

POWSTANIE I EWOLUCJA ŻYCIA

Bernard Korzeniewski

EREM FOSZE, Rzeszów 1996

Wersja uaktualniona – Kraków, 2009

Spis treści

Wstęp	3
Rozdział 1 - Powstanie życia na Ziemi	
Wstęp	5
Czy życie mogło powstać spontanicznie?	6
Abiogenna synteza związków organicznych	7
Powstanie strukturalnego aspektu życia	9
Powstanie genetycznego aspektu życia	12
Początkowe etapy ewolucji życia	18
Rozdział 2 - Mechanizmy ewolucji	
Wstęp	22
Dobór naturalny.....	24
Dobór sztuczny	39
Dobór płciowy	40
Dryf genetyczny	41
Izolacja	43
Prawo Hardy'ego – Weinberga	47
Rozdział 3 - Prawidłowości i drogi przebiegu ewolucji	
Wstęp	50
Powstawanie nowych gatunków	50
Mikroewolucja i makroewolucja	52
Zmiany przystosowawcze oraz „ogólnousprawniające”	55
Ogólne reguły ewolucji	57
Rozdział 4 - Przebieg ewolucji życia na Ziemi	
Najważniejsze etapy ewolucji życia	65
Ewolucja świata roślinnego	71
Ewolucja świata zwierzęcego	74
Rozdział 5 - Powstanie człowieka (antropogeneza)	
Wstęp	83
Biologiczna ewolucja człowieka	83
Psychiczna i kulturowa ewolucja człowieka	92
Rozdział 6 - Dowody na ewolucję	
Wstęp	94
Dowód z logiki	95
Dowody z hodowli	96
Dowody z paleontologii	96
Dowody z morfologii i anatomii	99
Dowody z embriologii	103
Dowody z biochemii	104
Dowody z biogeografii	106
Dowody z taksonomii	107
Zakończenie	109

Wstęp

Teoria ewolucji biologicznej jest jedną z najważniejszych, najpiękniejszych i najbardziej płodnych intelektualnie współczesnych teorii naukowych. Można by ją postawić obok teorii względności Einsteina i mechaniki kwantowej (oraz, wynikającej z nich, koncepcji powstania i ewolucji Wszechświata). Teoria ewolucji tłumaczy, skąd wzięła się cała spotykana obecnie różnorodność świata żywego, a także jak powstaliśmy my sami. Jest ona ponadto osią scalającą ogół dostępnej obecnie wiedzy biologicznej w jeden spójny system, bez której to osi biologia stanowiłaby zespół ogromnej ilości niepowiązanych pomiędzy sobą i niemożliwych do wyjaśnienia faktów.

Życie zaczęło się na planecie Ziemia prawie 4 miliardy lat temu i w ciągu tego, niewyobrażalnie długiego czasu wydało nieprzeliczone bogactwo form: drobnoustrojów, roślin oraz zwierząt, różniących się pomiędzy sobą tak dalece, jak bakteria, dąb i nietoperz. Okazało się jednak, że u podstaw całej tej różnorodności leży zaskakujące podobieństwo podstawowych mechanizmów odpowiedzialnych za powielanie i odczytywanie informacji genetycznej, dowodzące zasadniczej jedności świata żywego. Co więcej, wszystkie obecnie żyjące organizmy powstały na drodze ewolucji z jednej formy (przypominającej prymitywną komórkę), będącej naszym wspólnym przodkiem. Najbardziej jednak szokuje fakt, że za wytworzenie całego tego bogactwa i zróżnicowania odpowiedzialnych jest jedynie kilka elementarnych mechanizmów, z doborem naturalnym na czele. Teoria ewolucji (ewolucjonizm) próbuje odpowiedzieć na pytanie, w jaki sposób daleko posunięta złożoność mogła się wyłonić spontanicznie ze skrajnej prostoty oraz stara się odtworzyć historię przebiegu tego procesu.

Należy pamiętać, że ewolucja to nie tylko przełomowe zdarzenia w rodzaju powstania organizmów wielokomórkowych z jednokomórkowych albo płazów z ryb. To przede wszystkim niewielkie zmiany rozmaitych cech, takich jak rozmiary ciała, proporcje różnych jego części, ubarwienie itp.. Co istotniejsze, wielkie zdarzenia ewolucyjne, łącznie z powstaniem człowieka, były w większości wynikiem sumowania się takich drobnych, często niedostrzegalnych zmian. Jeżeli obserwowalibyśmy siewkę dębu co minutę, nie zauważylibyśmy praktycznie żadnego wzrostu, czy rozwoju siewki, a jednak po upływie kilkuset lat wyrośnie z niej ogromne drzewo. Czas ludzkiego życia, czy nawet okres istnienia naszej cywilizacji, to ledwie minuta w porównaniu z geologiczną skalą czasu, w której zachodzi ewolucja.

Niniejsza książka, poruszająca podstawowe zagadnienia ewolucjonizmu, prezentuje zarys obecnej wiedzy na następujące tematy:

- przebieg procesu powstania i ewolucji życia na Ziemi, w tym powstanie człowieka;
- mechanizmy leżące u podłoża tego procesu oraz prawa nim rządzące;
- niektóre z niezliczonej ilości dowodów potwierdzających fakt zachodzenia ewolucji biologicznej;
- znaczenie teorii ewolucji dla wyjaśnienia faktów biologicznych oraz ich połączenia w jedną spójną całość.

W niniejszej książce nacisk został położony przede wszystkim nie na ilość informacji, lecz na przedstawienie jej jako zrozumiałej całości, a przed pytaniem „Co?” dano pierwszeństwo pytaniu „W jaki sposób?”. Jak to się stało, że organizmy żywe, łącznie z człowiekiem, wykazują tak wysoki stopień złożoności, że potrafią realizować tak skomplikowany, a zarazem celowy zespół funkcji, skoro nie zostały w żaden sposób z góry „zaplanowane”? Czy samorzutne powstanie życia z martwej materii było w ogóle możliwe? Co właściwie różni zasadniczy schemat budowy rośliny i zwierzęcia? Czy osławiony dobór naturalny, zaproponowany przez Darwina, stanowi rzeczywiście „czarną magię”, czy też jest czymś urzekającym w swej prostocie? Czy człowiek musiał powstać w procesie ewolucji, czy

też jego pojawienie się było skrajnie nieprawdopodobne? Czy pewne organelle komórkowe, wchodzące w skład ludzkiego ciała, żyły kiedyś własnym życiem? Dlaczego nietoperze nie mają dodatkowej pary kończyn, tak żeby oprócz latania mogły sprawnie chodzić? Starając się odpowiedzieć na wszystkie powyższe pytania, a także wiele innych, chciałem, tak aby nie ucierpiało na tym rzeczowość wykładu, dać wyraz swojej prywatnej fascynacji zjawiskiem ewolucji biologicznej. Mam nadzieję, iż pomogło to przedstawić zespół suchych faktów w sposób możliwie zrozumiały i uporządkowany. Chciałbym wierzyć, że niniejsza pozycja mogłaby być interesująca dla tych wszystkich, którzy, mimo iż nie są związani z biologią ze względu na uprawianą profesję, pragnęliby dowiedzieć się czegoś więcej, kierowani zwykłą ciekawością, o otaczającym nas świecie.

Powstanie życia na Ziemi

1.1 Wstęp

Rozmaitość form życia istniejących obecnie (a także w minionych epokach geologicznych) na kuli ziemskiej jest ogromna. Wszystkie te formy powstały w procesie ewolucji biologicznej z form prostszych. Cofając się w czasie dojdziemy w końcu do momentu, kiedy pierwsze z nich wyłoniły się w jakiś sposób z materii nieożywionej. Aby prześledzić proces powstawania życia, trzeba jednak wcześniej określić, na czym polega samo życie oraz czym układy biologiczne różnią się od układów fizycznych i chemicznych.

Organizmy żywe na Ziemi wykazują wiele charakterystycznych dla nich cech:

- Zbudowane są z pewnych rodzajów związków organicznych, takich jak białka, kwasy nukleinowe, cukry, lipidy itp.
- Posiadają określoną, hierarchiczną - to znaczy składającą się z wielu poziomów - strukturę. Możemy tu wyróżnić poziom makrocząsteczek organicznych (np. białek, kwasów nukleinowych), poziom kompleksów makrocząsteczek (rybosomy, chromosomy), poziom organelli komórkowych (np. jądro, mitochondria, chloroplasty), poziom komórkowy, tkanek, narządów, w końcu - poziom całych organizmów.
- Przejawiają specyficzne dla nich funkcje, również zorganizowane w sposób hierarchiczny, a więc realizowane na różnych poziomach (np. biochemicznym, fizjologicznym itp.).
- Wykazują przemianę materii i energii, czyli metabolizm.
- Charakteryzują się zdolnością do wzrostu i ruchu, przy czym ten ostatni może oznaczać przemieszczenie się całego organizmu lub też ruch jego poszczególnych części w stosunku do siebie (np. ruchy cytoplazmy w komórce).
- Organizmy żywe rozmnażają się, czyli produkują organizmy do siebie podobne. Jest to ściśle związane z dziedziczeniem informacji genetycznej, w której zapisana jest struktura organizmu.
- Przejawiają zdolność do ewolucji, czyli stopniowej przemiany jednych form w inne.

Życie na Ziemi posiada wiele atrybutów i zachodzi wobec tego pytanie, które z nich są najistotniejsze dla wyjaśnienia istoty życia. Dobrze wiadomo, że rozmaite związki organiczne mogą powstawać poza organizmami żywymi, nie są one zatem bezwzględnie związane z układami biologicznymi. Z drugiej strony, nie ma żadnych powodów aby życie na innych planetach nie mogło być zbudowane z nieco odmiennych związków chemicznych. Zatem to nie budulec stanowi o istocie życia. Pewną strukturę posiadają nie tylko organizmy żywe, ale także twory nieożywione, takie jak kryształy czy prądy konwekcyjne, lub też planety, gwiazdy i galaktyki. Trudno również znaleźć jakąś zasadniczą różnicę pomiędzy funkcjonowaniem organizmów żywych i procesami zachodzącymi w przyrodzie nieożywionej: i jedne i drugie na poziomie molekularnym rządzone są takimi samymi prawami fizycznymi i chemicznymi. Podobnie, przemiana materii i energii zachodzi w wielu układach fizykochemicznych. To samo dotyczy ruchu (ruch planet, wzrost kryształów). Oczywiście wszystkie te cechy i procesy są u współczesnych organizmów o wiele bardziej skomplikowane, niż w materii nieożywionej, ale niekoniecznie musiały być takie u pierwotnych pra-organizmów. Wymienione właściwości nie mogą zatem stanowić o specyfice organizmów żywych.

Życie wykazuje dwie cechy, które wydają się być całkowicie nieobecne w układach fizycznych i chemicznych. Są to: rozmnażanie się, rozumiane jako przekazywanie swojej tożsamości (swoich cech) osobnikom potomnym lub dziedziczenie przez potomstwo

informacji o strukturze organizmu rodzicielskiego oraz zdolność do ewolucji. Możemy więc przyjąć, że przejście od materii nieożywionej do układów żywych dokonało się w momencie, kiedy pra-organizmy nabrały powyższych właściwości. Ponieważ zarówno rozmnażanie się i dziedziczenie, jak też zdolność do ewolucji są ściśle związane z posiadaniem informacji genetycznej, pojawienie się życia polegało przede wszystkim na pojawieniu się jego aspektu genetycznego. Trudno też wyobrazić sobie żywego osobnika nie będącego tworem strukturalnie wyodrębnionym, odgraniczonym od swego środowiska, charakteryzującym się określoną budową. Pierwsze organizmy musiały więc posiadać jakiś prymitywny aspekt strukturalny. Wyjaśnienie mechanizmów powstawania obu tych aspektów jest do pewnego stopnia równoważne z pokazaniem, jak życie wyłaniało się z materii nieożywionej.

Ogromna większość naukowców akceptuje obecnie pogląd, że życie na Ziemi powstało samoistnie około 3.8 miliarda lat temu. Konkurencyjna teoria panspermii, sformułowana po raz pierwszy przez Arrheniusa, a potem lansowana przez Crick'a i Hoyle'a proponuje, że prymitywne formy życia (np. zarodniki bakterii) przywędrowały na naszą planetę z Kosmosu. Teorii tej nie da się oczywiście definitywnie wykluczyć, ale w świetle obecnej wiedzy wydaje się ona zupełnie niepotrzebna do wytłumaczenia przyczyn pojawienia się ziemskiego życia. Istnieją po temu dwie zasadnicze przyczyny:

- proces powstawania życia da się dobrze wytłumaczyć w oparciu o znane procesy fizykochemiczne i warunki, jakie w przeszłości istniały na kuli ziemskiej;
- przybycie życia z Kosmosu przesuwa tylko problem jego powstania na inną planetę, gdzie nie różni się on niczym zasadniczym od problemu powstania życia na Ziemi; życie nie mogło istnieć wiecznie, ponieważ wiek Wszechświata jest skończony i wynosi, wedle ostatnich oszacowań, około 13 miliardów lat.

Teoria panspermii niczego zatem nie wyjaśnia, stwarzając przy tym dodatkowe, trudne do rozstrzygnięcia problemy. Dlatego prościej jest założyć spontaniczne powstanie życia na naszej planecie i skupić się na pierwszym z powyższych punktów, czyli zbadaniu jakie zjawiska fizyczne i chemiczne zachodzące w materii nieożywionej mogły doprowadzić do pojawienia się życia. Zacząć należy od pytania, czy w ogóle możliwe jest do pomyślenia powstanie życia w sposób spontaniczny.

1.2 Czy życie mogło powstać spontanicznie?

Nawet najprostsze żyjące obecnie komórki prokariotyczne to twory ogromnie skomplikowane, składające się z tysięcy białek i innych związków, posiadające informację genetyczną w postaci podwójnej nici DNA zawierającej miliony par nukleotydów, „wyposażone” w złożony i odpowiednio zorganizowany metabolizm, zapewniający przemianę materii i energii a także kopiowanie i odczyt informacji genetycznej, wreszcie - posiadające określoną strukturę przestrzenną. Powstanie tak wysoko uorganizowanego układu spontanicznie z materii nieożywionej wydaje się całkowicie nieprawdopodobne, mniej więcej tak, jak napisanie **Hamleta** Szekspira przez szympansa stukającego na chybił trafił w klawiaturę komputera. Hoyle porównywał to do samorzutnego złożenia się samolotu Boeing na wskutek wiatru wiejącego przez złomowisko. Argumenty tego rodzaju są jeszcze ciągle dość często stosowane przeciwko możliwości spontanicznego powstania życia.

Powyższy argument należy jednak uznać za całkowicie chybiony. Aby to wyjaśnić, posłużę się przykładem powszechnie znanej gry loteryjnej, a mianowicie Toto-Lotkiem. Zdobyć głównej wygranej polega tam na trafieniu sześciu wylosowanych liczb z możliwych czterdziestu dziewięciu. Prawdopodobieństwo trafienia sześciu przypadkowych liczb z czterdziestu dziewięciu w jednym strzale wynosi około 1 : 14000000 (jeden do czternastu milionów). Trzeba bowiem naraz trafić dowolną liczbę z „wygrywających” sześciu na 49,

jednocześnie jedną z pozostałych pięciu na 48, jedną z pozostałych czterech na 47 itd., tak że wszystkie sześć liczb zostaje trafionych w jednym strzale. Prawdopodobieństwo takiego zdarzenia wynosi $6/49 \times 5/48 \times 4/47 \times 3/46 \times 2/45 \times 1/44$, co daje w przybliżeniu właśnie wspomniane wyżej jeden do czternastu milionów. Aby więc mieć 50% szans na główną wygraną, musielibyśmy „strzelać” około siedmiu milionów razy. Tak znikoma szansa powstrzymuje wielu ludzi od gry w Toto-Lotka. Należy przy tym dodać, że prawdopodobieństwo „szczęśliwego trafienia” w „loterii życia”, czyli np. spontanicznego powstania w jednej chwili komórki bakteryjnej z materii nieożywionej (mieszaniny związków organicznych) jest jeszcze daleko mniejsze, w istocie tak astronomicznie małe, że w ogóle nie oplaca się go brać pod uwagę. Czy więc życie rzeczywiście nie mogło powstać samoistnie?

Błąd w powyższym rozumowaniu polega na założeniu, że proces powstawania życia przypominał strategię gry w Toto-Lotka. Tak jednak nie było. Rozważmy inną strategię tej gry. Przyjmijmy, że jeżeli w danym „strzale” trafimy chociaż jedną liczbę z sześciu, to jesteśmy o tym informowani i w następnych strzałach zostawiamy ją, wiedząc, że jest „dobra”, i próbujemy trafić pozostałe. Po jakimś czasie mamy już trafione dwie, trzy lub cztery liczby, aż w końcu dochodzimy do wszystkich sześciu. Ilu strzałów przeciętnie potrzebowalibyśmy przy tym sposobie gry? Szansa trafienia jednej z sześciu liczb na czterdzieści dziewięć wynosi ok. 1 : 8, a więc mamy szansę 50 % na trafienie pierwszej liczby w ok. 4 strzałach. Pozostaje nam pięć liczb na czterdzieści osiem (teraz w każdym strzale podajemy już tylko pięć przypadkowych liczb). Prawdopodobieństwo trafienia drugiej liczby wynosi więc w przybliżeniu 1 : 10, na co potrzeba nam przeciętnie (z prawdopodobieństwem 50%) około 5 strzałów. Analogicznie, trafienie kolejnych liczb wymaga odpowiednio około 6, 8, 11 i 22 strzałów (można to łatwo sprawdzić). Z prawdopodobieństwem 50% uda nam się trafić wszystkie sześć liczb po mniej więcej 56 strzałach (4 + 5 + 6 + 8 + 11 + 22). Jest to liczba znikomo mała w porównaniu z siedmioma milionami (7 000 000) strzałów potrzebnych dla trafienia wszystkich liczb „od razu” w poprzedniej strategii. Z dwu opisanych strategii druga jest zatem o wiele bardziej efektywna. Tą też metodą powstawało i ewoluowało życie.

Inaczej mówiąc, życie mogło powstać dlatego, ponieważ powstawało etapami. Na każdym etapie podlegało ono rozmaitym przypadkowym zmianom - „strzałom” - a warunki zewnętrzne (środowisko) decydowały o tym, które z tych „strzałów” zostały trafione, czyli które przypadkowe zmiany okazały się korzystne dla danego pra-organizmu, zapewniając mu przetrwanie i ewentualnie wytworzenie podobnych do siebie układów potomnych. Następowala kumulacja korzystnych zmian krok po kroku, czyli „pamiętanie” liczb wcześniej już właściwie trafionych. Struktura i funkcja najprostszej nawet komórki nie musiała powstać od razu. Przeciwnie - ukształtowała się ona w przeciągu milionów lat ewolucji poprzez nagromadzenie wielu korzystnych zmian, z których każda tę prakomórkę „ulepszała”, a nierzadko zwiększała także stopień jej skomplikowania. Wynika z tego, że życie po prostu nie gra w Toto-Lotka. W następnych podrozdziałach zobaczymy, jak mogły wyglądać niektóre z etapów prowadzące do powstania najprostszych organizmów żywych.

1.3 Abiogenna synteza związków organicznych

Życie pojawiło się na naszej planecie około 3,8 miliarda lat temu, czyli niecały 1 miliard lat po jej powstaniu. Ziemia uformowała się około 4,6 miliarda lat temu z pyłu i gazu wyrzuconego w przestrzeń kosmiczną podczas wybuchu gwiazdy Supernowej (temu zawdzięcza nasza planeta swój skład – wszystkie pierwiastki we Wszechświecie oprócz wodoru i helu powstają we wnętrzach gwiazd). Siła grawitacyjna powodowała skupianie się drobin pyłu i większych odłamków skalnych wokół wspólnego środka ciężkości. W miarę kurczenia się i zagęszczania masy pyłu wzrastało panujące w niej ciśnienie oraz temperatura,

co doprowadziło do stopienia się budującego ją materiału. Na tym etapie Ziemia przypominała kulę roztopionej magmy. Cięższe pierwiastki, takie jak żelazo, miały tendencję do gromadzenia się w jej środku, co doprowadziło do powstania metalicznego jądra, natomiast pierwiastki lżejsze, np. krzem, tworzyły zewnętrzne warstwy naszej planety. Jej przyciąganie grawitacyjne ściągało z okolicznej przestrzeni pomniejszych okruchy skalne, co powodowało zarówno przyrost masy Ziemi, jak i dalsze podniesienie temperatury jej powierzchni na skutek nieustannych kolizji z tymi okruchami. W końcu jednak kula ziemską zaczęła stygnąć, wypromieniowując w Kosmos energię ciepłą. Jej powierzchnia zmieniła stan skupienia z ciekłego na stały, co było równoważne z uformowaniem się skorupy ziemskiej. Przez cały czas roztopiona powierzchnia naszej planety, a po powstaniu skorupy ziemskiej liczne wulkany, uwalniały rozmaite gazy, które tworzyły pierwotną atmosferę. Jeden ze składników tej atmosfery, para wodna, po dalszym ochłodzeniu powierzchni Ziemi zaczął ulegać skraplaniu (kondensacji), w wyniku czego powstały oceany. W tym momencie został już przygotowany odpowiedni grunt dla rodzenia się życia.

W momencie powstawania życia warunki na kuli ziemskiej były odmienne, niż te panujące obecnie. Oceany wykazywały niższy poziom zasolenia. W skład atmosfery, która posiadała umiarkowanie redukujący charakter, wchodził dwutlenek węgla, azot, para wodna, wodór, amoniak i metan. Brakowało natomiast tlenu, a co za tym idzie, także warstwy ozonowej. Zabójcze dla życia promieniowanie ultrafioletowe, dzisiaj zatrzymywane przez tę warstwę, mogło wtedy docierać bez przeszkód do powierzchni naszej planety. Aktywność wulkaniczna i tektoniczna (np. trzęsienia ziemi) miała znacznie większe nasilenie, częste też były prawdopodobnie wyładowania atmosferyczne. No i oczywiście nie istniała jeszcze ziemska biosfera.

