: http://www.evolutionfairytale.com/articles_debates/haldane_rebuttal.htm
- WILLIAMS R.: *Dilemma Haldane*. <http://www.gate.net/~rwms/haldane1.html>

NEUTRALIST AND SYNTHETIC THEORY OF EVOLUTION

Summary

In the article the author undertakes a scrutiny of two different kinds of explication of evolutionary processes. One of them is explication with the use of natural selection and favorable mutations as the main factors of evolutionary changes. Another attempt at explication of those changes is the one presented by the author of neutralist theory, Motoo Kimura. It accepts accidental genetic drift and accumulation of neutral mutations as the basic mechanisms of evolution. Numerous researchers say that this is non-Darwinian theory of evolution. However, it should be noted that natural selection and the possibility of occurrence of positive mutations are not altogether eliminated from the presented picture of evolution. In the case of changes in environmental conditions the accumulated neutral changes may prove to be adaptive ones and then they will be selected by natural selection. The neutralist theory does not seem to be involved in the difficulties that the synthetic theory of evolution encounters. Such problems are meant here as the costs of the action of the natural selection, the speed of the evolution that seems to be too low for such evolutionary changes that we can see now to occur (assuming given costs of natural selection) and corpuscular polymorphism that occurs rather commonly. Also criticism of neutralist explication is presented as well as a possibility of harmonizing these two kinds of explication.

Translated by Tadeusz Karłowicz

Słowa kluczowe: neutralistyczna teoria, syntetyczna teoria ewolucji, wyjaśnianie, dylemat Haldane'a, mutacje neutralne.

Key words: neutralist theory of evolution, synthetic theory of evolution, explication, Haldane's dilemma, neutral mutations.

Information about Author: JUSTYNA HERDA, M.A. – Chair of Philosophy of Biology, Faculty of Philosophy, The John Paul II Catholic University of Lublin; address for correspondence: Al. Raławickie 14, PL 20-950 Lublin; e-mail: justynaherda@proartdigital.com