Wydaje się paradoksalne, że warunki te, zdecydowanie nieprzyjazne dla obecnego życia, wtedy właśnie umożliwiły tego życia powstanie. Przede wszystkim, gazy wchodzące w skład atmosfery stanowiły substrat dla abiogennej (nie spowodowanej przez organizmy żywe) syntezy prostych związków organicznych. Mówiąc ogólnie, związki organiczne można określić jako w dużym stopniu zredukowane (zawierające wodór) związki węgla, w których skład może także wchodzić tlen, azot oraz, w mniejszych ilościach, inne pierwiastki. W obecnej atmosferze związki organiczne nie mogłyby powstać, jako że posiada ona silnie utleniający charakter (dużo tlenu, przy praktycznym braku wodoru i jego związków, jeżeli pominiemy pewne ilości pary wodnej). Natomiast pierwotna atmosfera w początkowym okresie istnienia Ziemi zawierała węgiel i azot w formie zredukowanej (jako metan i amoniak), natomiast tlen związany był z węglem w dwutlenek węgla. Dysponowała więc wszystkimi pierwiastkami niezbędnymi dla powstania związków organicznych, na których oparte jest życie, a także odpowiednimi, umiarkowanie redukującymi właściwościami.

Aby wejść ze sobą w reakcje chemiczne prowadzące do powstawania prostych związków organicznych, gazy składające się na ówczesną atmosferę potrzebowały źródła jakiejś energii, która mogłaby zostać przekształcona w energię odpowiednich wiązań chemicznych. Najprawdopodobniej energii tej dostarczyło promieniowanie ultrafioletowe oraz wyładowania atmosferyczne, a być może także inne źródła, na przykład wybuchy wulkanów lub rozpad izotopów radioaktywnych. Powstałe na skutek tych czynników związki organiczne opadały do oceanów i ulegały rozpuszczeniu w wodzie, tworząc tak zwany „bulion pierwotny” lub „zupę Urey'a”. Ich stężenie było raczej niewielkie. Przypuszczalnie jednak, mogły one często ulegać nawet znacznemu zagęszczeniu, na przykład poprzez okresowe odparowywanie małych zbiorników wodnych lub adsorbację na różnych minerałach. Takie związki organiczne były względnie trwałe, brakowało bowiem wówczas dwóch głównych czynników prowadzących dzisiaj do ich szybkiego rozkładu, a mianowicie tlenu i organizmów żywych.

Podsumowując, to co dzisiaj jest dla życia zabójcze, u zarania historii naszej planety umożliwiło tego życia powstanie. Chodzi tu przede wszystkim o atmosferę zawierającą metan i amoniak, brak tlenu i warstwy ozonowej chroniącej przed promieniowaniem UV, dużą aktywność wulkaniczną, a w końcu także brak samego życia. Tłumaczy to, dlaczego życie nie powstaje spontanicznie obecnie - z tych samych mianowicie powodów (brak odpowiednich warunków), dla których my nie moglibyśmy żyć na Ziemi ponad trzy miliardy lat temu.

O możliwości samoistnego powstawania związków organicznych w pierwotnej atmosferze świadczą doświadczenia nad ich syntezą w laboratoriach. Kiedy mieszaninę gazów o składzie mniej lub bardziej przypominającym skład tej atmosfery poddano działaniu promieni ultrafioletowych lub wyładowań elektrycznych (pierwsze doświadczenie tego rodzaju przeprowadził Miller), to w wyniku otrzymano wiele prostych związków organicznych, w tym liczne wchodzące w skład żywych organizmów, mianowicie:

- aminokwasy (alanina, glicyna, kwas asparaginowy i inne),
- nukleotydy (ATP, ADP),
- zasady azotowe (adenina, uracyl, guanina),
- cukry proste (w tym glukoza, ryboza i dezoksyryboza),
- kwasy tłuszczowe,
- kwas bursztynowy i wiele innych.

Są wśród nich monomery wszystkich najważniejszych grup złożonych związków organicznych występujących w organizmach żywych: białek, kwasów nukleinowych, lipidów oraz cukrów złożonych, jest także „uniwersalny nośnik energii” - ATP. Proste związki organiczne znajdowano nawet w meteorytach (szczególnie w tzw. chondrytach węglistych), co świadczy o dosyć powszechnej obecności tych związków we Wszechświecie. Możliwość samoistnego (abiogennego) powstawania monomerów organicznych wydaje się nie budzić wątpliwości.

Spontaniczne łączenie się monomerów w polimery, o ile zajdą odpowiednie po temu warunki, także zostało stwierdzone eksperymentalnie - jako przykład mogą służyć omawiane poniżej protenoidy. Poziom zarówno prostych, jak i bardziej złożonych związków organicznych wydaje się być stosunkowo łatwy do osiągnięcia na drodze spontanicznej syntezy.

Te pierwsze etapy prowadzące do powstawania życia (synteza monomerów organicznych i ich polimeryzacja) stanowią pochodną prostych zjawisk fizykochemicznych, które zachodziły w warunkach panujących na Ziemi prawie cztery miliardy lat temu i które nie wyróżniały się niczym szczególnym spośród innych tego typu zjawisk. Niemniej jednak, stanowiło to istotny krok wiodący od materii nieorganicznej do fenomenu życia.

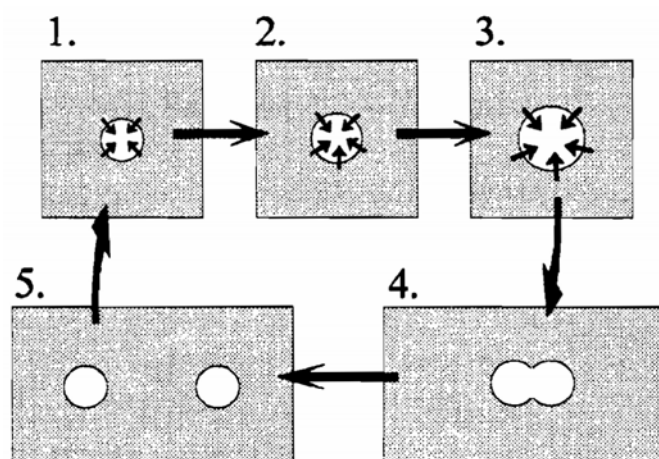
1.4 Powstanie strukturalnego aspektu życia

Znamienną cechą życia stanowi fakt, iż nie tworzy ono jakiejś ciągłej masy, pokrywającej powierzchnię Ziemi (jak np. olbrzymi myślący ocean w powieści Stanisława Lema *Solaris*), lecz jest podzielone na odrębne jednostki, osobniki. To właśnie osobniki rozmnażają się i przekazują swoje cechy potomstwu, w nich zachodzi metabolizm, czyli przemiana materii i energii, one wreszcie (ściślej mówiąc: ich cechy) - ewoluują. Osobnikiem jest zarówno bakteria, jak i każdy z nas. Podstawową cechą wyróżniającą osobnika stanowi jego wyodrębnienie ze środowiska, odgraniczenie od otoczenia jakąś barierą. Bariere tę stanowi w przypadku organizmów jednokomórkowych błona komórkowa, w przypadku zaś zwierząt wyższych wraz z człowiekiem - skóra i błony śluzowe. Przypuszczalnie życie od samego początku istniało w postaci odrębnych osobników, indywiduów. Powstanie takich indywiduów można utożsamić z wyłanianiem się **strukturalnego** aspektu życia.

Istnienie bariery odgradzającej organizm od środowiska jest istotne z wielu powodów. Skład chemiczny istot żywych różni się oczywiście zasadniczo od składu chemicznego ich otoczenia. Na przykład, żyjąca w wodzie bakteria zawiera białka, kwasy nukleinowe, tłuszcze, cukry oraz wiele innych związków, których brak w otaczającej ją wodzie, lub które występują tam w znacznie mniejszym stężeniu. Konieczne jest zatem coś, co zapobiegałoby ucieczce tych wszystkich związków organicznych z komórki bakteryjnej lub po prostu „rozmyciu się” bakterii w wodzie. Każdy ustrój żywy wymaga także pewnej ochrony przed oddziaływaniem różnych szkodliwych czynników środowiskowych, przed zakłóceniami swego metabolizmu przez wpływy z otoczenia. Bariera, otoczka odgradzająca osobnika od otoczenia powinna być także zdolna do selektywnego transportu do wnętrza organizmu rozmaitych substancji służących mu już to jako budulec, już to jako źródło energii, oraz do usuwania zbędnych produktów przemiany materii. Taka otoczka może pełnić także dodatkowe, wtórne funkcje, na przykład uczestniczyć w produkcji energii u *Prokaryota* - bakterii i sinic.

U najprostszych żyjących organizmów, właśnie bakterii i sinic (wirusów i wiroidów nie możemy uważać za „pełnoprawne” organizmy, ponieważ jako pasożyty nie mogą one żyć samodzielnie, a więc są uzależnione od istnienia innych organizmów) barierę odgradzającą je od środowiska stanowi wspomniana już podwójna białkowo-lipidowa błona komórkowa (często jeszcze dodatkowo ściana komórkowa). Jednakże, obecnie jest to twór wysoce skomplikowany i wyspecjalizowany, składający się z rozmaitych lipidów występujących w odpowiednich proporcjach oraz wielkiej ilości białek pełniących funkcję nośników, enzymów itp. Błona komórkowa obecnych organizmów stanowi wytwór długotrwałej ewolucji i z pewnością nie mogła powstać od razu spontanicznie z materii nieożywionej. Problem powstania strukturalnego aspektu życia sprowadza się zatem do pytania, jak z wytworzeniem prymitywnej bariery oddzielającej od środowiska „radziły sobie” pierwsze pra-organizmy.

Pewne światło na to zagadnienie rzucają wytwarzane obecnie w warunkach laboratoryjnych twory modelowe, takie jak koacerwaty Oparina lub mikrosfery Foxa (podobnie jak doświadczenia Millera i jego następców ułatwiły nam zrozumienie spontanicznego powstawania związków organicznych na powierzchni Ziemi). Jeśli utworzymy zawiesinę w wodzie pewnych substancji organicznych (np. gumy arabskiej i żelatyny), to cząsteczki zawiesiny będą wykazywały tendencję do łączenia się w kropelki. Oparin nazwał je koacerwatami. Kropelki będą stopniowo wchłaniać pozostające jeszcze w roztworze cząsteczki zawiesiny, co doprowadzi do zwiększenia się ich objętości. Po przekroczeniu pewnej wielkości, określonej wypadkową praw fizycznych, kropelki ulegną podziałowi. Powstałe w ten sposób kropelki „potomne” mogą dalej rosnąć i ulegać kolejnym podziałom. Ów cykl następujących po sobie wzrostów i podziałów koacerwatów przedstawia rycina 1.1.



RYCINA 1.1. „Cykl życiowy” koacerwatów. Kropelka koacerwatu, wchłaniając pozostające w zawieszynie cząsteczki substancji organicznej, stopniowo zwiększa swe rozmiary (1-3). Po przekroczeniu pewnej granicznej wielkości ulega ona przewężeniu (4), aż w końcu dzieli się na dwie kropelki potomne (5). Te zdolne są do dalszego wzrostu (1 ...) i cykl się zamyka.

Zauważmy, że na pierwszy rzut oka do złudzenia przypomina on cykl podziałowy żywych komórek. Mamy tu więc „odżywianie się” (pobieranie cząsteczek z zawiesziny), spowodowany nim wzrost kropelki oraz podział na dwie kropelki potomne. Koacerwaty są też, tak jak komórki, wyraźnie wyodrębnione ze swego otoczenia. W tym wypadku oddzielającą je prymitywną „barierę” stanowi po prostu granica faz pomiędzy wodą i wnętrzem kropelki. Podobieństwa koacerwatów do żywych organizmów nie należy jednak przeceniać - stanowią one wszak pochodną kilku prostych procesów fizycznych.

Z drugiej strony, jeżeli do zawiesziny koacerwatów dodać np. enzym przekształcający glukozę, a ściślej mówiąc jej „wysokoenergetyczną” formę – fosforan glukozy, w skrobię, to enzym ten będzie gromadził się wewnątrz koacerwatów, ze względu na jego lepszą „rozpuszczalność” w substancjach budujących koacerwat niż w wodzie. Jeżeli z kolei doda się do zawiesziny fosforan glukozy, związek ten będzie przenikał do wnętrza kropelek i ulegał przekształceniu w skrobię, odkładaną w koacerwatach, podczas gdy odłączony od glukozy fosforan zostanie uwolniony na zewnątrz. Tak zmodyfikowane koacerwaty wykazują więc coś, co wydaje się już być pierwocinami metabolizmu. Twory podobne koacerwatom mogły zatem w przeszłości być „gospodarzami” pierwszych procesów metabolicznych, takich jak omawiane w następnym podrozdziale hipercykle białek i kwasów nukleinowych. Koacerwaty nie tylko bowiem izolują do pewnego stopnia swoją zawartość od środowiska zewnętrznego i selektywnie wychwytyują niektóre substancje z otoczenia, wydzielając inne na zewnątrz, ale wykazują też zdolność do wzrostu i podziału. Pod wieloma względami wydają się więc być idealnymi „nośnikami” dla rodzącego się życia.

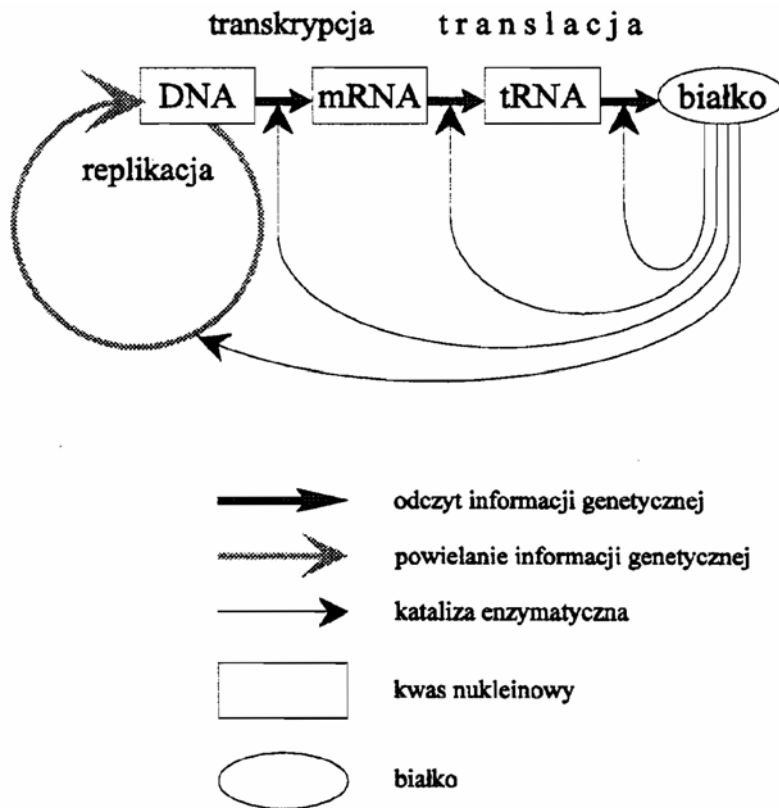
Nieco podobne twory do koacerwatów Oparina otrzymał Fox poprzez podgrzewanie i suszenie mieszaniny aminokwasów. Otrzymane w wyniku tego procesu podobne do białek polimery, **protenoidy**, po zawieszeniu w wodzie tworzyły pęcherzyki, nazwane przez Foxa **mikrosferami**. Mikrosfery, podobnie jak koacerwaty, zdolne były do produkcji mikrosfer „potomnych”. W przeciwieństwie do koacerwatów jednak, zawierających białka wyprodukowane przez żywe organizmy, mikrosfery zbudowane były z łańcuchów peptydowych zsyntetyzowanych wyłącznie przy udziale prostych procesów fizykochemicznych. Co ważniejsze, te łańcuchy o przypadkowej sekwencji aminokwasów (protenoidy) wykazywały zdolność do niespecyficznej aktywności enzymatycznej, katalizując wiele rozmaitych reakcji chemicznych. Sugeruje to, że pierwotne łańcuchy białkowe powstałe w praocenie mogły katalizować np. produkcję innych tego typu łańcuchów oraz powielanie

nici kwasów nukleinowych. Miałyby to zasadnicze znaczenie dla powstania omawianych poniżej hipercykli białek i kwasów nukleinowych. Takie białka o przypadkowej sekwencji aminokwasów mogły też później, kiedy były już kodowane za pomocą kwasu nukleinowego, stanowić punkt wyjścia dla ewolucji wszystkich znanych nam obecnie enzymów.

1.5 Powstanie genetycznego aspektu życia

Jak wiemy, u wszystkich organizmów żywych opis ich struktury i funkcji (a ściślej: przepis, zestaw instrukcji prowadzący do wytworzenia tej struktury i funkcji) zawarty jest w zapisie genetycznym, który ma postać sekwencji nukleotydów w kwasie nukleinowym (DNA lub, u niektórych wirusów, RNA). Informacja genetyczna może być powielana poprzez rozdzielanie dwóch nici DNA wchodzących w skład podwójnej helisy DNA i dobudowanie do nich nici komplementarnych (zjawisko replikacji). Informacja ta może też zostać przepisana na nić mRNA (transkrypcja), by potem służyć za matrycę dla syntezy białek na rybosomach (translacja). Jak pamiętamy, kolejność aminokwasów w łańcuchu białkowym jest określona przez kolejność trójek nukleotydowych (kodonów) na nici mRNA. Sposób przyporządkowania różnych trójek poszczególnym aminokwasom (to znaczy fakt, które kodony odpowiadają którym aminokwasom) nosi nazwę kodu genetycznego. Rolę pośrednika grającego kluczową rolę w tym przyporządkowaniu pełni tRNA. Jeden z jego końców rozpoznaje odpowiedni aminokwas (za pośrednictwem enzymu syntetazy aminoacylo-tRNA, katalizującego powstawanie kompleksu tRNA - aminokwas), drugi zaś, zawierający antykodon, rozpoznaje komplementarny kodon na nici mRNA. Na rybosomach aminokwasy łączone są w łańcuch białkowy w sekwencji odpowiadającej kolejności kodonów na mRNA. Wytworzone w procesie translacji białka, w ich liczbie białka enzymatyczne, strukturalne oraz wiele innych, grają zasadniczą rolę w tworzeniu struktury i funkcji organizmu żywego.

Białka nie są jednak tylko produktem opisanego wyżej bardzo skrótowo procesu odczytu informacji genetycznej. Pełnią one, jako enzymy, bardzo istotną funkcję w katalizie poszczególnych etapów tego procesu. Na przykład, polimeraza DNA odpowiada za replikację, polimeraza RNA za transkrypcję, natomiast syntetaza aminoacylo-tRNA i białka wchodzące w skład rybosomów - za translację. W zapisie, powielaniu i odczytywaniu informacji genetycznej biorą więc udział zarówno białka, jak i kwasy nukleinowe. Cały proces kopiowania i odczytu informacji genetycznej przedstawia schematycznie rycina 1.2.



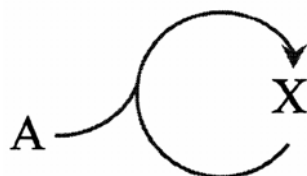
RYCINA 1.2. Ogólny schemat funkcjonowania aparatu genetycznego u obecnych organizmów żywych. Informacja genetyczna ulega zarówno powielaniu (proces replikacji), jak i odczytaniu w wieloetapowym procesie syntezy białek (transkrypcja, translacja), w czym pośredniczy mRNA i tRNA. Wszystkie te procesy są katalizowane przez wytworzone w ich wyniku białka.

Widać na niej wyraźnie, że do powielania i odczytywania informacji genetycznej, służącego docelowo produkcji rozmaitych białek, niezbędne są także niektóre z tych białek. Innymi słowy, to nie same kwasy nukleinowe, ale zespół: kwasy nukleinowe plus białka buduje system genetyczny. Kwasy nukleinowe służą kodowaniu białek, natomiast białka odpowiadają za syntezę zarówno kwasów nukleinowych, jak i samych siebie (pełniąc dodatkowo wiele innych funkcji). Powielaniu i przekazywaniu do organizmów potomnych ulegają więc nie tylko kwasy nukleinowe (w szczególności DNA), ale cały układ złożony z DNA, różnych rodzajów RNA oraz białek.

Układ ten wykazuje jedną zasadniczą właściwość - zdolność do namnażania, powielania samego siebie, czyli produkcji podobnych do niego układów potomnych. Posiada on także, jak zobaczymy później, zdolność do ewolucji. Można zatem powiedzieć, że istota aparatu genetycznego organizmów żywych, zgodnie z tym co zostało powiedziane na wstępie, odpowiada w głównej mierze za istotę życia w ogóle. Prowadzi to do wniosku, że życie powstało w momencie zaistnienia pierwszego zdolnego do samopowielania i ewolucji aparatu genetycznego.

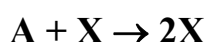
U najprostszych nawet obecnie żyjących organizmów ich aparat genetyczny jest bardzo skomplikowany - posiada złożoną strukturę i funkcję, jest „obsługiwany” przez dużą liczbę enzymów oraz podlega rozmaitej regulacji. Ponieważ, jak stwierdziliśmy powyżej, tak skomplikowany system nie mógł powstać od razu w jednym kroku, wydaje się pewne, że pierwotnie wyglądał on znacznie prościej. Jednakże, z tego co obecnie wiadomo, już od (prawie) samego początku musiał się składać z kwasów nukleinowych i białek.

Znane są nawet proste związki chemiczne, których molekuły katalizują powstawanie następnych takich molekuł z molekuł innych związków. Zjawisko to nazywamy autokatalizą. Przedstawia je schematycznie rycina 1.3.



RYCINA 1.3. Schemat najprostszej reakcji autokatalitycznej. X katalizuje tworzenie X z A.

Cząsteczka związku X katalizuje tu przekształcenie cząsteczki związku A w następną cząsteczkę związku X. Najprostszą reakcją autokatalityczną można by więc zapisać następująco:



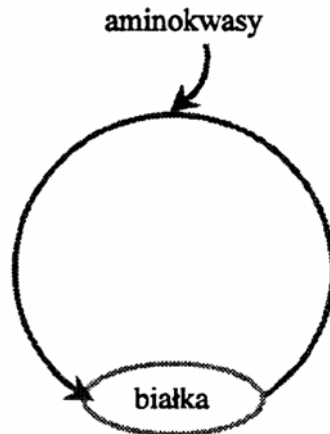
Takie reakcje autokatalityczne wykazują z pozoru jedną z dwóch wymienionych powyżej głównych cech organizmów żywych i ich aparatu genetycznego - zdolność do samopowielania się. Jednakże, ponieważ X jest prostym związkiem, o ściśle określonym składzie i ułożeniu atomów różnych pierwiastków w cząsteczce, wszystkie jego molekuły są takie same. Nie ma zatem mowy o przekazywaniu jakiegokolwiek informacji molekułom potomnym lub dziedziczeniu. Ich struktura nie może ulegać zmianie, a więc ewolucji. Ze względu na identyczność wszystkich takich cząsteczek, żadne z nich nie są ani „lepsze”, ani „gorsze” od innych, ani mniej, ani bardziej efektywne w samonamnażaniu i zdolności do przetrwania. Nie występuje wobec tego między nimi żadna konkurencja. Jak zobaczymy w następnym rozdziale, właśnie konkurencja pomiędzy w różnym stopniu przystosowanymi do przeżycia i produkcji potomstwa układami stanowi o istocie ewolucji biologicznej. Nie jest ona jednak możliwa pomiędzy takimi samymi prostymi samopowielającymi się molekułami chemicznymi. Z podobnych powodów cech życia nie wykazują, skądinąd posiadające strukturę i zdolne do wzrostu, kryształy - schemat ich budowy jest ściśle zdeterminowany przez właściwości składających się na nie atomów.

Natomiast białka i kwasy nukleinowe są dużymi cząsteczkami, mogącymi różnić się pomiędzy sobą sekwencją, odpowiednio, aminokwasów lub nukleotydów (a więc ich struktura nie jest ściśle zdeterminowana). Sekwencja ta może ulegać nieznacznym zmianom polegającym, na przykład, na wymianie jednego aminokwasu lub nukleotydu na inny. W zasadzie więc, struktura zarówno białek, jak i kwasów nukleinowych, może ewoluować. Układy złożone z białek lub kwasów nukleinowych, lub też z obu tych związków, mają zatem podstawy do spełnienia drugiego głównego kryterium życia - do ewolucji (niezbędnym warunkiem ewolucji jest jednak także spełnienie pierwszego kryterium – przekazywanie informacji o swojej strukturze układom potomnym).

Z drugiej strony, układy zawierające wyłącznie białka lub też wyłącznie kwasy nukleinowe nie są w stanie spełnić pierwszego kryterium, a więc skutecznie produkować kopii samych siebie. Zdolność tę mogą przejawiać tylko układy składające się zarówno z białek, jak i kwasów nukleinowych i dlatego aparat genetyczny organizmów żywych zbudowany jest z tych dwóch składników. Zobaczymy teraz, dlaczego samodzielnie ani białka, ani kwasy nukleinowe nie mogą się skutecznie namnażać.

Łańcuchy białkowe o przypadkowej sekwencji aminokwasów wykazują dość szeroki zakres niespecyficznej aktywności enzymatycznej, to znaczy mogą katalizować wiele rozmaitych reakcji, choć znacznie mniej efektywnie, niż enzymy spotykane w organizmach żywych. Jednym z rodzajów tej aktywności jest kataliza syntezy innych łańcuchów

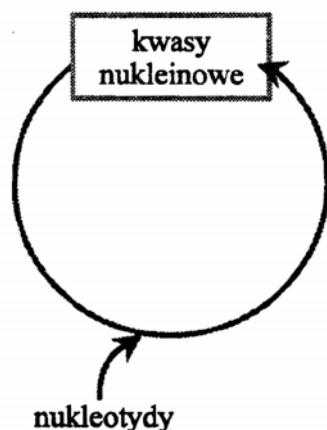
białkowych o losowej sekwencji poprzez polimeryzację obecnych w roztworze aminokwasów. Tego rodzaju prymitywne białka powodują zatem powstawanie innych podobnego rodzaju białek. W tym sensie wykazują więc one aktywność autokatalityczną. Jest to schematycznie przedstawione na rycinie 1.4, która prezentuje cykl autokatalityczny białek.



RYCINA 1.4. Cykl autokatalityczny białek. Częsteczki białka o przypadkowej sekwencji aminokwasów katalizują powstawanie dalszych tego rodzaju cząsteczek poprzez polimeryzację dostępnych w roztworze aminokwasów. System nie może przekazać systemom potomnym tożsamości (informacji o swojej strukturze).

Jednakże, właśnie z powodu wbudowywania aminokwasów do nowo powstającego łańcucha peptydowego w przypadkowej kolejności, łańcuch „macierzysty” nie jest w stanie przekazać łańcuchom „potomnym” informacji o swojej strukturze, a więc swojej tożsamości. Nie istnieje żaden związek przyczynowy pomiędzy sekwencją aminokwasów w kolejnych „pokoleniach”. Namnażaniu w tym wypadku ulega nie dane konkretne białko, a tylko białka w ogóle, rozumiane jako typ związków chemicznych. Skoro informacja o sekwencji aminokwasów nie jest przekazywana następnemu pokoleniu, nie można tu mówić o dziedziczności, a więc także o życiu i ewolucji. O ile więc pierwotne łańcuchy białkowe zdolne byłyby do aktywności katalitycznej, nie mogły one przekazać dalej swojej tożsamości.

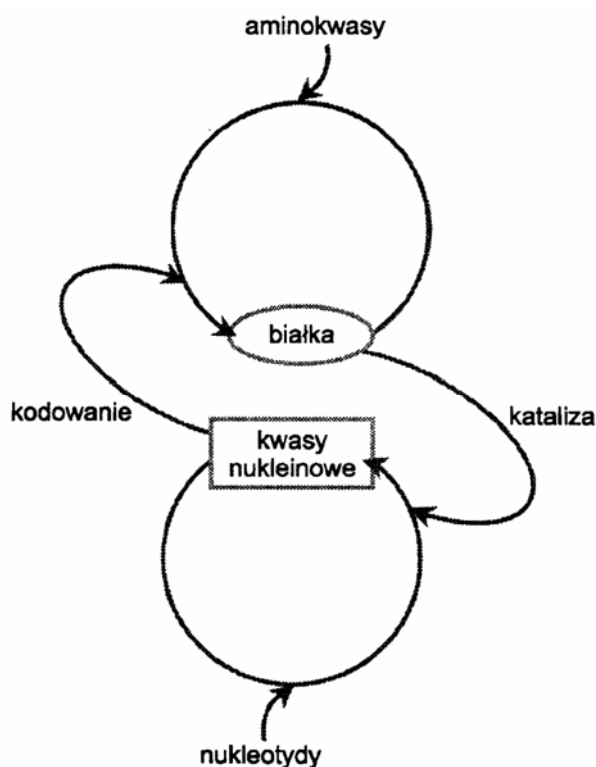
Inaczej sytuacja wygląda w przypadku kwasów nukleinowych. Jeżeli na danej pojedynczej nici takiego kwasu syntetyzowana jest nić potomna, to posiada ona sekwencję nukleotydów komplementarną do nici rodzicielskiej. Jeżeli z kolei nowo powstała nić posłuży za matrycę do syntezy następnej nici, to ta ostatnia będzie identyczna z nicią wyjściową - negatyw negatywu daje pozytyw. W świecie nici kwasów nukleinowych „córka” jest negatywem „matki”, „babka” zaś identyczna z „wnuczką”. Kwasy nukleinowe są więc w zasadzie w stanie przekazywać swoją identyczność potomstwu. Dzieje się tak na skutek przestrzennego dopasowania zasad azotowych w nukleotydach tworzących pary - cytozyna zawsze występuje naprzeciw guaniny, a adenina naprzeciw tyminy (w DNA) lub uracylu (w RNA). Autokatalityczny cykl kwasów nukleinowych przedstawia rycina 1.5.



RYCINA 1.5. Cykl autokatalityczny kwasów nukleinowych. Na matrycy nici kwasów nukleinowych syntetyzowane są nici do nich komplementarne poprzez połączenie w odpowiednią sekwencję czterech rodzajów nukleotydów. System pozbawiony jest wydajnej aktywności katalitycznej.

Jednakże, kwasy nukleinowe nie wykazują aktywności enzymatycznej, albo też ta aktywność jest bardzo słaba i mało różnorodna (odkryto pewną aktywność katalityczną u krótkich nici RNA, zwanych rybozymami). Dlatego też produkcja nici potomnej na matrycy nici macierzystej to proces bardzo niewydajny. Nic potomna może oddysocjować od nici rodzicielskiej przed ukończeniem procesu powielania. Replikacja kwasów nukleinowych bez udziału enzymów jest też bardzo niedokładna - z każdym dobudowywanym nukleotydem wzrasta szansa, że zostanie wbudowany niewłaściwy nukleotyd, a więc że obie nici będą się różniły pomiędzy sobą. Z obu tych powodów tylko bardzo krótkie (zawierające kilka do kilkunastu nukleotydów) nici kwasów nukleinowych mogą się efektywnie powielać bez udziału białek. Dodatkowo, jeżeli szybkość rozpadu (na skutek różnych oddziaływań otoczenia) nici już istniejących przewyższy szybkość produkcji nici potomnych, cała „populacja” nici szybko wyginie. O ile zatem nici kwasów nukleinowych są w stanie, na skutek przestrzennego dopasowania komplementarnych do siebie zasad purynowych i pirymidynowych w nici macierzystej i potomnej, przekazywać swoją tożsamość niciom potomnym, to pod nieobecność odpowiedniej aktywności katalitycznej białek czynią to bardzo niewydajnie.

To, czego nie potrafią oddzielnie cykle autokatalityczne czy to białek, czy kwasów nukleinowych, zdolne są dokonać **hipercykle** białek i kwasów nukleinowych (termin wprowadzony przez Eigena). W takim hipercyklu kwasy nukleinowe kodują sekwencję aminokwasów w białkach, białka zaś katalizują zarówno powielanie kwasów nukleinowych, jak i proces syntezy samych siebie. Ilustruje to rycina 1.6.



RYCINA 1.6. Hipercykl białek i kwasów nukleinowych. Białka katalizują nie tylko swoją własną syntezę, ale także powielanie nici kwasów nukleinowych. Kwasy nukleinowe determinują nie tylko sekwencję nukleotydów w niciach potomnych, ale także kodują sekwencję aminokwasów w białkach. System posiada zarówno zdolności katalityczne, jak i możliwość zachowania i przekazania systemom potomnym tożsamości (informacji o swojej strukturze).

Następuje tu swoista współpraca: białka ofiarują w niej swoje zdolności katalityczne, dzięki którym powielanie kwasów nukleinowych zachodzi dokładnie i wydajnie, kwasy nukleinowe zaś - mechanizm pozwalający na powielanie i przekazywanie hipercyklom potomnym posiadanych cech, swoich oraz kodowanych przez nie białek. Dzięki temu taki system może wydajnie produkować identyczne z nim (lub prawie identyczne) systemy potomne.

Aparatem genetycznym pierwszych pra-organizmów było zapewne coś przypominającego opisany hipercykl autokatalityczny białek i kwasów nukleinowych. Przypuszcza się (dla wielu różnych przyczyn), iż nośnik informacji genetycznej stanowił początkowo raczej RNA, niż DNA, a pierwotne białka były prostsze od obecnych i zawierały mniej rodzajów aminokwasów. Poza nośnikiem informacji (kwasy nukleinowe) i czynnikiem katalitycznym (białka), do zaistnienia hipercyklu niezbędny był jakiś łącznik przekładający sekwencję nukleotydów w kwasie nukleinowym na kolejność aminokwasów w białkach (tworzący pierwotny kod genetyczny), a więc coś podobnego do obecnego tRNA, występującego w ilości rodzajów odpowiadającej ilości kodonów. Być może kod genetyczny był początkowo dwójkowy, a nie trójkowy, to znaczy że tylko dwa z trzech nukleotydów w kodonie były znaczące, rozpoznawane przez tRNA, uczestniczyły w określaniu rodzaju odpowiadającego danemu kodonowi aminokwasu. Oznaczałoby to istnienie tylko szesnastu (4^2) kodonów, w odróżnieniu od 64 kodonów (4^3) istniejących w kodzie trójkowym, i co najwyżej takiej liczby kodowanych aminokwasów lub ich grup (pierwotne tRNA być może nie odróżniało poszczególnych aminokwasów, lecz grupy aminokwasów kwasowych, zasadowych, hydrofobowych, polarnych itp.). Wydaje się, iż opisany układ mógł już powstać

spontanicznie z mieszaniny związków organicznych, zgromadzonych w czymś w rodzaju koacerwatu lub mikrosfery, omawianych w poprzednim podrozdziale.

Odkryte jakiś czas temu cząsteczki RNA o pewnych zdolnościach katalitycznych (tzw. **rybozymy**) doprowadziły do sugestii, że autokatalityczne cykle RNA poprzedziły hipercykle białek i RNA w historii życia (tworząc tzw. „świat RNA”). Jeżeli nawet tak się stało, to zostały one z powodzeniem zastąpione przez te ostatnie, jako że białka są znacznie efektywniejszymi katalizatorami, niż RNA. Wydaje się zresztą prawdopodobne, że prymitywne łańcuchy białkowe już od samego początku „wspomagały katalitycznie” współistniejące z nimi w obrębie koacerwatów, namnażające się nici RNA (zanim jeszcze zaczęły być przez te nici kodowane). RNA mogło się gromadzić we wnętrzu koacerwatów z przyczyn czysto fizycznych (lepiej rozpuszczalność w tych ostatnich, niż w wodzie), gdzie dodatkowo panowało środowisko sprzyjające namnażaniu RNA w wyniku niespecyficznego aktywności katalitycznej białek. W takim wypadku przez jakiś czas cykle autokatalityczne białek i kwasów nukleinowych współistniałyby niezależnie od siebie w obrębie koacerwatów, dopóki nie doszło do kodowania białek przez RNA, a więc powstania hipercykli. Koacerwaty mogły nie tylko stanowić „przodka” pierwotnej komórki w aspekcie strukturalnym, ale także doprowadzić do zawarcia bliższej „znajomości” pomiędzy białkami i kwasami nukleinowymi.

1.6 Początkowe etapy ewolucji życia

Pomimo ogromnej różnorodności form życia na poziomie makroskopowym (nie trzeba dowodzić, że bakteria, dąb czy nietoperz różnią się pomiędzy sobą istotnie), ogólne zasady funkcjonowania ziemskich organizmów żywych na poziomie mikroskopowym wydają się właściwie identyczne. Owa identyczność dotyczy nośnika informacji genetycznej (DNA), podstawowych elementów maszyneryi komórki (enzymy o charakterze białkowym), uniwersalnego nośnika energii (ATP), bariery otaczającej komórkę (błona białkowo-lipidowa). Ten sam jest sposób powielania DNA, ten sam wielce skomplikowany (zawierający mRNA, tRNA, syntetazy aminoacylo-tRNA i złożone z dwóch podjednostek rybosomy) aparat do odczytu informacji genetycznej (syntezy białek), ten sam wreszcie - kod genetyczny (cecha uniwersalności kodu genetycznego). Wskazane podobieństwa (w rzeczywistości jest ich znacznie więcej) prowadzą do jednego bardzo istotnego wniosku: wszystkie znane nam organizmy żywe na kuli ziemskiej pochodzą od **jednego przodka**. Dodatkowo, przodek ten musiał być już całkiem skomplikowany, a mianowicie posiadać co najmniej wszystkie wymienione wyżej cechy, wspólne dla całego świata żywego. Przede wszystkim, DNA zastąpiło u niego RNA w roli nośnika informacji genetycznej. Najprawdopodobniej wspólny przodek miał już postać pierwotnej komórki otoczonej podwójną błoną białkowo-lipidową, zawierał w miarę zaawansowany aparat genetyczny i wyspecjalizowane enzymy oraz całkowicie ukształtowany kod genetyczny. Musiał więc przejść spory okres ewolucji od stadium prostego hipercyklu opisanego w poprzednim podrozdziale.

To, że wszystkie obecnie żyjące organizmy żywe pochodzą od jednego przodka nie świadczy, że życie w początkowych okresach istnienia Ziemi powstało tylko raz. Jeżeli jednak z „bulionu pierwotnego” wyłoniło się równolegle wiele form żywych o nieco odmiennych podstawowych zasadach budowy i funkcji, to większość z nich wyginęła bezpotomnie, a tylko jedna dała początek całemu dzisiejszemu światu żywemu. Jest bowiem skrajnie nieprawdopodobne, że na skutek czystego przypadku dwukrotnie ukształtował się na przykład taki sam kod genetyczny.

Ewolucja pierwotnych organizmów żywych pochodzących od wspomnianego wspólnego przodka przebiegała zapewne równolegle w wielu aspektach naraz. Jednym z

najistotniejszych było różnicowanie się i specjalizacja rozmaitych białek enzymatycznych. Prowadziło to do komplikowania się metabolizmu, produkcji coraz większej ilości rozmaitych związków organicznych, przejmujących wielorakie funkcje w komórce. W wyniku tego powstały rozmaite sposoby odżywiania i produkcji energii. Pierwsze komórki, a wcześniej jeszcze hipercykle zawarte w pęcherzykach przypominających koacerwaty, odżywiały się heterotroficznie - po prostu pobierały rozpuszczone w wodzie związki organiczne. Te ostatnie uległy jednak przypuszczalnie szybkiemu wyczerpaniu. Życie musiało więc sięgnąć po alternatywne źródła budulca i energii: chemosyntezę i fotosyntezę. Ta ostatnia doprowadziła powoli, po czasie mierzonym miliardami lat, do pojawienia się w atmosferze znaczących ilości tlenu przy jednoczesnym obniżeniu poziomu dwutlenku węgla. Umożliwiło to powstanie oddychania tlenowego, znacznie efektywniejszego energetycznie od beztlenowego utleniania związków organicznych (np. fermentacji cukrów).

Istniały co najmniej dwie linie rozwojowe organizmów pochodzących od naszego wspólnego przodka. Były to:

- *Prokaryota*¹. Główny rozwój w obrębie tej linii polegał na doskonaleniu i różnicowaniu układu biochemicznego (metabolizmu) pozwalającego na wykorzystywanie przez rozmaite formy różnych źródeł energii. *Prokaryota* wykształciły chemosyntezę, fotosyntezę, „pseudofotosyntezę” u obecnych halobakterii (np. *Halobacterium halobium*), a po pojawieniu się wystarczającej ilości tlenu w atmosferze - oddychanie tlenowe. Przetwarzanie i produkcja energii w postaci ATP była u nich związana z wytwarzaniem gradientu protonów w poprzek błony komórkowej (fosforylacja membranowa, której przykładami są fosforylacja oksydacyjna i fotosyntetyczna). Natomiast zapis informacji genetycznej u *Prokaryota* pozostał prymitywny - była to naga kolistą nić DNA zwinięta w cytoplazmie w kłębek tworzący nukleoid. Prosta była także struktura komórki (np. brak organelli), a jej rozmiary - niewielkie.

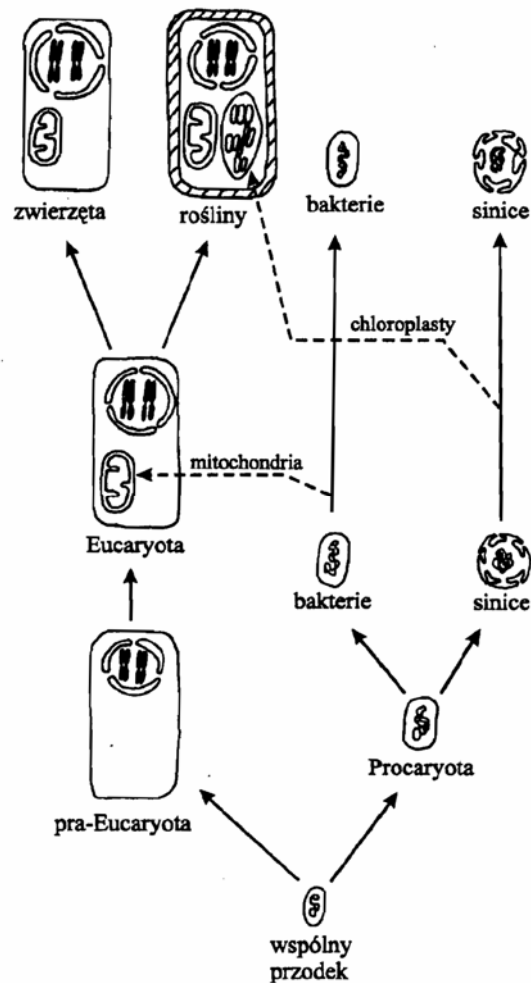
- *Pra-Eukaryota*. Tutaj główny trend rozwojowy polegał na komplikowaniu się struktury komórki oraz na zwiększeniu ilości oraz stopnia zorganizowania informacji genetycznej. Powstały liczne organelle: siateczka endoplazmatyczna, lizosomy, aparat Golgiego, wreszcie - jądro komórkowe. To ostatnie zawierało duże ilości DNA tworzącego kompleksy z histonami, w czasie podziału komórki uformowanego przestrzennie w postaci chromosomów. Pozwalało to na posiadanie dużej ilości informacji genetycznej i sprawne nią operowanie, w tym na efektywne rozmnażanie płciowe. *Pra-Eukaryota* nie miały jeszcze jednak ani mitochondriów, ani chloroplastów. Sposób zdobywania przez nie energii był prymitywny i niewydajny; polegał prawdopodobnie na beztlenowym rozkładzie związków organicznych, które *pra-Eukaryota* zdobywały albo pobierając je ze środowiska, albo też polując na *Prokaryota*.

Podsumowując, o ile *Prokaryota* wyspecjalizowały się w aspekcie biochemicznym (głównie w efektywnym wykorzystaniu rozmaitych źródeł energii), to rozwój *pra-Eukaryota* poszedł w kierunku doskonalenia i komplikacji struktury komórki oraz zapisu genetycznego.

Kluczowym momentem w historii ewolucji życia na Ziemi było powstanie *Eukaryota* na skutek zjawiska endosymbiozy, polegającym na stałym, przynoszącym obopólne korzyści współżyciu komórek *Prokaryota* z komórkami *pra-Eukaryota*, wewnątrz tych ostatnich. *Prokaryota* wniosły do tego współżycia wydajny system produkcji energii, natomiast *pra-Eukaryota* - efektywny zapis genetyczny oraz złożoną strukturę komórki. Całość istniała od tej pory już jako *Eukaryota*, a endosymbiotyczne *Prokaryota* dały początek organelom wytwarzającym energię: mitochondriom i chloroplastom. Te pierwsze powstały z bakterii, drugie zaś - z organizmów przypominających sinice. Do endosymbiozy komórek

¹ Obecnie *Prokaryota* dzieli się na dwie niezależne grupy: eubakterie, obejmujące większość bakterii (w tym sinice) i archebakterie, do których należą halofile (słonolubne), skrajne termofile (żyjące w gorących środowiskach), acidofile (żyjące w środowisku kwaśnym) oraz bakterie metanowe.

prokariotycznych z większymi od nich komórkami eukariotycznymi doszło dwukrotnie (patrz rycina 1. 7). Najpierw bakterie „osiedliły się” w komórkach pra-Eukaryota, dając początek mitochondriom (obecnym u /prawie/ wszystkich organizmów eukariotycznych) odpowiedzialnym za oddychanie tlenowe. Następnie sinice „nawiązały współpracę” z przodkami roślin, przekształcając się w chloroplasty, organelle przeprowadzające proces fotosyntezy. Biorąc pod uwagę różnorodność plastydów u glonów (zawierających między innymi rozmaite zestawy barwników fotosyntetycznych, na przykład fikobiliny u krasnorostów lub fukoksantynę u brunatnic) wydaje się prawdopodobne, że w tym przypadku do endosymbiozy doszło kilkakrotnie, niezależnie u różnych grup glonów.



RYCINA 1.7. Powstanie *Eukaryota* na skutek endosymbiozy *Prokaryota* z pra-*Eukaryota*. *Prokaryota* dwukrotnie „osiedliły się” w komórkach *Eukaryota*. Z endosymbiotycznych bakterii powstały mitochondria, zaś z endosymbiotycznych sinic - chloroplasty.

Chociaż mitochondria i chloroplasty uległy znacznemu uproszczeniu w porównaniu ze swoimi przodkami, większość ich funkcji przejęła cytoplazma, a duża część wchodzących w ich skład białek kodowanych jest obecnie w jądrze komórkowym, to zachowały one ślady swego pochodzenia. Najważniejsze z nich to:

- odrębny aparat genetyczny. Mitochondria i chloroplasty posiadają małe, koliste DNA, ciągle kodujące jeszcze pewną ilość białek, na przykład niektóre podjednostki oksydazy cytochromowej i syntazy ATP. Synteza tych białek odbywa się wewnątrz organelli, a przeprowadzające ją rybosomy o wiele bardziej przypominają rybosomy prokariotyczne niż

rybosomy znajdujące się w cytoplazmie *Eukaryota*. Mitochondria i chloroplasty nie powstają *de novo*, lecz poprzez podział już istniejących mitochondriów i chloroplastów;

- sposób produkcji energii (wytwarzania ATP). Zarówno *Prokaryota*, jak i mitochondria oraz chloroplasty do produkcji ATP wykorzystują gradient protonów w poprzek otaczającej je błony białkowo-lipidowej. Jest to proces fosforylacji membranowej (błonowej), do której zaliczamy zarówno fosforylację oksydacyjną, jak i fotosyntetyczną. Natomiast cytoplazma *Eukaryota* zdolna jest jedynie do przeprowadzania znacznie mniej wydajnej fosforylacji substratowej, zachodzącej między innymi w procesie glikolizy.

Za możliwością prokariotycznego pochodzenia mitochondriów i chloroplastów świadczą współczesne przykłady współżycia fotosyntetyzujących *Prokaryota* (sinic) z organizmami eukariotycznymi. Niektóre z tych *Prokaryota* żyją w komórkach pierwotniaków, zaś np. *Prochloron* - w tunice osłonnic.

Eukaryota okazały się bardzo udanym osiągnięciem ewolucyjnym. Wytworzyły one ogromną różnorodność form jedno-, a przede wszystkim wielokomórkowych. Należą do nich wszystkie rośliny, zwierzęta, a także my sami. Umożliwił im to efektywny zapis genetyczny (chromosomy odgraniczone błoną jądrową od reszty komórki), pozwalający na gromadzenie dużej ilości informacji o strukturze i funkcji organizmu oraz na wydajną rekombinację tej informacji (rozmnażanie płciowe). Natomiast zasadniczy plan budowy organizmów prokariotycznych nie zmienił się zapewne istotnie od momentu powstania do dziś. Główny postęp ewolucyjny stanowiło u nich doskonalenie metabolizmu, w szczególności rozmaitych szlaków biochemicznych odpowiedzialnych za wykorzystanie różnych źródeł energii.

Mechanizmy ewolucji

2.1 Wstęp

Organizmy żywe ewoluują, to znaczy jedne formy przekształcają się w inne. Zmiany te mogą (choć nie muszą) prowadzić do wzrostu złożoności form żywych. Ostatecznie, pierwsze formy żywe miały postać (jak diskutowano w poprzednim rozdziale) jakichś prymitywnych prakomórek, natomiast jeden ze współcześnie żyjących organizmów powstałych na drodze ewolucji z tych prakomórek, człowiek, posiada najbardziej złożony ze wszystkich znanych nam układów we Wszechświecie, a mianowicie ludzki mózg. Oprócz złożoności organizmy żywe wykazują doskonałe dostosowanie do środowiska, w którym żyją. Echolokacja nietoperzy pozwalająca na polowanie w ciemności, opływowy kształt ciała żyjącej w wodzie ryby lub delfina, skomplikowany żołądek przeżuwaczy oraz ich symbioza z drobnoustrojami pozwalająca na trawienie celulozy - to tylko nieliczne z przykładów. Powstaje zasadnicze pytanie jak organizmy żywe, bez żadnego z góry ustalonego planu, mogły ewoluować od form prostszych do bardziej złożonych oraz osiągnąć tak doskonałe dostosowanie do środowisk, w których żyją.

Poprawną odpowiedź na to pytanie zaproponował **Karol Darwin** w swoim dziele „**O powstawaniu gatunków**” wydanym w roku 1859. Dlatego też cała współczesna teoria ewolucji zwana jest darwinizmem (ewentualnie, w celu podkreślenia wprowadzonych później pewnych uzupełnień do oryginalnej koncepcji Darwina - neodarwinizmem). Teoria Darwina opiera się na pojęciach **walki o byt** rozmaitych organizmów oraz **doboru naturalnego** w wyniku **przeżycia najlepiej przystosowanego**. Darwin wyszedł z założenia, że na skutek rozmnażania się organizmów rodzi się ich więcej, niż może przeżyć, oraz że osobniki tego samego gatunku wykazują pewien zakres zmienności pod względem rozmaitych cech dziedzicznych. Sukces ewolucyjny odniosą tylko te organizmy, które posiadają cechy zapewniające im największe szanse przetrwania i rozmnożenia się w danym środowisku. Na skutek dziedziczności cechy te zostaną przekazane potomstwu. Ponieważ potomstwo osobników najlepiej dostosowanych będzie liczniejsze niż potomstwo innych osobników, korzystne cechy ulegną rozpowszechnieniu w następnym pokoleniu. Konkurencja pomiędzy poszczególnymi osobnikami o przeżycie i pozostawienie jak największej ilości potomstwa (czyli walka o byt) spowoduje selekcję osobników o korzystnych cechach, czyli dobór naturalny. Najkorzystniejsze cechy posiadają osobniki najlepiej przystosowane do środowiska. W wyniku dziedziczenia każde następne pokolenie będzie wykazywało tendencję do posiadania coraz więcej coraz korzystniejszych cech. Zmiany takie będą się kumulowały z pokolenia na pokolenie, aż w końcu organizmy będą się na tyle różniły od swoich odległych przodków, że powstanie zupełnie nowy gatunek. Taką stopniową kumulację korzystnych cech przez organizmy z pokolenia na pokolenie nazywamy właśnie ewolucją na drodze doboru naturalnego. Szczegółowemu omówieniu mechanizmów odpowiedzialnych za tę ewolucję poświęcony jest cały niniejszy rozdział.

Koncepcje dotyczące ewolucji organizmów żywych wysuwano już przed Darwinem, nie umiano jednak podać poprawnego wyjaśnienia tego zjawiska. Najbardziej znaną z takich wczesnych teorii ewolucji jest teoria zaproponowana przez **Jana Lamarcka**. Opiera się ona na dwóch podstawowych przesłankach:

- **rozwój narządów pod wpływem używania**; narządy ulegają rozwojowi wskutek ich używania; na przykład mięśnie powiększają się pod wpływem regularnych ćwiczeń, a chodzenie na bosą stopę powoduje zgrubienie naskórki na podszewkach stóp; zwierzę nabywa zatem pewnych cech w czasie swego życia,

• **dziedziczenie cech nabytych**; nabyte w ten sposób cechy mogą być dziedziczone, to znaczy przekazywane potomstwu.

Dodatkowo, Lamarck twierdził, że organizmy odczuwają wewnętrzną potrzebę rozwoju i ewolucji. Powstanie długiej szyi u żyrafy tłumaczył on w ten sposób, że przodkowie żyrafy o krótszej szyi intensywnie ją wyciągali w celu osiągnięcia liści w koronach drzew. Rozciągnięcie mięśni i szyjnej części kręgosłupa ulegało przekazaniu potomstwu, które miało już nieco dłuższą szyję. Potomstwo to nadal wyciągało szyję, co sprzyjało dalszemu jej wydłużaniu.

Z punktu widzenia obecnej wiedzy koncepcja Lamarcka jest niewątpliwie fałszywa. Nie potwierdzono nielicznych doniesień o stwierdzeniu dziedziczenia cech nabytych, a współczesna genetyka praktycznie wyklucza ten typ dziedziczenia (drugie z założeń teorii Lamarcka pozostaje zatem nie spełnione). Nie istnieje bowiem żaden mechanizm, za pomocą którego nabyte zmiany w komórkach somatycznych mogłyby modyfikować informację genetyczną zawartą w komórkach szlaku płciowego (tylko ta ostatnia może być przekazana potomstwu). Jednakże, chociaż Lamarck mylił się co do mechanizmów odpowiedzialnych za proces ewolucji, odegrał on wielką rolę w rozwoju myśli ewolucyjnej przekonując wielu ludzi do samego faktu ewolucji świata żywego.

Współcześnie wszyscy praktycznie naukowcy uznają teorię ewolucji na drodze doboru naturalnego, zapoczątkowaną przez Darwina. Teoria ta, uzupełniona o wiedzę genetyczną (mechanizmy dziedziczenia i zmienności) niedostępną Darwinowi, a zwłaszcza o osiągnięcia genetyki populacyjnej, nosi nazwę **syntetycznej teorii ewolucji**, albo neodarwinizmu. To ona stanowi główną treść niniejszego rozdziału. Koncepcje przeciwstawiane niekiedy syntetycznej teorii ewolucji są w istocie rzeczy jej uzupełnieniami i odmianami. Jedną z nich, **teoria mutacji neutralnych** kładzie nacisk na fakt, że duża część mutacji nie wpływa istotnie na szanse przeżycia i rozrodu organizmów, mutacje te mogą więc ulegać kumulacji w genomie (porównaj następny podrozdział). Gromadzone mutacje neutralne nie mają jednak znaczenia przystosowawczego, a więc nie mogą wytłumaczyć tego co w ewolucji najważniejsze – przystosowania (adaptacji) do środowiska oraz wzrostu złożoności. Mutacje te nie wpływają istotnie na fenotyp osobnika, a zatem ich znaczenie ogranicza się do poziomu molekularnego. Nadal zatem głównym mechanizmem odpowiedzialnym za ewolucję cech fenotypowych pozostaje dobór naturalny. Inną odmianą syntetycznej teorii ewolucji, **punktualizm**, kładzie nacisk na nierównomierne tempo ewolucji, w której krótkie okresy formowania się nowych gatunków (**specjacja**) poprzedzane są znacznie dłuższymi okresami praktycznego braku przemian ewolucyjnych (**staza**). Koncepcja ta również dobrze mieści się w ramach neodarwinizmu. Jeszcze inne koncepcje podkreślają znaczenie pojawienia się **dużych zmian makroskopowych** w budowie organizmu na skutek mutacji zaburzających przebieg rozwoju zarodkowego (embriogenezy), podczas gdy syntetyczna teoria ewolucji raczej koncentruje się na kumulacji małych zmian. Bez względu na to, czy koncepcje takie są prawdziwe, stanowią one także „wariacje na temat” teorii ewolucji na drodze doboru naturalnego.

W syntetycznej teorii ewolucji można wyróżnić następujące **czynniki ewolucji**:

- zmienność mutacyjna,
- zmienność rekombinacyjna,
- dobór naturalny,
- dobór sztuczny,
- dobór płciowy,
- dryf genetyczny,
- izolacja genetyczna.

Poniżej wszystkie te czynniki ewolucji zostaną kolejno omówione, przy czym zmienność mutacyjna i rekombinacyjna będą dyskutowane razem z doбором naturalnym jako nieodłącznie związane z istotą tego ostatniego.

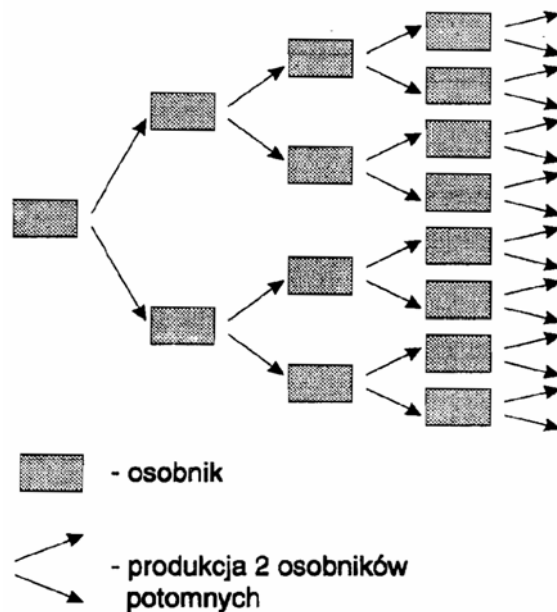
Ponieważ syntetyczna teoria ewolucji nierozzerwalnie łączy się z pojęciem gatunku oraz populacji, przed przystąpieniem do omawiania mechanizmów ewolucji przypomnimy znaczenie tych terminów. **Gatunek** jest to grupa organizmów żywych na tyle do siebie podobnych, że w warunkach naturalnych mogą się one (przynajmniej potencjalnie) ze sobą krzyżować i dawać płodne potomstwo. Niestety, kryterium to nie da się zastosować do organizmów rozmnażających się bezpłciowo. W tym wypadku do zdefiniowania gatunku służy znacznie bardziej arbitralne (subiektywne) kryterium podobieństwa składu biochemicznego, struktury i funkcji. **Populacja** zaś jest to grupa osobników danego gatunku zamieszkujących dany obszar i wobec tego częściej krzyżujących się w obrębie populacji niż z osobnikami z innych populacji. W wyidealizowanym przypadku populacji całkowicie izolowanych krzyżowanie się z osobnikami z innych populacji w ogóle nie zachodzi. Gatunek możemy zatem uznać za sumę wchodzących w jego skład populacji. W wyniku ewolucji zmiany ulegają cechy organizmów żywych, natomiast podstawową jednostką w obrębie której zachodzi ewolucja jest populacja. Jeżeli na skutek ewolucji cechy populacji potomnej odbiegają wystarczająco daleko od cech populacji wyjściowej, doprowadzi to do wyłonienia się nowego gatunku.

2.2 Dobór naturalny

Głównym mechanizmem ewolucji biologicznej jest **dobór naturalny**. Proces ten wynika z faktu rozmnażania się organizmów żywych oraz dziedziczenia, czyli przekazywania swoich cech potomstwu. W przypadku spełnienia tych dwóch warunków dobór naturalny, a więc i ewolucja, stają się wręcz nieuniknione. Jak dyskutowaliśmy powyżej, to właśnie rozmnażanie się i dziedziczenie cech najlepiej wyróżnia życie spośród rozmaitych zjawisk przyrody nieożywionej. Procesy te stały się możliwe w momencie pojawienia się genetycznego aspektu życia, omówionego w poprzednim rozdziale. Życie zatem, skoro już zaistnieje, musi ewoluować. Dobór naturalny stanowi logiczną konsekwencję samej istoty organizmów żywych - właściwie te ostatnie można zdefiniować jako układy zdolne do ewolucji. Teraz prześledzimy, skąd bierze się ów nierozzerwalny związek pomiędzy życiem a ewolucją.

Organizmy rozmnażają się, a zatem produkują organizmy potomne. W najprostszym przypadku, na przykład u bakterii, komórka bakterii ulega podziałowi na dwie komórki. Te dzielą się dalej, dając kolejno 4, 8, 16, 32... komórek. W optymalnych warunkach, a więc przy zapewnionej dostatecznej ilości pożywienia, miejsca, braku zanieczyszczenia środowiska produktami przemiany materii itp. ilość bakterii wzrastałaby w czasie w postępie geometrycznym, dążąc do nieskończoności. Już po stosunkowo krótkim czasie potomstwo jednej bakterii stanowiłoby ogromną kulę rozszerzającą się z prędkością światła. Podobne rozumowanie stosuje się do wszystkich innych organizmów - za przykład może służyć znany ciąg Fibonacciego, opisujący ilość potomstwa wyprodukowanego w kolejnych pokoleniach przez parę królików (oraz następnie także przez to potomstwo). Jego początek to: 2, 2, 4, 6, 10, 16, 26,

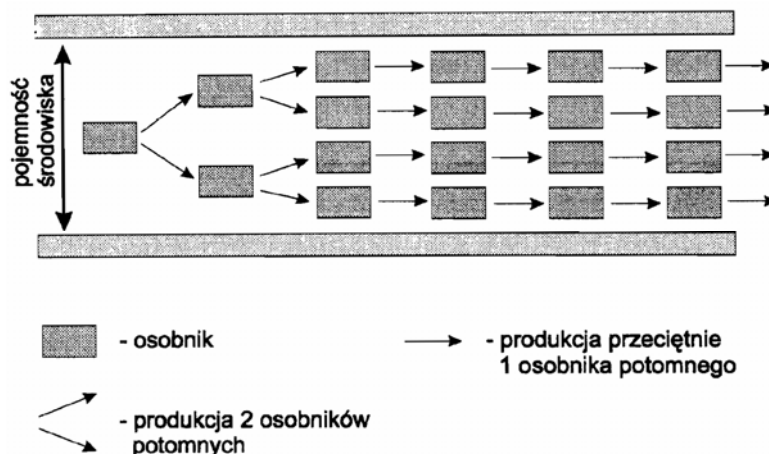
Sytuację tę w przypadku rozmnażającej się bezpłciowo komórki bakterii ilustruje rycina 2.1.



RYCINA 2.1. Rozmnażanie się organizmów przy braku ograniczeń środowiskowych. Każdy osobnik (oznaczony prostokątem) wytwarza dwa osobniki potomne (w przypadku bakterii; inne organizmy mogą produkować znacznie więcej potomstwa). Ilość osobników rośnie w postępie geometrycznym, dążąc do nieskończoności.

Każdy osobnik bakterii dzieli się na dwa osobniki potomne, które przeżywają i dzielą się dalej. W kolejnych pokoleniach mamy 1, 2, 4, 8 ... osobników (komórek). Ich ilość rośnie nieograniczenie aż do nieskończoności. W przypadku organizmów rozmnażających się płciowo analogiczny schemat byłby nieco bardziej skomplikowany, jakkolwiek nie ma to istotnego znaczenia dla toku rozumowania. Dlatego w kolejnych schematach także ograniczymy się do organizmów rozmnażających się bezpłciowo.

Wydaje się więc jasne, że w odpowiednich (idealnych) warunkach liczebność populacji jakiegokolwiek organizmu żywego rosłaby w nieskończoność. Jednakże, do takiego niczym nieskrępowanego rozmnażania się organizmów nigdy oczywiście w realnym świecie nie dochodzi - powodem jest **ograniczona pojemność środowiska**. Każdy organizm zajmuje jakieś miejsce w przestrzeni oraz pobiera rozmaite substancje ze swego otoczenia niezbędne mu do życia. Ilość zarówno miejsca, jak i zasobów naturalnych jest oczywiście na powierzchni kuli ziemskiej ograniczona. Dodatkowo, wszystkie organizmy żyją w jakichś konkretnych, właściwych dla nich środowiskach, których pojemność bywa często jeszcze daleko mniejsza w porównaniu z pojemnością całej naszej planety. Każde środowisko daje możliwość egzystencji tylko ograniczonej liczbie organizmów żywych. W momencie, kiedy liczba ta zostaje osiągnięta, a zatem pojemność środowiska wyczerpana, część wytwarzanego potomstwa musi zginąć. Przeżywa i dalej się rozmnaża tylko taka jego część, na jaką pozwalają zasoby środowiska. Rycina 2.2 odpowiada takiej właśnie sytuacji.



RYCINA 2.2. Rozmnażanie się organizmów przy ograniczonej pojemności środowiska. Po wyczerpaniu tej pojemności (na schemacie sztucznie niskiej, wynoszącej 4 osobniki) tylko tyle potomstwa może przeżyć, ile trzeba na zastąpienie rodziców. W przypadku komórek bakteryjnych dzielących się na dwie komórki potomne, statystycznie tylko jedna z tych ostatnich przeżyje i ulegnie następnemu podziałowi. Druga zginie przed rozmnożeniem się. Oczywiście przypadek może spowodować, że przeżyją i podzielą się dwie komórki potomne jednej bakterii, zaś obie komórki potomne innej bakterii zginą. W zasadzie jednak wszystkie komórki bakterii mają jednakowe szanse na pozostawienie przeciętnie jednej komórki potomnej.

Pojemność środowiska ogranicza tu liczebność populacji do czterech osobników (jest to oczywiście liczba sztucznie mała, tak aby nadawała się do przejrzystej prezentacji na schemacie - w rzeczywistych populacjach może ona wynosić tysiące i miliony osobników). Jeżeli startujemy od jednego osobnika, to już w trzecim pokoleniu następuje wysycenie pojemności środowiska. Ponieważ liczba osobników nie może przekroczyć 4, za każdym razem przeżywa (przeciętnie) tylko jeden z dwóch osobników potomnych, drugi zaś musi zginąć bezpotomnie. Dlatego też w efekcie każdy z osobników produkuje teraz (statystycznie rzecz biorąc) jednego przeżywającego osobnika potomnego, co obrazują pojedyncze strzałki (w przypadku rozmnażania płciowego dwoje rodziców produkuje przeciętnie dwoje potomstwa, które przeżywa i dalej się rozmnaża). Ogólnie, połowa powstałych w każdym pokoleniu osobników musi wymrzeć. Jeśli, inaczej niż u bakterii, jakiś organizm produkowałby więcej niż dwoje potomstwa, to odpowiednio większa część tego potomstwa musiałaby wyginąć. Zasadniczym dla ewolucji biologicznej pytaniem jest to, **które** osobniki przeżyją i rozmnożą się, a **które** bezpotomnie zginą.

Niewątpliwie jakąś rolę odegra tu przypadek. W dużej mierze jednakże będzie to zależało od samych organizmów. Na rycinie 2.2 założono, że wszystkie osobniki są takie same, a więc że każdy ma równą szansę pozostawić taką samą liczbę potomków, którzy przeżyją i rozmnożą się, a mianowicie jednego. Poszczególne osobniki w populacji jakiegoś gatunku nigdy jednak nie są identyczne pod względem genetycznym - panuje wśród nich **zmienność genetyczna**. Osobniki potomne mogą się różnić od osobników rodzicielskich, a osobniki tego samego pokolenia - między sobą. Zmienność genetyczna jest nieunikniona i wynika z fizycznej natury nośnika informacji genetycznej, jakim jest DNA. Jak pamiętamy, kopiowanie informacji genetycznej polega na rozdzieleniu podwójnej helisy DNA na dwie pojedyncze nici oraz na dobudowaniu do każdej z tych nici - nici do niej komplementarnej. Komplementarność ta opiera się na przestrzennym dopasowaniu zasad azotowych w parach A-T i C-G. Jednakże, kopiowanie zapisu genetycznego nie może być idealnie dokładne ze względu na chaotyczne ruchy termiczne cząsteczek, zawsze występujące w temperaturze wyższej od zera bezwzględnej (0 stopni Kelvina). Zakłócają one proces kopiowania DNA (replikacji) i mogą doprowadzić do wstawienia do nowo syntetyzowanej nici niewłaściwego

nukleotydu. Do tego dochodzi możliwe uszkodzenie DNA, na przykład w wyniku działania wolnych rodników (reaktywnych form tlenu) lub promieniowania UV. W ten sposób sekwencja nukleotydów w DNA, a więc informacja genetyczna, zostanie zmieniona. Zmiana ta będzie oczywiście przekazywana wszystkim niciom DNA zsyntetyzowanym na tej zmodyfikowanej nici. Tego rodzaju zmianę nazywamy **mutacją**². Jeżeli mutacja zajdzie w genomie organizmu jednokomórkowego, albo w genomie komórki linii płciowej organizmu wielokomórkowego, to będzie ona dziedziczona, tak jak pozostała niezmienną część informacji genetycznej. Mutacja w jakimś genie oznacza powstanie nowego allelu tego genu. Osobnik obdarzony mutacją będzie różnił się genetycznie od osobników niezmutowanych. Wiele mutacji wywiera istotny wpływ na fenotyp³ osobnika. Takie mutacje spowodują, że będzie się on różnił od innych osobników także pod względem fenotypowym. Należy podkreślić, iż mutacje są przypadkowe i bezkierunkowe, to znaczy powstają losowo i nie zmierzają do zmiany informacji genetycznej w żadnym określonym kierunku.

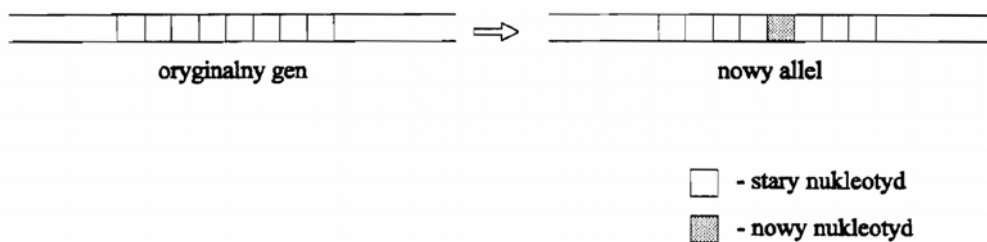
Częstotliwość mutacji w DNA rozmaitych gatunków może być różna. Zależy ona w dużej mierze od sprawności aparatu replikacji DNA, którego zasadniczym elementem jest polimeraza DNA. Optymalna częstotliwość mutacji zależy istotnie od stabilności warunków środowiska. Wynika to stąd, że częstotliwość pojawiania się mutacji warunkuje, przynajmniej potencjalnie, szybkość zmian ewolucyjnych. W środowiskach bardzo stabilnych, niezmiennych w czasie oraz jednorodnych, jakim są na przykład głębiny oceaniczne, organizmy nie mają potrzeby dostosowywania się do częstych zmian warunków zewnętrznych, wystarczy im zatem wolne tempo ewolucji. Ponieważ na skutek bezkierunkowości mutacji duża ich część jest szkodliwa (o czym za chwilę), nagminne powstawanie mutacji powodowałoby niepotrzebne upośledzenie wielu osobników. Natomiast w środowiskach szybko zmieniających się i zróżnicowanych (śródlądowe zbiorniki wodne, tereny górskie) duża częstotliwość mutacji staje się koniecznością, tak aby tempo ewolucji mogło nadążyć za tymi zmianami, a różnorodność genetyczna pozwoliła na adaptację do rozmaitych warunków. Dlatego z reguły organizmy żyjące w środowiskach stabilnych charakteryzują się niższą częstotliwością mutacji, niż organizmy egzystujące w środowiskach zmiennych i zróżnicowanych.

Przeciętna częstotliwość mutacji jest rzędu 10^{-5} na jeden gen na jednego osobnika. Oznacza to, że istnieje szansa około jeden do stu tysięcy, że pojawi się mutacja w danym genie danego osobnika. Częstość mutacji jest zresztą odmienna nie tylko u różnych gatunków, ale także dla różnych genów tego samego gatunku.

Opisane wyżej mutacje (zwane mutacjami punktowymi) polegające na zmianie jednego nukleotydu na inny (ewentualnie na usunięciu lub wstawieniu nukleotydu) prowadzą do powstawania alleli danego genu, czyli jego nieco zmienionych wersji, położonych w tym samym miejscu (*locus*) w genomie, co gen oryginalny. Ilustruje to rycina 2.3 - wymiana starego nukleotydu na nowy w sekwencji nukleotydów składających się na gen prowadzi do powstania nowego allelu tego genu.

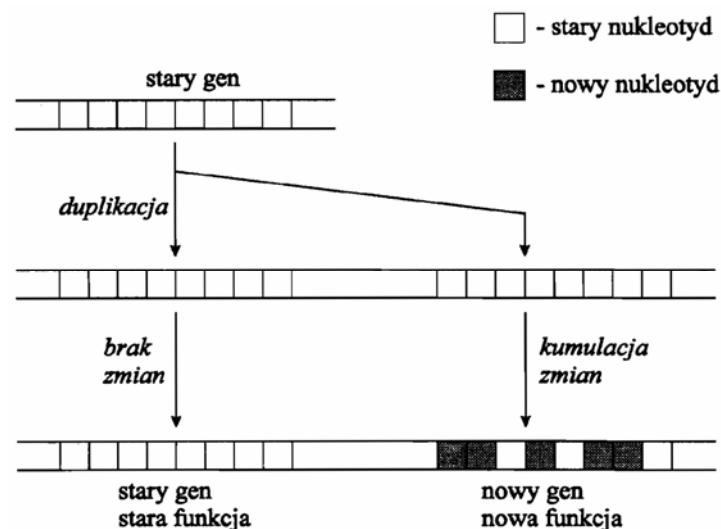
² Są jeszcze mutacje innego typu od opisanej.

³ Fenotyp - całość budowy i funkcji organizmu, będąca skutkiem zarówno jego zapisu genetycznego jak i wpływów środowiska; o ile genotyp stanowi „przepis” na organizm, to fenotyp można uznać za „gotowy wyrób”.



RYCINA 2.3. Powstanie nowego allelu. Nowy allel istniejącego genu tworzy się na skutek mutacji punktowej polegającej na wymianie jednego nukleotydu w nici DNA na inny. Stare nukleotydy oznaczone są jasnymi kwadracikami, zaś nowy („zmutowany”) nukleotyd - kwadracikiem zaciemnionym.

Możliwe jest jednakże powstanie zupełnie nowych genów. Zachodzi to na drodze duplikacji (podwojenia) pierwotnego genu - w wyniku tej mutacji powstają jego dwie identyczne kopie. Jedna z tych kopii, tak jak poprzednio, koduje pewne białko pełniące jakąś funkcję w organizmie. Druga natomiast może ulegać licznym mutacjom i tym samym kumulować w sobie zmiany genetyczne. Nie grozi to utratą funkcjonalności produkowanego białka, ponieważ jest ono nadal syntetyzowane w oparciu o pierwszą, niezmienną kopię genu. Może się natomiast okazać, że białko kodowane przez drugą, zmienioną kopię jest przydatne do wykonywania jakiejś innej funkcji w organizmie, na przykład katalizuje inną reakcję niż białko oryginalne. W ten sposób druga kopia stałaby się nowym genem kodującym nowe białko. Cała ta sekwencja zdarzeń przedstawiona została na rycinie 2.4. Powstawanie nowych genów często prowadzi do wzrostu złożoności organizmu.



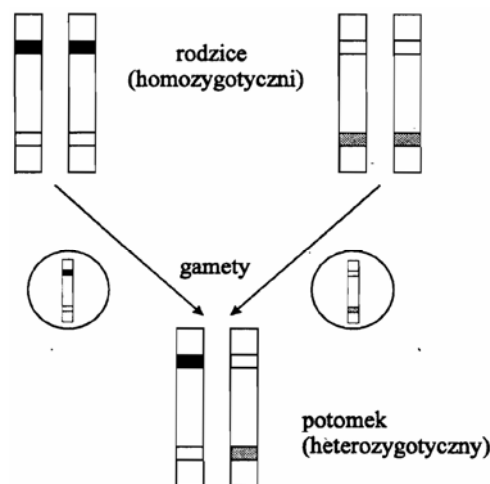
RYCINA 2.4. Powstanie nowego genu. Stary gen ulega duplikacji, w wyniku czego powstają jego dwie kopie. Jedna z nich dalej koduje to samo białko, które było kodowane dotychczasowo, natomiast druga gromadzi liczne mutacje, w wyniku których koduje już inne białko (o innej sekwencji aminokwasów), mogące pełnić nową, użyteczną funkcję.

Nowe geny powstałe w wyniku wielokrotnej duplikacji, która zaszła stosunkowo niedawno w czasie ewolucyjnym, tworzą tzw. „rodziny” genów, czyli ich grupy cechujące się dużym podobieństwem w sekwencji nukleotydów oraz w strukturze i funkcji kodowanych przez nie białek, będącym świadectwem wspólnego pochodzenia. W skład jednej z takich grup u ssaków wchodzi gen kodujący łańcuch α hemoglobiny, gen kodujący łańcuch β hemoglobiny oraz gen kodujący łańcuch mioglobiny. Wszystkie te łańcuchy polipeptydowe

charakteryzują się zbliżoną sekwencją aminokwasów, połączone są z grupą hemową i zdolne są do wiązania tlenu, przy czym dwa łańcuchy α i dwa łańcuchy β formują cząsteczkę hemoglobiny, która jest tetramerem (białkiem składającym się z 4 podjednostek) przenoszącym tlen we krwi, natomiast będąca monomerem (zawierająca tylko 1 łańcuch polipeptydowy) mioglobina transportuje tlen w mięśniach.

Nowe geny mogą także powstawać na skutek **tasowania egzonów**. Jak pamiętamy, geny eukariotyczne składają się z odcinków kodujących (egzonów) leżących na przemian z odcinkami niekodującymi (intronami). Poszczególne egzony często kodują różne regiony (domeny) białek odpowiedzialne za specyficzne funkcje, na przykład aktywność katalityczną, wiązanie jonów metali, zakotwiczenie w błonach białkowo-lipidowych itp. Domeny białek odgrywają tu rolę klocków, które można układać w różne kombinacje, otrzymując w ten sposób białka o różnych wypadkowych właściwościach. Przypuszcza się, że wiele nowych genów powstało poprzez „zestawienie” razem różnych egzonów pochodzących z rozmaitych genów. Funkcja białek kodowanych przez takie nowe geny była pochodną funkcji składających na te białka domen.

Dodatkowym, wtórnym w stosunku do mutacji źródłem zmienności genetycznej organizmów w populacji jest **rekombinacja** informacji genetycznej. W przypadku rozmnażania płciowego przejawia się ona w powstawaniu osobników będących **heterozygotami** ze względu na pewne geny. Ponieważ osobnik potomny powstały w procesie rozmnażania płciowego otrzymuje po połowie chromosomów od każdego z rodziców, w jego genomie mogą się spotkać mutacje powstałe wcześniej niezależnie u różnych osobników (rodziców lub ich przodków). Jeżeli nawet rodzice byli homozygotyczni ze względu na pewne allele, to potomek może stać się heterozygotyczny w odniesieniu do tych alleli – zobacz rycina 2.5.

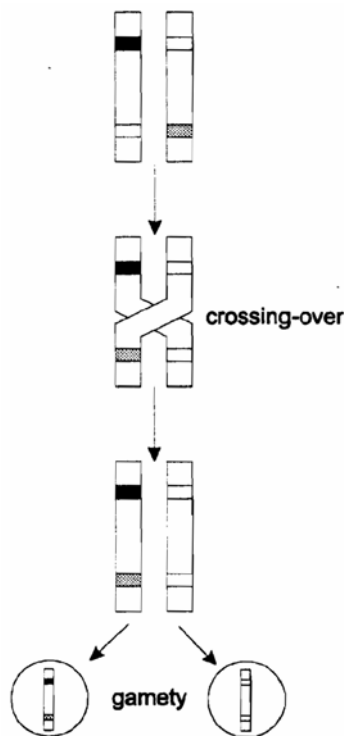


RYCINA 2.5. Rekombinacja informacji genetycznej przy rozmnażaniu płciowym. Homozygotyczni rodzice, posiadający te same allele w obu homologicznych (tworzących parę) chromosomach mogą wytworzyć heterozygotycznego potomka, posiadającego różne allele. Na schemacie u każdego z rodziców i u potomka przedstawiono jedną parę homologicznych chromosomów. Zaznaczono na nich dwie *loci*, z których każda może zawierać jeden z dwóch alleli (ciemny lub jasny pasek) danego genu. Rodzice są homozygotyczni pod względem obu *loci*, natomiast ponieważ posiadają oni różne allele, potomek jest heterozygotyczny w obu *loci*.

Wydatnie zwiększa to ilość kombinacji, w jakich mogą występować rozmaite allele poszczególnych genów (różne allele powstają właśnie na drodze mutacji). Informacja genetyczna potomka może więc być bardziej różnorodna, niż każdego z rodziców. Natomiast u organizmów o bezpłciowym sposobie rozmnażania, aby dwie mutacje się spotkały,

musiałyby one powstać w obrębie tego samego klonu - jest to znacznie mniej prawdopodobne. Z tego powodu organizmy rozmnażające się płciowo ewoluują szybciej oraz osiągają większy stopień skomplikowania struktury i bogactwo form, niż organizmy o bezpłciowym sposobie rozmnażania. Duża zmienność genetyczna, gwarantowana przez rozród płciowy, posiada szczególne znaczenie zwłaszcza w środowiskach zróżnicowanych i szybko zmieniających się. Biseksualny sposób rozmnażania powoduje „uwspólnienie” wszystkich genów w populacji oraz umożliwia ich zestawianie w najrozmaitsze kombinacje, z których najlepsze są w stanie sprostać niestabilnym warunkom środowiska. O ogromnym znaczeniu ewolucyjnym rozmnażania płciowego świadczy jego powszechność w świecie żywym.

Dodatkowym czynnikiem wytwarzającym zmienność rekombinacyjną u organizmów diploidalnych jest zjawisko **crossing-over**, zachodzące podczas mejozy. Polega ono na przerwaniu nici DNA naprzeciw siebie w obu chromosomach homologicznych i połączeniu ich „na krzyż”, tak że chromosomy wymieniają się częściami leżącymi po obu stronach miejsca przerwania - zobacz rycina 2.6.

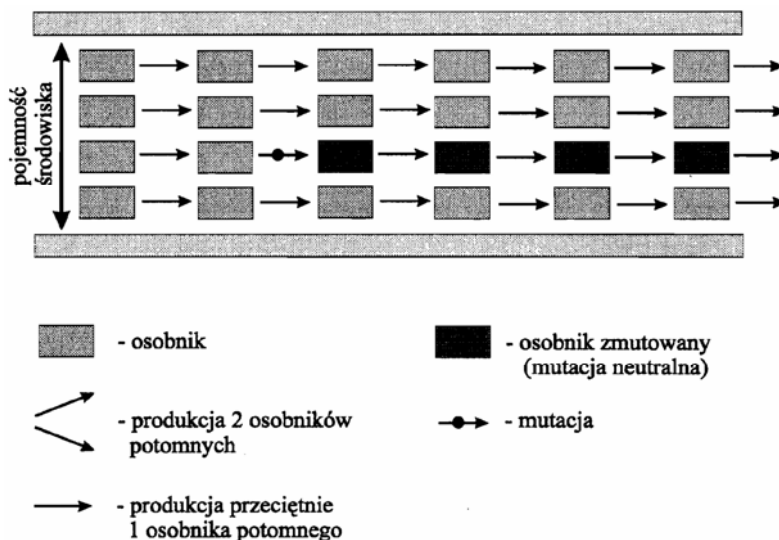


RYCINA 2.6. Rekombinacja genetyczna przy crossing-over. Homologiczne chromosomy pękają naprzeciw siebie i wymieniają się końcami. Powstają nowe chromosomy o nowej kombinacji alleli (jasne i ciemne paski). Są one następnie rozdzielane w podziale mejozy przy produkcji gamet i mogą być przekazywane potomstwu.

Podczas gdy proces rozmnażania płciowego (umożliwiający powstawanie heterozygot) powoduje układanie w różnych kombinacjach całych chromosomów (jest to możliwe dzięki **przypadkowej segregacji** chromosomów w mejozie), to crossing-over pozwala na tasowanie informacji genetycznej wewnątrz chromosomów, a więc powstawanie nowych pod względem genetycznym chromosomów (zawierających różne kombinacje alleli). Mogą być one przekazywane (poprzez gamety) osobnikom potomnym. Zarówno rozród płciowy, jak i crossing-over są wydajnym źródłem zmienności rekombinacyjnej. Ze względu na to jednak, że rekombinacja tylko miesza, tasuje różnorodność genetyczną wytworzoną wcześniej przez mutacje, nazywamy ją **wtórny** generatorem zmienności.

Łączny efekt mutacji i rekombinacji powoduje zatem genetyczne zróżnicowanie osobników w obrębie populacji. Wróćmy do ryciny 2.2 i zobaczmy, co się stanie, kiedy w genomie któregoś z osobników nastąpi mutacja. Wyróżniamy trzy rodzaje mutacji ze względu na rodzaj efektu wywieranego przez nie na osobnika będącego nosicielem tych mutacji: neutralne, szkodliwe i korzystne. Mutacje **neutralne** nie przynoszą ani szkody, ani pożytku. Może się tak dzieć w przypadku, kiedy ze względu na degenerację kodu genetycznego zmiana danego nukleotydu w kodonie na inny nie zmienia kodowanego aminokwasu (pamiętamy, iż niektóre aminokwasy kodowane są przez kilka kodonów). Kiedy indziej, nawet jeżeli w wyniku mutacji kodowany jest inny aminokwas, może to nie wpłynąć na strukturę i funkcję całego białka, szczególnie jeżeli chodzi o aminokwas leżący w łańcuchu białkowym poza ważnymi rejonami tego białka, np. poza centrum aktywnym enzymu. W końcu, mutacja neutralna może spowodować jakiś dostrzegalny efekt fenotypowy, nie mający jednak wpływu na funkcjonowanie organizmu - na przykład zmianę w rozkładzie plamek na muszli ślimaka.

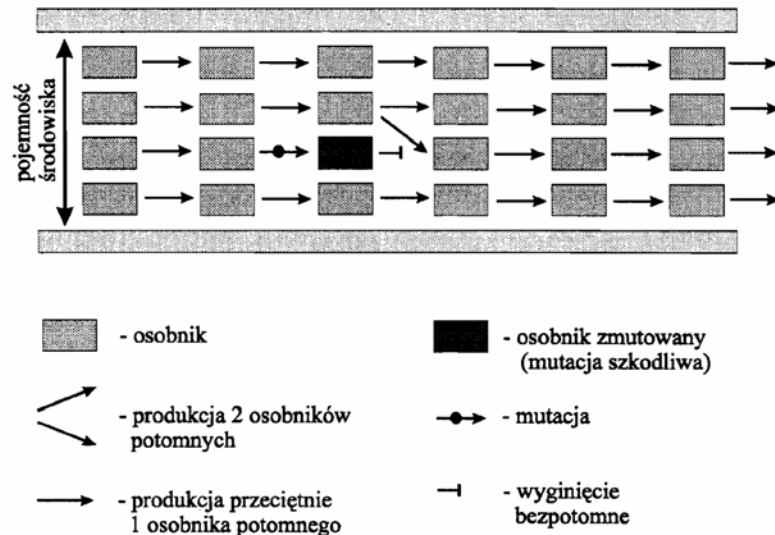
Ogólnie rzecz biorąc, mutacje neutralne nie wpływają na szanse przeżycia posiadających je osobników oraz pozostawienia przez nie potomstwa. Osobniki te rozmnażają się równie efektywnie, jak osobniki bez mutacji i wobec tego ich potomstwo będzie egzystowało w populacji obok potomstwa tych ostatnich. Ilustruje to rycina 2.7.



RYCINA 2.7. Efekt mutacji neutralnej. Mutacja neutralna (kropka) powoduje pojawienie się osobnika zmutowanego (ciemny prostokąt), który ma statystycznie takie same szanse przeżycia i pozostawienia potomstwa, jak osobniki niezmutowane (jasne prostokąty). Mutacja neutralna nie będzie ani eliminowana, ani rozprzestrzeniana w populacji.

Widać z niej, że mutacja neutralna nic nie zmienia - zmutowany osobnik produkuje osobniki potomne z równą wydajnością, jak przed zajściem mutacji, a więc ma statystycznie takie same szanse na przekazanie zmutowanego genu następnemu pokoleniu, jak inne osobniki - na przekazanie genów niezmutowanych. Gromadzenie się mutacji neutralnych może powodować zmianę składu genetycznego populacji (porównaj teorię mutacji neutralnych przedstawioną w poprzednim podrozdziale). Mutacje neutralne, chociaż wpływają na zmianę składu genetycznego populacji, nie wpływają istotnie na cechy fenotypowe organizmów, nie mogą zatem prowadzić ani do zmian przystosowawczych, ani do wzrostu złożoności. Tego rodzaju „ewolucja” jest całkowicie przypadkowa i bezkierunkowa, chociaż często przygotowany przez nią „materiał” genetyczny może stracić swą neutralność i okazać się korzystny w nowych warunkach.

Wiele mutacji jest **szkodliwych**, a więc wpływa ujemnie na szanse przeżycia i wyprodukowania potomstwa. W skrajnym przypadku mutacji letalnych (śmiertelnych) następuje nieuchronna śmierć noszącego je organizmu przed osiągnięciem zdolności do rozmnażania. Jako przykład może służyć mutacja w genie kodującym jakiś enzym niezbędny dla metabolizmu⁴, powodująca utratę zdolności katalitycznych przez ten enzym. Często efekt mutacji szkodliwej jest mniej drastyczny, obniżając tylko nieznacznie sprawność w produkcji potomstwa. W obu jednak przypadkach, wcześniej czy później (w przypadku mutacji letalnej - natychmiast) osobniki zmutowane zostaną wyparte z populacji przez efektywniejsze w przeżyciu i rozmnażaniu osobniki niezmutowane. Sytuację tę przedstawia rycina 2.8.

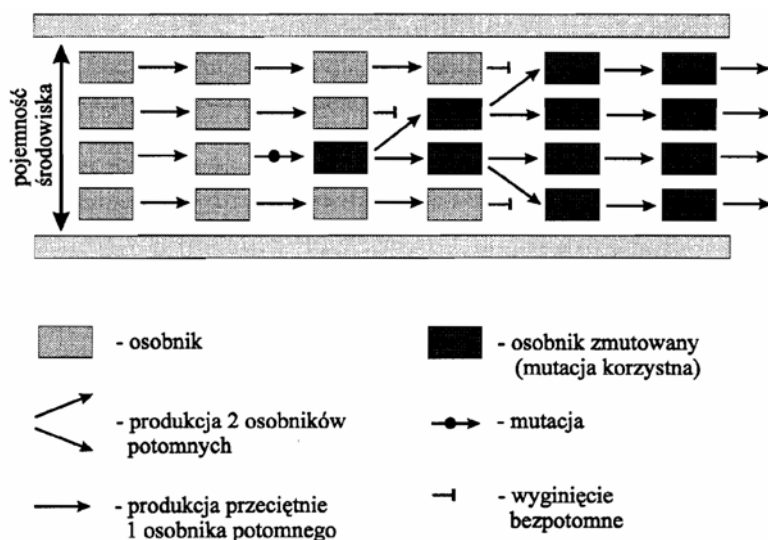


RYCINA 2.8. Efekt mutacji szkodliwej. Mutacja szkodliwa (kropka) zmniejszy szanse przeżycia i pozostawienia potomstwa, dlatego potomstwo osobników zmutowanych (ciemny prostokąt), także obdarzone tą mutacją, zostanie wcześniej lub później wyparte przez potomstwo osobników niezmutowanych (jasne prostokąty). Mutacja szkodliwa zostanie wyeliminowana z populacji.

Widzimy, że na miejsce potencjalnego potomka osobnika z letalną mutacją „wskoczył” potomek innego, niezmutowanego osobnika, zapełniając „lukę” (w całkowitym wypełnieniu pojemności środowiska) powstałą na skutek śmierci osobnika obdarzonego tą mutacją.

Nieliczne mutacje mogą okazać się **korzystne**, to znaczy dać zmutowanemu osobnikowi przewagę nad osobnikami niezmutowanymi pod względem sprawności w przeżyciu i/lub produkcji potomstwa. Jeżeli w wyniku mutacji pojawi się nowy enzym pozwalający na rozkład nieprzyswajalnej dotąd substancji odżywczej obecnej w środowisku, to zmutowany osobnik zyska oczywistą przewagę nad osobnikami nie posiadającymi tego enzymu. Będzie on w stanie łatwiej uniknąć głodu, szybciej rosnąć i wyprodukować więcej potomstwa. Jego potomstwo będzie stopniowo wypierać potomstwo innych osobników, aż w końcu cała populacja będzie się składać z osobników posiadających enzym. Ten przypadek ilustruje rycina 2.9.

⁴ Porównaj choroby genetyczne: fenyloketonuria i alkaptonuria, wywołane wrodzonym niedoborem aktywnej formy hydroksylazy fenyloalaniny i enzymów rozkładających tyrozynę.



RYCINA 2.9. Efekt mutacji korzystnej. Mutacja korzystna (kropka) zwiększy szanse przeżycia i pozostawienia potomstwa przez osobniki obdarzone tą mutacją (ciemne prostokąty) w porównaniu z osobnikami bez mutacji (jasne prostokąty). Potomstwo osobników zmutowanych zastąpi stopniowo osobniki niezmutowane i w końcu wszystkie osobniki w populacji będą nosicielami korzystnej mutacji.

Tutaj, po dwóch pokoleniach od momentu pojawienia się osobnika obdarzonego korzystną mutacją, cała pojemność środowiska zostaje wypełniona osobnikami będącymi nosicielami tej mutacji (korzystna mutacja może dodatkowo doprowadzić do zwiększenia pojemności środowiska - dostępność nowej substancji odżywczej spowoduje, że więcej osobników będzie się w stanie wyżywić). Korzystna mutacja sprawia, że organizm staje się lepiej przystosowany do swego środowiska. Opisana wyżej sytuacja może się powtórzyć i kolejna korzystna mutacja może zostać utrwalona w populacji. Zmiany genetyczne osobników w kolejnych pokoleniach będą więc miały charakter kumulatywny. Po wystarczająco długim okresie osobniki potomne będą się już istotnie różniły od swoich przodków. W końcu różnice te mogą być tak znaczne, że powstanie nowy gatunek. Powyższy proces nazywamy właśnie **ewolucją**.

Opisanym mechanizmem ewolucji jest **dobór naturalny**. Wyraża się on przeżywaniami osobników najlepiej przystosowanych, na skutek akumulacji korzystnych mutacji, do aktualnych warunków środowiska. Rywalizacja o zasoby środowiska może się toczyć pomiędzy osobnikami tego samego gatunku lub też różnych, często nawet bardzo mało spokrewnionych gatunków (np. wypieranie roślinożernych torbaczy australijskich przez sprowadzone z Europy króliki i owce). Mutacje korzystne w jednym środowisku mogą być niekorzystne w innym - zatem to środowisko stanowi wyznacznik przystosowania organizmów. Dinozaury były doskonale przystosowane do życia w tropikach ery mezozoicznej, natomiast niezdolne, w przeciwieństwie do pierwotnych ssaków, do przetrwania upadku meteorytu (oraz związanego z tym ochłodzenia klimatu i odcięcia światła słonecznego przez chmury pyłu) na przełomie kredy i trzeciorzędu. Z drugiej strony niektóre mutacje, podnosząc ogólną sprawność organizmu, mogą zwiększyć szanse jego przeżycia w wielu różnych środowiskach. Za przykład mogą służyć właśnie ssaki, które opanowały ogromną ilość środowisk na Ziemi (łądy, morza, powietrze, tropiki, strefę polarną, pustynie itp.).

Reasumując, ogólny schemat doboru naturalnego opiera się na czterech zasadniczych przesłankach:

- osobniki potomne **dziedziczą** cechy osobników rodzicielskich;

- w procesie **rozmnażania** produkowanych jest więcej osobników potomnych, niż jest w stanie przeżyć;
- wśród osobników panuje **przypadkowa zmienność**, spowodowana przez bezkierunkowe mutacje (oraz rekombinacje);
- przeżywają osobniki **najlepiej dostosowane** do egzystencji i rozmnażania się w danym środowisku.

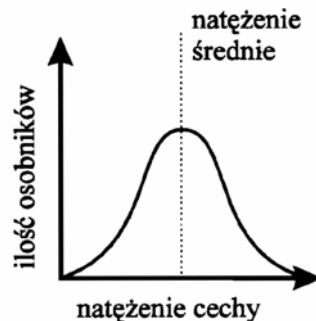
Dobór naturalny stanowi nieunikniony skutek istnienia organizmów żywych (rozmnażanie i dziedziczenie) oraz realiów świata fizycznego, w którym one żyją (ograniczona pojemność środowiska, nieuchronność błędów w kopiowaniu informacji genetycznej /mutacje/, cechy środowiska, do których organizmy muszą się dostosować). Potwierdza to tezę sformułowaną na początku tego rozdziału, że ewolucja stanowi nieodłączną cechę zjawiska życia, a zatem że organizmy żywe muszą ewoluować. Jednakże, chociaż dobór naturalny stanowi główny mechanizm ewolucji, może on współdziałać, lub nawet być zastąpiony przez pewne dodatkowe mechanizmy. Zostaną one omówione w następnych podrozdziałach.

Głównym celem każdego organizmu żywego jest przekazanie dalej swoich genów. Z tego powodu przystosowanie do środowiska, nadające kierunek doborowi naturalnemu, polega nie tylko na zdolności do przeżycia w tym środowisku, ale także do pozostawienia możliwie dużej ilości możliwie sprawnego potomstwa. To bowiem osobniki potomne są „nośnikami” genów odziedziczonych po rodzicach. W tym miejscu organizmy żywe napotykają jednak na dylemat, czy produkować dużą ilość słabo wyposażonego potomstwa, czy też „zdecydować” się na mniej liczebne potomstwo, ale za to lepiej je wyposażać (niemożliwe jest oczywiście wytwarzanie dowolnie wielkiej liczby dowolnie dobrze zaopatrzonego potomstwa ze względu na ograniczone możliwości energetyczne organizmu rodzicielskiego). Przez wyposażenie potomstwa rozumiemy tu ilość substancji odżywczych zgromadzonych w jajach lub nasionach, stopień rozwoju noworodków w momencie narodzin (u zwierząt żyworodnych), ewentualną opiekę nad potomstwem, zaopatrywanie go w pożywienie itp. Okazało się, że wybór którejś z tych skrajnych strategii (lub jakiejś strategii pośredniej) zależy od warunków środowiskowych danego gatunku. Strategia polegająca na produkcji małej ilości dobrze wyposażonego potomstwa (tak zwana **strategia K**) jest preferowana w wypadku, kiedy szanse przeżycia osobników potomnych są duże. Opłaca się wtedy zapewnić im możliwie dobry „start życiowy”, tak aby mogły skutecznie konkurować z innymi osobnikami tego samego gatunku. Jeżeli pojemność środowiska w danej populacji wynosi na przykład 1 000 osobników i w następnym pokoleniu urodzi się 1 000 osobników dobrze wyposażonych oraz 10 000 osobników słabo wyposażonych, to jest prawdopodobne, że, mając lepszy punkt startu, osobniki lepiej wyposażone zajmą całą (lub prawie całą) pojemność środowiska, natomiast osobniki słabo wyposażone, chociaż dziesięciokrotnie liczniejsze, przegrają konkurencję o zasoby naturalne i wyginą (z jedenastu tysięcy potomstwa dziesięć tysięcy musi zginąć ze względu na ograniczoną pojemność środowiska, wynoszącą jeden tysiąc, przeżyją zatem tylko najlepsi). Strategię K stosują (w mniejszym lub większym stopniu) wszystkie ssaki, które nie dość, że rodzą stosunkowo bardzo duże młode (zwłaszcza ssaki łożyskowe), to jeszcze przez długi czas zapewniają im pożywienie i ochronę.

Natomiast w warunkach, kiedy szanse przeżycia potomstwa są znikome, koniecznością staje się produkcja wielkiej jego ilości, tak aby przynajmniej nieliczne osobniki potomne były w stanie przetrwać. W tej sytuacji, ze względu na ograniczenia energetyczne, potomstwo musi być słabo wyposażone. Strategię tę, zwaną **strategią r**, stosuje wiele pasożytów, na przykład tasiemiec. Szansa połknięcia jaja tasiemca przez jego żywiciela jest bardzo niewielka, zatem tasiemiec musi wytwarzać wielkie ilości jaj, z konieczności słabo wyposażonych w substancje odżywcze.

Należy podkreślić, że dobór naturalny nie realizuje żadnego z góry nakreślonego planu. Pojawia się on w układach posiadających pewne, omówione wyżej właściwości i jest zjawiskiem tak samo bezcelowym, jak narastanie kryształów w przesyconym roztworze soli lub siła grawitacji powodująca spadanie kamieni oraz krążenie planet wokół Słońca. Jest rzeczą niewątpliwie zdumiewającą, że tak prosty mechanizm może doprowadzić do takiej złożoności i bogactwa form żywych. To właśnie stanowi o wielkiej doniosłości i płodności intelektualnej teorii ewolucji Darwina. Jednakże już proste procesy fizyczne mogą wytwarzać na swój sposób złożone obiekty - wystarczy przypomnieć sobie „kwiaty” „malowane” przez mróz na szybach. Zarówno zjawisko ewolucji, jak i pojawiania się lodowych kwiatów nie mają żadnego celu ani sensu - oba te zjawiska po prostu zachodzą. Należy jeszcze raz powtórzyć, iż dobór naturalny (i ewolucja) stanowi nieunikniony skutek istnienia organizmów żywych.

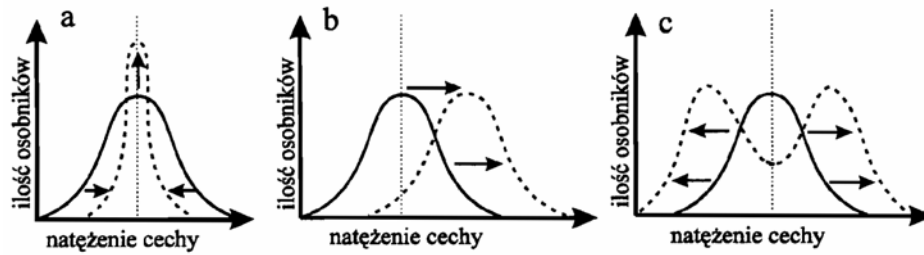
Można wyróżnić kilka rodzajów doboru ze względu na zmiany w rozkładzie natężenia jakiejś cechy fenotypowej w populacji, jakie on powoduje. Typowy rozkład natężenia cechy przedstawia rycina 2.10.



RYCINA 2.10. Rozkład natężenia danej cechy fenotypowej w populacji. Najwięcej jest osobników o średnim natężeniu cechy.

Na osi poziomej odłożone jest natężenie danej cechy (np. wielkości całego organizmu lub jego części, intensywności ubarwienia, szybkości przemian metabolicznych), natomiast na osi pionowej - względna ilość osobników, u których występuje cecha o danym natężeniu. Jak widać, najwięcej osobników charakteryzuje się średnim natężeniem danej cechy, podczas gdy ilość osobników o większym lub mniejszym natężeniu cechy szybko spada, w miarę jak wartość tego natężenia odchyła się od wartości średniej. To, że nie wszystkie osobniki obdarzone są jedną (odpowiadającą średniej) wartością natężenia cechy stanowi pochodną omawianej wyżej zmienności genetycznej, będącej wynikiem mutacji i rekombinacji.

Jeżeli średnia wartość natężenia cechy jest wartością optymalną w danych warunkach, to znaczy daje największe szanse na przeżycie i pozostawienie potomstwa, dobór naturalny będzie powodował, że coraz więcej osobników będzie się charakteryzowało średnią wartością natężenia cechy, a odchylenie od wartości średniej u pozostałych osobników stanie się coraz mniejsze. Taki dobór nosi nazwę **doboru stabilizującego**, jako że utrwała on już istniejące średnie natężenie cechy. Jego działanie przedstawia rycina 2.11a.



RYCINA 2.11. Rodzaje doboru naturalnego: a - stabilizujący, b - kierunkowy, c - różnicujący.

Krzywa rozkładu cechy w populacji zostaje ściśnięta - staje się ona wyższa i węższa. Dobór stabilizujący zachodzi z reguły w stałych warunkach środowiskowych, kiedy organizmy osiągnęły chwilowo najlepsze przystosowanie (pod względem danej cechy), na jakie je stać. Skrzydła u ptaka, na przykład, nie mogą być ani za krótkie, bo miałyby za małą powierzchnię nośną, ani za długie, bo poruszanie nimi wymagałoby zbyt wielkiego wysiłku. Długość skrzydeł jest stabilizowana przez dobór przy pewnej optymalnej wartości - odchylenia od niej zmniejszają sprawność lotu. Wartość ta zależy oczywiście od wielu czynników, jak ciężar ptaka czy typ lotu (trzepoczący, szybujący itp.).

Jednakże, zmiany w środowisku mogą zmienić optymalne natężenie danej cechy. Może ono także ulec zmianie na skutek modyfikacji innych cech - większość cech organizmu jest jakoś ze sobą skorelowanych (wpływają wzajemnie jedna na drugą). W takim przypadku dobór naturalny będzie powodował zmianę średniego natężenia cechy w kierunku natężenia optymalnego. W rezultacie, cała krzywa rozkładu natężenia cechy ulegnie przesunięciu w tym właśnie kierunku. Taki dobór nazywamy **doborem kierunkowym** – jego działanie przedstawia rycina 2.11b.

Trywialnym przykładem może być zwiększenie grubości futra w przypadku ochłodzenia się klimatu. Dobór kierunkowy prowadzić może do stopniowej przemiany jednego gatunku w drugi (ewolucji filetycznej, o której za chwilę).

Może się wreszcie stać, że korzystne będzie albo zwiększenie, albo zmniejszenie natężenia danej cechy. Jeżeli pojawi się nowy drapieżnik, to dobór naturalny może premiować zarówno zwiększenie rozmiarów ciała jego ofiary, aby mogła się ona skuteczniej bronić, jak i zmniejszenie rozmiarów ciała, ułatwiające ukrycie się. W takim przypadku część osobników w populacji zaczęłaby ewoluować w kierunku zwiększania rozmiarów, podczas gdy pozostała część - w kierunku ich zmniejszenia. Powstałyby dwie optymalne wartości natężenia cechy wielkości ciała i krzywa rozkładu natężenia cechy stałaby się dwugarbna. Ten typ doboru, zwany **doborem różnicującym**, przedstawia rycina 2.11c.

Dobór różnicujący może być jednym z mechanizmów prowadzących do rozszczepienia danego gatunku na dwa gatunki potomne (specjacji, która zostanie omówiona nieco dalej).

Istnieje jeszcze jeden rodzaj doboru, a mianowicie dobór apostatyczny, dążący do jak największego zróżnicowania osobników w obrębie populacji, preferujący pojawianie się form nietypowych. Może to być przydatne w przypadku drapieżnictwa. Drapieżnikowi najłatwiej jest rozpoznać typowo wyglądające osobniki ofiary, tak więc osobniki o odmiennym wyglądzie będą miały większe szanse na przeżycie. Pasożyty również najczęściej bywają przystosowane do atakowania najpospoliciej występujących form (np. pod względem biochemicznym) swego żywiciela, co ułatwia innym formom uniknięcie lub zwalczenie infekcji. W przypadku omówionego poniżej doboru płciowego, nietypowo wyglądającym samcom czasem łatwiej jest zwrócić uwagę samic. Wszystkie te mechanizmy sprzyjają przekazaniu swych genów potomstwu przez osobniki o cechach odbiegających od przeciętnej.

Ciekawy przypadek doboru naturalnego stanowi **dobór preferujący heterozygoty**. Ma on miejsce wtedy, gdy z dwu alleli jakiegoś genu każdy przynosi (w danych warunkach) jakieś korzyści, których nie daje drugi allel. W takiej sytuacji organizm heterozygotyczny, a więc zawierający po jednej kopii każdego z alleli, będzie lepiej przystosowany (odniesie „podwójną” korzyść), niż organizm homozygotyczny, zawierający dwie kopie jednego z alleli. Często przytaczanym przykładem doboru preferującego heterozygoty jest przypadek choroby dziedzicznej zwanej **anemią sierpowatą**. Przyczynę tej choroby stanowi mutacja w genie kodującym łańcuch β hemoglobiny (białka przenoszącego tlen w czerwonych ciałkach krwi - erytrocytach, składającego się z czterech łańcuchów polipeptydowych - dwóch α i dwóch β), powodująca zamianę jednego aminokwasu w tym łańcuchu na inny. Mutacja ta przejawia się fenotypowo w taki sposób, że czerwone krwinki mają tendencję do przyjmowania wydłużonego, sierpowatego kształtu, przez co zatykają naczynia włosowate i hamują przepływ krwi. Allel dziki (S) koduje funkcjonalny łańcuch β hemoglobiny, natomiast allel zmutowany (s) - łańcuch odpowiedzialny za chorobę. Osobniki homozygotyczne są albo normalnie zdrowe (SS), albo z reguły umierają w dzieciństwie (ss), natomiast osobniki heterozygotyczne (Ss), zawierające oba rodzaje łańcucha β , wykazują pewien stopień upośledzenia. Dobór naturalny powinien zatem eliminować zmutowany allel s, dążąc do zastąpienia go dzikim allelem S. Tak też się dzieje w większości populacji ludzkich na całym świecie. Jednakże allel s utrzymuje się w niektórych regionach, charakteryzujących się dużą częstością występowania malarii, przede wszystkim w Afryce równikowej. Dzieje się tak ponieważ allel s (kodowany przez niego zmodyfikowany łańcuch β hemoglobiny) nadaje odporność na tę chorobę. Tam, gdzie zagrożenie śmiercią na skutek zarażenia malarią jest większe niż upośledzenie w funkcjonowaniu krwinek spowodowane obecnością jednego allelu s, osobniki heterozygotyczne Ss zyskują ewolucyjną przewagę zarówno nad osobnikami homozygotycznymi SS (narażonymi na malarię), jak i nad osobnikami homozygotycznymi ss (umierającymi przed osiągnięciem dojrzałości płciowej). W ten sposób oba allele, zapewniające obecność heterozygot, zostają utrwalone w populacji, a względna proporcja tych alleli odzwierciedla względny rozmiar przynoszonych przez nie szkód i korzyści.

Ewolucyjny cel każdego organizmu żywego jest bardzo „egoistyczny” - przekazać dalej własne geny. Znane są jednak w przyrodzie przypadki „altruizmu”, to znaczy pomocy innym osobnikom tego samego gatunku w rozprzestrzenianiu ich genów kosztem swojego własnego sukcesu reprodukcyjnego, co pozornie zaprzecza powyższemu twierdzeniu. Typowy przykład stanowią owady społeczne (termity, mrówki, pszczoły i niektóre osy), u których sterylne kasty (robotnice, żołnierze) „rezygnują” z produkcji swego własnego potomstwa, poświęcając się zwiększaniu sukcesu rozrodczego królowej poprzez opiekę nad jej potomstwem, zdobywanie pożywienia, obronę gniazda itp. Podobny podział na rozmnażającą się kastę płciową i pomagającą jej w reprodukcji kastę bezpłciową panuje wśród żyjących w norach, pozbawionych sierści gryzoni afrykańskich - goliców. W obu przypadkach sterylne kasty zdają się nie dbać o rozpowszechnianie własnych genów, co wygląda na sprzeczne z ich najlepiej pojętym interesem biologicznym (ewolucyjnym) i wobec tego dobór naturalny powinien geny odpowiedzialne za powstawanie takich sterylnych osobników natychmiast eliminować.

Jednakże, po bliższym przyjrzeniu się temu problemowi, paradoks znika. Sedno sprawy leży w fakcie, że bezpłodne osobniki łączy bliskie pokrewieństwo z królową, będącą albo ich matką, albo siostrą. Dlatego też posiadają one wiele wspólnych z nią genów. Stopień pokrewieństwa pomiędzy matką i córką, określający względny udział wspólnych genów w genomie, wynosi 0,5, ponieważ córka otrzymuje po połowie genów od matki i od ojca. U większości zwierząt takie samo pokrewieństwo (0,5) występuje pomiędzy dwiema siostrami, jako że (na skutek przypadkowego rozdziału chromosomów w mejozie poprzedzającej

produkcję gamet) mają one przeciętnie wspólną połowę genów pochodzących od ojca oraz połowę genów pochodzących od matki. U błonkówek (mrówki, pszczoły, osy) stopień pokrewieństwa pomiędzy siostrami jest nawet wyższy (0,75), gdyż ze względu na haploidalność samców siostry mają wspólną połowę genów pochodzących od matki oraz wszystkie geny pochodzące od ojca. Osobniki sterylne zatem, promując reprodukcję królowej, przyczyniają się tym samym w jakimś stopniu także do propagacji (rozprzestrzeniania) własnych genów. Jeżeli w ten sposób będą przekazywać swoje geny efektywniej, niż gdyby same zajęły się rozrodem, to dobór naturalny utrwali tego rodzaju strategię. Wystarczy, jeżeli zachowanie „altruistyczne” zwiększy ilość potomstwa wytworzonego przez królową (o stopniu pokrewieństwa 0,5 w stosunku do danego osobnika) o liczbę ponad dwukrotnie większą, niż ilość potomstwa, którą ten osobnik byłby w stanie sam wyprodukować. Opisaną wyżej strategię ewolucyjną nazywamy **doborem krewniaczym**.

Inny rodzaj pozornego „altruizmu” można spotkać u organizmów posiadających na tyle rozwinięty układ nerwowy, aby poszczególne osobniki mogły się nawzajem rozpoznawać. Dodatkowo, wielkość grupy, w której żyją takie organizmy nie może być zbyt wielka, tak aby wszyscy jej członkowie znali się wzajemnie. W tym przypadku strategia polega na tym, aby pomagać tylko tym osobnikom, które tę pomoc odwzajemniają. Z tego powodu taki rodzaj „altruizmu” nosi nazwę **altruizmu odwzajemnionego**. Ponownie, opiera się on na czysto egoistycznej kalkulacji: „Jeżeli ty pomożesz mnie, to ja pomogę tobie”. Koszty kooperacji muszą być przy tym niższe, niż czerpane z niej zyski. Za przykład altruizmu odwzajemnionego może służyć wzajemne iskanie się małp, polegające na usuwaniu pasożytów z sierści. Oczywiście wygodniej jest dwóm małpom iskać sobie nawzajem części ciała będące poza zasięgiem wzroku osobnika, do którego one należą (np. plecy lub głowa), niż kiedy każda z małp musiałaby to robić sama, „po omacku”.

Przypadek altruizmu krewniaczego i altruizmu odwzajemnionego doprowadził badacza mrówek Edwarda Wilsona do koncepcji filozoficzno – naukowej zwanej **socjobiologią**. Wedle tego poglądu wszystkie zachowania człowieka oraz wytwory jego kultury można wytłumaczyć jako skutek działania doboru naturalnego. Rzeczywiście, uwarunkowania biologiczno-ewolucyjne sięgają zaskakująco daleko w pozornie czysto „humanistyczne” zachowania ludzkie. Jednakże, skrajna socjobiologia, mówiąca, że wszystkie cechy ludzkich społeczeństw da się sprowadzić do biologii, była słusznie krytykowana jako wyraz przekonań skrajnych, nie biorących pod uwagę istnienia psychicznego i kulturowego poziomu rzeczywistości, rządzącego się innymi prawami, niż poziom biologiczny (tak jak poziom biologiczny posiada prawa nieobecne na poziomie fizycznym i odróżniające go od tego poziomu, jak chociażby dobór naturalny).

Efekt doboru naturalnego może przejawiać się na kilku poziomach. Są to:

- **poziom molekularny**; dobór naturalny powoduje rozprzestrzenianie się pewnych genów (będących odcinkami DNA) w populacji, natomiast eliminację innych; oznacza to automatycznie upowszechnianie lub eliminację kodowanych przez te geny białek;
- **poziom osobniczy**; dobór naturalny sprzyja przeżyciu oraz pozostawieniu potomstwa przez osobniki lepiej przystosowane; działa zatem na całe fenotypy będące wypadkową współdziałania wielu genów;
- **poziom gatunkowy**; dobór naturalny, z jednej strony, prowadzi do powstawania nowych gatunków, z drugiej zaś - może przejawiać się jako rywalizacja pomiędzy różnymi, nawet daleko spokrewnionymi gatunkami konkurującymi o te same zasoby środowiska;
- **poziom ekosystemów**; w ekosystemie następuje wspólna ewolucja (koewolucja) gatunków, pomiędzy którymi zachodzą rozmaite zależności, na przykład drapieżnictwo, pasożytnictwo, symbioza, komensalizm lub konkurencja; poszczególne gatunki współtworzą sobie nawzajem swoje środowiska (środowisko to nie tylko warunki fizyczne, ale także, a często przede

wszystkim, inne organizmy); cały ekosystem, ze swoją skomplikowaną siecią współzależności, to właśnie wynik owej koewolucji.

Na koniec tego podrozdziału można zapytać, co właściwie ewoluuje na skutek działania doboru naturalnego: organizmy, ich cechy, populacje czy może całe gatunki? Różni ewolucjoniści dają różne odpowiedzi na to pytanie. Dawkins w swojej znanej książce „Samolubny gen” lansuje tezę, że tak naprawdę to ewoluują poszczególne geny, które „dbają” wyłącznie o swoje własne interesy, próbując powielić się w jak największej ilości kopii. W tym ujęciu organizmy żywe, łącznie z człowiekiem, stają się tylko chwilowymi „nośnikami” dla sterujących ich rozwojem genów. **Samolubne geny** swój sukces reprodukcyjny realizują poprzez możliwie owocny udział w tworzeniu sprawnego fenotypu całego organizmu. Ich rozprzestrzenianie się zachodzi poprzez rozmnażanie się zawierających te geny organizmów. Aby organizm przeżył i pozostawił potomstwo w swoim środowisku, jego geny muszą ze sobą współdziałać, dlatego też każdy gen stara się znaleźć w jak najlepszym „towarzystwie” innych genów. W genomie większości organizmów istnieją jednak sekwencje DNA jeszcze bardziej „egoistyczne”, niż „zwykłe” geny (tzw. **Pasożytnicze DNA**) – nie współdziałają one z innymi genami w rozmnażaniu się całego organizmu, lecz dążą do produkcji jak największej ilości kopii samych siebie w obrębie genomu tego organizmu. To właśnie pasożytnicze DNA nasunęło Dawkinsowi koncepcję samolubnego genu.

Jednakże twierdzenie, że to właśnie same geny ewoluują, stanowi niewątpliwie istotne uproszczenie. Ewolują bowiem przede wszystkim **układy samopowielające się**, złożone w najprostszym przypadku (patrz rozdział I) z kwasów nukleinowych i białek. Trzeba pamiętać, iż sekwencja nukleotydów w genach nie ma żadnego „sensu” bez kodu genetycznego, a więc bez przyporządkowania tej sekwencji odpowiedniej kolejności aminokwasów w kodowanym przez dany gen białku. To, co zmienia się w trakcie ewolucji, to tożsamość, czyli **cechy osobnicze** danego układu samopowielającego się, powstające przez współdziałanie jego różnych elementów, z których oczywiście bardzo istotnym jest informacja genetyczna. Często jednak zapomina się, że informacja genetyczna to nie tylko informacja zapisana w sekwencji nukleotydów w DNA, ale także informacja o sposobie „odczytywania” tej sekwencji przez aparat translacyjny⁵. Podobnie, informacja zawarta w tej książce to nie tylko pewien ciąg liter, ale także znajomość przez Czytelnika języka polskiego oraz (mam nadzieję) pewnych podstaw biologii wyniesionych ze szkoły średniej. O ile zatem koncepcja samolubnego genu wydaje się ciekawa jako oryginalne sformułowanie problemu, to niewątpliwie naświetla ona problem w sposób nieco jednostronny. Poza tym, jak diskutowaliśmy przed chwilą, ewolucja informacji genetycznej polega nie tylko na zmienianiu się istniejących genów, ale także na powstawaniu nowych genów. Na ten ostatni temat koncepcja Dawkinsa ma niewiele do powiedzenia.

2.3 Dobór sztuczny

W doborze naturalnym rolę czynnika selekcyjnego pełni środowisko – to ono określa, które osobniki są najlepiej przystosowane. W doborze sztucznym rolę środowiska przejmuje człowiek wybierając kryteria stanowiące podstawę do selekcji. Z reguły kryterium takim jest użyteczność. Może wyrażać się ona w wydajności w produkcji mięsa lub mleka u krów, wysokości plonów i odporności na szkodniki u roślin hodowlanych, siły albo szybkości u

⁵ Zauważmy, że aby powstał nowy organizm ludzki, nie wystarczy „nagie” DNA z zapłodnionej komórki jajowej. Potrzebny jest jeszcze aparat odczytu informacji genetycznej (np. mRNA, tRNA, rybosomy), cała komórka zygoty przeprowadzająca wszystkie potrzebne przemiany metaboliczne, organizm matki zapewniający odpowiednie warunki rozwoju płodu, a w końcu obaj rodzice sprawujący opiekę nad noworodkiem.

koni. Często decydują też względy estetyczne, jak to ma miejsce w przypadku hodowli psów, kotów i gołębi. W wyniku doboru sztucznego została wytworzona ogromna ilość ras i odmian. Mogą one bardzo różnić się pomiędzy sobą - wystarczy porównać ratlerka z wyżłem lub buldogiem. Zwierzęta i rośliny hodowlane, a także zwierzęta domowe pochodzą od swych dziko żyjących przodków, które zostały przez człowieka udomowione i poddane sztucznemu doborowi. Jako przykład może służyć pochodząca od dzika świnia.

Dobór sztuczny polega na tym, że do rozmnażania dopuszczane są tylko te osobniki, które w największym stopniu posiadają pożądane cechy. Można krzyżować ze sobą największe okazy trzody chlewnej, bydło z najbardziej mlecznych linii lub rośliny dające największe plony. Wśród ich potomstwa będzie oczywiście panowała pewna zmienność genetyczna spowodowana rekombinacją oraz nowo powstającymi mutacjami. Jeżeli znowu zostaną skrzyżowane osobniki o największym natężeniu użytecznej cechy, to kolejne pokolenie będzie miało skłonność do posiadania tej cechy w jeszcze większym stopniu. Po wielokrotnym powtórzeniu tej samej procedury otrzymane zostaną organizmy z reguły niezdolne do samodzielnej egzystencji w przyrodzie, ale za to mające o wiele bardziej wyrażone cechy przydatne człowiekowi, niż ich wolno żyjący przodkowie. Zwiększania natężenia jakiejś cechy nie można oczywiście prowadzić w nieskończoność - w końcu na przeszkodzie temu stanie wyczerpanie zmienności mutacyjnej i rekombinacyjnej oraz ograniczenia wynikające z fizycznych realiów świata (trudno byłoby wyhodować zwierzę lżejsze od wodoru), mechanizmów rozwoju embrionalnego (np. nie da się otrzymać świni z oczami na karku) lub zasad funkcjonalności (np. niemożliwe wydaje się wyhodowanie krowy z wymionami większymi od niej samej).

Nowe formy można także otrzymywać poprzez krzyżowanie różnych gatunków. Na przykład muł to efekt krzyżówki konia z osłem, a pszenżyto żyta z pszenicą. Pszenżyto, w przeciwieństwie do muła, jest płodne, a więc stanowi nowy gatunek, zawdzięczający swe istnienie człowiekowi.

2.4 Dobór płciowy

U wielu gatunków zwierząt rozmnażających się płciowo samce są jaskrawie i bogato ubarwione, wykonują skomplikowany rytuał godowy, przez długie godziny i dni starają się przywabić samice głosem lub też walczą o nie z innymi samcami. Wygląd natomiast i zachowanie się samic jest niepozorne a ich ubarwienie często ochronne (różnice w wyglądzie i budowie samców oraz samic nazywamy **dymorfizmem płciowym**). Różnice te biorą się z odmiennych strategii podyktowanych przez dobór płciowy. Koszty, jakie ponoszą samice w procesie rozrodu (produkcja jaj, ciąża, opieka nad potomstwem) są z reguły znacznie większe, niż koszty samców (produkcja nasienia). Każdej z płci w celu jak najefektywniejszego rozprzestrzenienia swoich genów „opłaca się” inna metoda postępowania. Oto strategie rozrodcze przyjęte przez samca i samicę:

- samiec: zapłodnić jak najwięcej samic; produkcja plemników wymaga niewiele nakładów energetycznych i teoretycznie samiec mógłby zapłodnić setki lub tysiące samic, zapewniając sobie ogromną ilość potomstwa;
- samica: być zapłodnioną przez najlepszego samca; wobec dużych nakładów energetycznych samica może wyprodukować tylko ograniczoną ilość potomstwa; wobec tego w jej interesie leży, aby było ono jak najsilniejsze i aby jej geny znalazły się w „towarzystwie” jak najlepszych genów pochodzących od samca.

Z tego właśnie powodu samce wielu ptaków starają się być jak najjaskrawiej upierzone albo też długo i intensywnie śpiewają, a samice wybierają te z nich, które robią to najlepiej. Dlatego też łanie akceptują byka jelenia, który wygrał walkę na rykowisku.

Pozostaje jeszcze do wyjaśnienia, z jakiego powodu samce o najintensywniejszym ubarwieniu lub największych rogach są właściwie najlepsze. Jedną z koncepcji głosi, że wytwarzanie kolorowej szaty godowej, długotrwały śpiew lub produkcja rogów oraz walki godowe są bardzo kosztowne energetycznie, a więc najlepiej dają sobie z tym radę samce najsilniejsze, najlepiej odżywione, będące w najlepszej kondycji ze względu na brak pasożytów itp.. Dlatego samicom opłaca się, aby to właśnie te samce były ojcami ich wspólnego potomstwa - zapewni to siłę i żywotność temu potomstwu. Następuje tu więc swoiste wyrównanie nakładów energetycznych - samice inwestują swą energię w rozród, natomiast samce - w doprowadzenie do rozrodu.

U niektórych gatunków sytuacja jest odwrócona. U płatkonogów, gdzie samce opiekują się potomstwem, to one ponoszą większe nakłady energetyczne rozrodu. W tym przypadku samice są jaskrawiej ubarwione od samców i to one, tokując, zabiegają o ich względy. Strategie poszczególnych płci ulegają tu więc zamianie.

Niekiedy dobór płciowy wchodzi w konflikt z doбором naturalnym. Jaskrawo ubarwione samce zwabiają nie tylko samice, ale także drapieżniki. Liczy się bilans zysków i strat - jeżeli zwiększenie prawdopodobieństwa swojej śmierci przez przyciągnięcie uwagi drapieżnika przewyższa zwiększenie szansy sukcesu rozrodczego z powodu atrakcyjnego wyglądu, to samcom będzie się opłacało wytwarzanie ubarwienia ochronnego, a nie kolorowej szaty godowej. Dlatego w niektórych populacjach cierników samce posiadają jaskrawe ubarwienie godowe, a w innych - nie, w zależności od ilości wrogów naturalnych w środowisku.

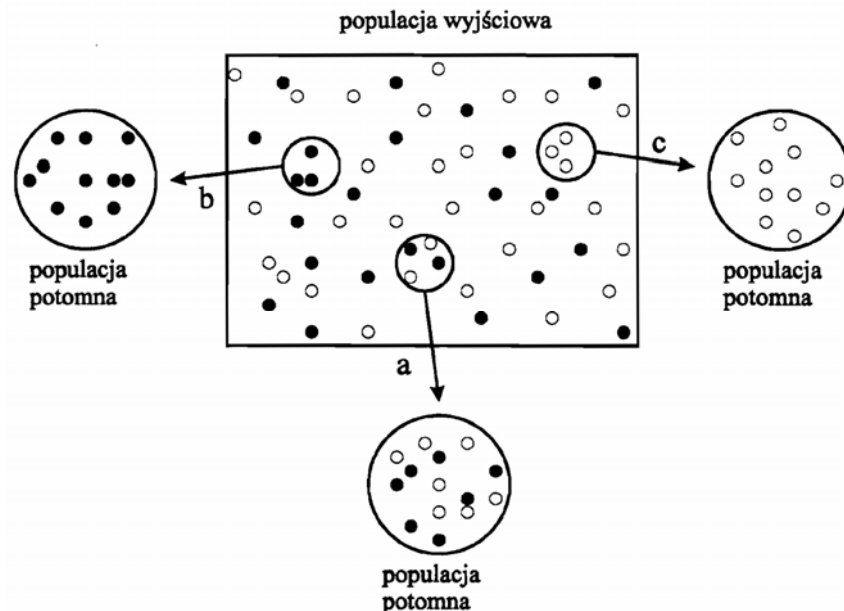
Wymarły jeleń olbrzymi (bardziej poprawnie zwany łośiem irlandzkim) posiadał ogromne poroże, nieznane u obecnie żyjących gatunków – wynik doboru płciowego. Kiedy jednak, na skutek zmian klimatycznych, jego środowisko zaczęło stopniowo zmieniać się z otwartych przestrzeni w las, poroże to nie pozwalało na poruszanie się pomiędzy pniami drzew. Cecha preferowana przez dobór płciowy i akceptowana przez dobór naturalny w poprzednich warunkach, okazała się fatalna w skutkach, kiedy warunki te uległy zmianie i dobór naturalny zaczął wywierać silną presję na eliminację wielkiego poroża – tak silną, że cały gatunek nie „zdążył” zmniejszyć rozmiarów poroża na czas i wyginął. Unaocznia to zależność kierunku i siły działania doboru naturalnego od warunków środowiskowych.

Dobór naturalny, sztuczny oraz płciowy są kierunkowymi mechanizmami ewolucji, jako że sprzyjają przemianom cech osobników w pewnym określonym kierunku, określonym przez warunki środowiska, wolę człowieka lub też strategie rozrodcze obu płci. W przeciwieństwie do nich, omawiany w następnym podrozdziale dryf genetyczny oraz gromadzenie mutacji neutralnych powodują przypadkowe i bezkierunkowe zmiany ewolucyjne.

2.5 Efekt założyciela i dryf genetyczny

Z efektem założyciela mamy do czynienia wtedy, kiedy mała, przypadkowo dobrana grupka osobników (w skrajnym przypadku może to być para - samiec i samica) z jakiejś populacji daje początek całej nowej populacji. Sytuacja taka ma na przykład miejsce, kiedy jakiś gatunek zasiedla wyspę, na której go wcześniej nie było. Kilka osobników tego gatunku, powiedzmy że jest to gryzoń, może przypląć przez otwarte morze na kłodzie drewna. Po dostaniu się na wyspę osobniki rozmnażają się aż do powstania całej nowej populacji. Istnieje duże prawdopodobieństwo, że na skutek takiego zdarzenia nowa populacja będzie się różniła genetycznie od starej. Zasadnicze znaczenie ma fakt, że liczebność grupy osobników - założycieli populacji jest niska.

Wyjściowa populacja jest oczywiście zróżnicowana genetycznie – rozmaite osobniki mogą różnić się pomiędzy sobą pod względem jakiejś cechy oraz alleli genu odpowiedzialnego za wykształcenie tej cechy. Przedstawia to rycina 2.12, gdzie poszczególne osobniki (małe kółeczka) w populacji wyjściowej (prostokąt) różnią się pomiędzy sobą pod względem jednej cechy, przedstawionej symbolicznie jako czarny (cecha obecna) lub biały (brak cechy) kolor poszczególnych kółeczek.



RYCINA 2.12. Efekt założyciela. Populacja wyjściowa zawiera zarówno osobniki posiadające jakąś cechę (ciemne kółeczka) lub jej nie posiadające (jasne kółeczka). Jeżeli niewielka grupa osobników z tej populacji da początek populacji potomnej, to na skutek przypadku ta populacja potomna może się składać z obu rodzajów osobników (a), tylko z osobników posiadających rozpatrywaną cechę (b) lub tylko z osobników nie posiadających tej cechy (c).

Częstość występowania danej cechy w populacji (oraz odpowiedzialnych za nią genów) jest określona i wyrażona prawdopodobieństwem, że dany osobnik będzie posiadał tę cechę. Jeżeli weźmiemy dużą grupę przypadkowych osobników, to jest niemal pewne, że częstość występowania rozpatrywanej cechy w tej grupie będzie zbliżona do częstości w całej populacji. Jeżeli jednak grupa będzie mała, to może ona zawierać, podobnie jak duża grupa, osobniki różniące się pomiędzy sobą pod względem danej cechy (przypadek a na rycinie 2.12), ale jest też całkiem prawdopodobne, że w takiej grupie znajdą się wyłącznie osobniki obdarzone daną cechą (przypadek b) lub wyłącznie osobniki tej cechy nie posiadające (przypadek c). O ile w przypadku „a” nowa populacja będzie podobna do populacji wyjściowej pod względem rozkładu danej cechy i odpowiedzialnych za nią alleli, to w przypadku „b” i „c” skład genetyczny populacji potomnej będzie całkowicie odmienny. Zjawisko to nazywamy **efektem założyciela**. Podobnie jak w przypadku doboru naturalnego, zmiana składu genetycznego populacji jest tożsama z ewolucją. A zatem efekt założyciela stanowi dodatkowy, pomocniczy mechanizm ewolucji biologicznej. Może on zachodzić w pewnych określonych okolicznościach, a mianowicie kiedy mała grupa osobników jakiegoś gatunku zasiedla nowy dla tego gatunku teren.

Efekt założyciela jest zjawiskiem jednorazowym. Jednakże, jeśli mała liczebność populacji utrzymuje się przez dłuższy czas, poszczególne allele mogą ulec eliminacji na drodze czystego przypadku. W ten sposób pierwotnie silnie zróżnicowana genetycznie

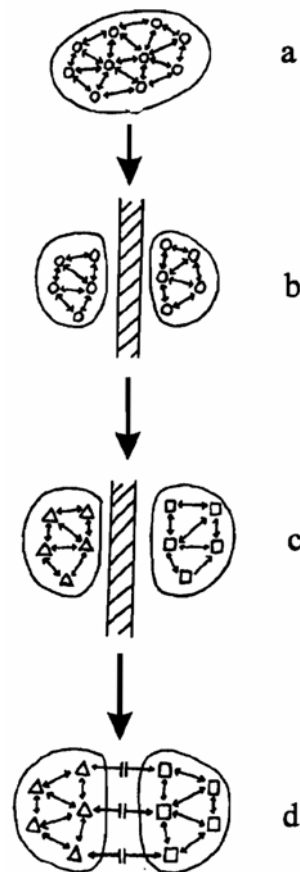
populacja ulega stopniowemu ujednoczeniu. Ten długotrwały proces prowadzący do genetycznego zubożenia małych populacji nazywamy **dryfem genetycznym**.

Ewolucja na drodze efektu założyciela i dryfu genetycznego ma charakter całkowicie przypadkowy i bezkierunkowy (kierunek ewolucji w przypadku doboru naturalnego narzucało przystosowanie do warunków środowiskowych).

2.6 Izolacja

Dwie populacje tego samego gatunku mogą ewoluować w dwóch różnych kierunkach (ewolucja rozbieżna, czyli dywergencja), co w końcu prowadzi do powstawania dwóch różnych odmian, a później gatunków (omawiane niżej zjawisko specjacji). Przyczyną rozbieżnej ewolucji może być odmienność środowisk, w jakich żyją te populacje (a więc różny kierunek doboru naturalnego), albo po prostu przypadek, czyli nagromadzenie się odmiennych mutacji. Aby jednak do tego doszło, osobniki z jednej populacji nie mogą się krzyżować z osobnikami z drugiej populacji, gdyż w przeciwnym razie nastąpiłoby wymieszanie alleli genów pomiędzy populacjami i różnice genetyczne pomiędzy nimi uległyby zatarciu. Utrzymaniu tych różnic, a więc rozbieżnej ewolucji, będą zatem sprzyjały wszelkiego rodzaju bariery uniemożliwiające albo ograniczające krzyżowanie się osobników pomiędzy populacjami, czyli po prostu izolujące je od siebie rozrodczo. Istnieje kilka rodzajów takiej izolacji.

Podstawowym jest **izolacja geograficzna**. W tym przypadku istnieje fizyczna bariera uniemożliwiająca kontaktowanie się ze sobą osobników z różnych populacji. Bardzo efektywną barierę tego typu stanowi morze, odgradzające od siebie organizmy lądowe żyjące na różnych kontynentach i wyspach. Na poszczególnych wyspach archipelagu Galapagos żyją odmienne, chociaż blisko ze sobą spokrewnione gatunki żółwi lądowych, powstałe najprawdopodobniej w wyniku izolacji geograficznej. Rolę bariery geograficznej mogą pełnić także łańcuchy górskie, rzeki, doliny, pustynie, strefy klimatyczne. Populacje po obu stronach bariery będą ewoluować niezależnie od siebie. Na skutek tej rozbieżnej ewolucji z czasem wykształcą się inne (omawiane niżej) rodzaje izolacji, uniemożliwiające krzyżowanie się osobników z populacji po obu stronach bariery nawet po usunięciu tej ostatniej. Jeżeli jednak bariera taka zostanie usunięta zanim osobniki z oddzielonych populacji staną się na tyle różne, że nie będą się krzyżować z innymi względów niż czysto fizyczna separacja, populacje te ponownie zleją się w jedną populację. Izolacja geograficzna odgrywa kluczową rolę w początkowym etapie różnicowania się wyjściowej populacji na nowe formy, odmiany i gatunki. Inne rodzaje izolacji świadczą z reguły o tym, że osobniki pomiędzy którymi następuje izolacja rozrodcza należą już do odmiennych gatunków (jak pamiętamy, potencjalna zdolność do swobodnego krzyżowania się w warunkach naturalnych i dawanie płodnego potomstwa stanowiła o przynależności osobników do jednego gatunku). Opisaną sytuację ilustruje rycina 2.13.



RYCINA 2.13. Działanie izolacji geograficznej. **a** - populacja wyjściowa, wszystkie osobniki swobodnie krzyżują się między sobą; **b** - dwie populacje rozdzielone barierą geograficzną, brak krzyżowania się osobników pomiędzy populacjami; **c** - populacje po obu stronach bariery ewoluują w odmiennych kierunkach; **d** - po usunięciu bariery osobniki z różnych populacji nie mogą się krzyżować ze względu na swoją odmienność (izolacja etologiczna, mechaniczna, gamet, bezpłodność mieszańców, upośledzenie potomstwa).

W wyjściowej populacji wszystkie osobniki mogą swobodnie krzyżować się ze sobą. W momencie pojawienia się bariery geograficznej (na przykład kiedy część osobników migruje z jednej wyspy na drugą) populacja wyjściowa zostaje rozdzielona na dwie populacje, których osobniki nie krzyżują się pomiędzy sobą. Na skutek rozbieżnej ewolucji osobniki w poszczególnych populacjach stają się na tyle odmienni, że nawet po usunięciu bariery geograficznej (np. wyłonienie się pomostu lądowego pomiędzy wyspami) nie mogą się już krzyżować pomiędzy nimi powstały w międzyczasie inne rodzaje izolacji rozrodczej. Świadczy to o tym, że powstały już dwa odrębne gatunki.

Rodzajem izolacji, która, podobnie jak izolacja geograficzna, przestrzennie odgranicza od siebie dwie lub więcej populacji jest **izolacja ekologiczna**. Zachodzi ona w przypadku, kiedy różne grupy osobników żyjące na tym samym terenie zasiedlają odmiennie nisze ekologiczne (nisza ekologiczna to całokształt warunków, w jakich żyje dany organizm: środowisko fizyczne, pożywienie, naturalni wrogowie, kryjówki itp.). Pomimo, iż żyją w bezpośrednim sąsiedztwie, osobniki z różnych grup mogą się ze sobą nie spotykać, a więc i nie krzyżować. Jeżeli z dwóch populacji jakiegoś gatunku ptaków jedna żeruje i gniazduje w lesie, druga zaś preferuje tereny otwarte, to populacje te będą się krzyżować przede wszystkim w swoim obrębie. Podobna sytuacja wystąpi w przypadku dwóch populacji jakichś mało ruchliwych (nielotnych) owadów, żerujących i kopulujących na dwóch różnych gatunkach roślin, nawet jeżeli gatunki te rosną na tej samej łące. Izolacja ekologiczna,

podobnie jak geograficzna, sprzyja rozbieżnej ewolucji różnych populacji i wykształceniu takich (omawianych niżej) rodzajów izolacji rozrodczej, które zapobiegają krzyżowaniu nawet w przypadku, kiedy osobniki z obu populacji zaczną się znowu spotykać.

Trzeci rodzaj izolacji zapobiegający spotykaniu się gotowych do rozrodu osobników z różnych grup to **izolacja sezonowa (czasowa)**. Ma ona miejsce w sytuacji, kiedy okres godowy u zwierząt lub pora kwitnienia u roślin zamieszkujących ten sam teren wypada w różnym czasie w roku. Osobniki z różnych izolowanych od siebie sezonowo populacji mogą się co prawda spotykać, ale z powodu rozminięcia się ich okresów rozrodczych albo jedno, albo drugie nie są przygotowane do rozmnażania, co skutecznie zapobiega ich wzajemnemu krzyżowaniu się.

Izolacja geograficzna, ekologiczna i sezonowa nie dopuszczają do spotkania się przygotowanych do rozmnażania osobników z różnych, izolowanych od siebie populacji. Populacje te jednak zachowują potencjalną zdolność do krzyżowania należących do nich osobników z osobnikami z innych populacji w przypadku usunięcia bariery izolującej. Należą więc one wciąż do jednego gatunku. Jednakże, rozbieżna ewolucja prowadzi w końcu do takich różnic pomiędzy poszczególnymi populacjami, że należące do nich osobniki nie mogą się nawet potencjalnie krzyżować w warunkach naturalnych. Powstałe w ten sposób nowe typy izolacji wytwarzają zatem barierę rozrodczą pomiędzy nowo powstałymi gatunkami. Bariery takie mogą nie dopuszczać do zapłodnienia (**izolacja prezygotyczna**) lub też upośledzać reprodukcję po zapłodnieniu (**izolacja postzygotyczna**). Do izolacji prezygotycznej należą w zasadzie także omówione wyżej typy izolacji działające wciąż w obrębie jednego gatunku: geograficzna, ekologiczna i sezonowa.

Wyróżniamy trzy typy izolacji prezygotycznej pomiędzy spotykającymi się osobnikami nowo powstałych gatunków. **Izolacja etologiczna (behawioralna)** powoduje, że każda z płci nie rozpoznaje osobników przeciwnej płci drugiego gatunku jako potencjalnych partnerów płciowych. Może tak dziać się na skutek odmiennego upierzenia godowego samców, zmienionego rytuału toków, innego śpiewu u ptaków lub różnego składu feromonów (substancji służących do komunikacji zapachowej pomiędzy osobnikami) płciowych u ssaków. **Izolacja mechaniczna (anatomiczna)**, polega na anatomicznym niedopasowaniu męskich i żeńskich narządów płciowych pomiędzy różnymi gatunkami. Nawet zatem jeżeli jakiś osobnik „pomyli się” i spróbuje kopulować z osobnikiem przeciwnej płci innego gatunku, to do skutecznej kopulacji nie dojdzie. Wreszcie, **izolacja gamet** polega na tym, że jaja i plemniki pochodzące od różnych gatunków, mimo kopulacji nie są w stanie wytworzyć, na skutek braku „kompatybilności”, normalnej, funkcjonalnej zygoty.

Izolacja postzygotyczna pomiędzy różnymi gatunkami może polegać na **śmiertelności zygoty** - zapłodniona komórka jajowa ginie od razu, albo też po kilku podziałach, po wytworzeniu zarodka we wczesnym stadium embrionalnym. W innym przypadku zygota może się rozwinąć w dorosłego osobnika, ale powstały mieszańiec jest sterylny (**bezpłodność mieszańców**). Dotyczy to muła - mieszańca konia i osła. Mieszańce mogą być wreszcie zdolne do rozrodu, ale zarówno one, jak i ich potomstwo są pod względem przystosowania do środowiska upośledzone w stosunku do gatunków rodzicielskich, ulegają zatem stopniowemu eliminowaniu ze środowiska (**upośledzenie potomstwa**), tak jak osobniki będące nosicielami szkodliwych mutacji. Zdolność do wytwarzania płodnych, acz upośledzonych mieszańców świadczy o tym, że gatunki jeszcze się do końca nie rozdzieliły.

Podsumowując wszystko powiedziane dotychczas, omówione rodzaje izolacji można podzielić ze względu na dwa kryteria (patrz Tabela 2.1).

Tabela 2.1: Klasyfikacja rodzajów izolacji genetycznej

izolacja wewnątrz- gatunkowa, zapobiegająca spotykaniu się osobników gotowych do rozrodu	- izolacja geograficzna - izolacja ekologiczna - izolacja sezonowa	izolacja prezygotyczna
izolacja między nowo powstałymi gatunkami, zapobiegająca lub obniżająca efektywność produkcji potomstwa przez spotykające się osobniki różnych gatunków	- izolacja etologiczna - izolacja mechaniczna - izolacja gamet - śmiertelność zygoty - bezpłodność mieszańców - upośledzenie potomstwa	izolacja postzygotyczna

Po pierwsze, izolacja może działać albo w obrębie tego samego gatunku, pomiędzy osobnikami, które potencjalnie są w stanie się ze sobą krzyżować, poprzez niedopuszczenie do spotkania się gotowych do rozrodu osobników z dwóch izolowanych od siebie populacji, albo też pomiędzy nowo powstałymi gatunkami, uniemożliwiając efektywne rozmnażanie się pomimo spotkania się osobników. Po drugie, mechanizmy izolacyjne mogą działać albo przed wytworzeniem zygoty, albo też po jej powstaniu. W obrębie izolacji międzygatunkowej (pomiędzy spotykającymi się osobnikami różnych gatunków), izolacja prezygotyczna jest niewątpliwie bardziej zaawansowana i korzystna, niż izolacja postzygotyczna, przy czym za najefektywniejszą należy uznać izolację etologiczną (behawioralną). Powodem są niepotrzebne wydatki energetyczne ponoszone przy innych rodzajach izolacji. Dlatego też dobór naturalny będzie preferował przejście w procesie ewolucji od izolacji polegającej na upośledzeniu potomstwa, bezpłodności mieszańców, śmiertelności zygoty, a także izolacji gamet i izolacji mechanicznej, do izolacji etologicznej. W przypadku izolacji mechanicznej, organizmy niepotrzebnie marnują czas i energię na zaloty oraz nieudaną kopulację z osobnikiem płci przeciwnej należącym do innego gatunku. Izolacja polegająca na braku „kompatybilności” gamet i śmiertelności zygoty powoduje dodatkowe wydatki energetyczne na produkcję gamet użytych potem niezgodnie z ich przeznaczeniem, a przy bezpłodności mieszańców dochodzi jeszcze wysiłek wydania na świat potomstwa (oraz ewentualnie opieki nad nim) nie rokującego żadnych szans na dalsze przekazanie genów swoich rodziców. Znacznie korzystniej byłoby poświęcić stracony czas i energię na pełny sukces rozrodczy z osobnikiem płci przeciwnej własnego gatunku, którego właściwe rozpoznanie zapewnia izolacja behawioralna. W przypadku niepełnej izolacji wynikającej z upośledzenia potomstwa będącego mieszańcami międzygatunkowymi, geny mogą być co prawda przekazane dalej, ale znacznie mniej efektywnie, niż w przypadku kojarzenia się w obrębie danego gatunku. Dlatego także w tej sytuacji dobór naturalny będzie dążył do eliminacji krzyżowania się osobników pochodzących z różnych gatunków. Ze wszystkich powyższych względów optymalna wydaje się izolacja behawioralna, kiedy osobniki różnych gatunków po prostu nie traktują siebie nawzajem jako potencjalnych partnerów seksualnych, kierując całą swoją energię na poszukiwanie osobnika płci przeciwnej w obrębie własnego gatunku, co umożliwi realizację głównego „celu” każdego organizmu - przekazanie swoich genów potomstwu. Dlatego np. zanik izolacji geograficznej na etapie izolacji postzygotycznej, powstałej na skutek rozbieżnej ewolucji (dywergencji) populacji oddzielonych od siebie barierą geograficzną, prowadzi w szybkim czasie do wykształcenia izolacji prezygotycznej, z jej najwyższą formą - izolacją etologiczną (behawioralną). Nie zmienia to jednak faktu, że najważniejszym rodzajem izolacji z punktu widzenia powstawania nowych gatunków jest

izolacja geograficzna – to ona w większości przypadków stanowi pierwszy i kluczowy krok w kierunku wytworzenia się innych rodzajów izolacji.

Istnieje jeszcze jeden rodzaj izolacji, który natychmiastowo prowadzi do zaistnienia bariery reprodukcyjnej, a więc do wytworzenia nowych gatunków, który można nazwać **izolacją genomową**. Izolacja ta pojawia się w momencie, kiedy u części osobników ulega zmianie albo ilość chromosomów, albo też budowa niektórych z nich (a więc, ogólnie mówiąc, struktura kariotypu). W przypadku **poliploidyzacji**, zjawiska szczególnie częstego u roślin, ilość chromosomów ulega zwielokrotnieniu. Ponieważ organizm poliploidalny nie może się skutecznie krzyżować z gatunkiem diploidalnym, powoduje to całkowitą izolację reprodukcyjną. Przypuszcza się, że około 1/3 znanych obecnie gatunków roślin powstała przez poliploidyzację. Mniej drastyczne zmiany w ilości chromosomów mogą być skutkiem podzielenia się jakiegoś chromosomu na dwa lub, przeciwnie, powstanie pojedynczego chromosomu z połączenia dwóch chromosomów. Zygoty powstałe na skutek połączenia się gamet o różnej liczbie chromosomów nie mogą się normalnie rozwijać na skutek zaburzenia w tworzeniu się wrzeciona podziałowego. Wysuwane są przypuszczenia, że izolacja reprodukcyjna na skutek zmiany liczby oraz struktury chromosomów odegrała dużą rolę między innymi w ewolucji przodków człowieka: człowiek posiada inną strukturę kariotypu, niż spokrewnione z nim małpy człekokształtne.

2.7 Prawo Hardy'ego-Weinberga

Dla zrozumienia istoty ewolucji duże znaczenie może mieć określenie warunków, jakie muszą być spełnione w populacji, aby ewolucja **nie** zachodziła. Znając te warunki można bowiem przypuszczać, że niespełnienie jednego lub kilku z nich nieuchronnie będzie prowadziło do zmian ewolucyjnych. W wyidealizowanej zaś sytuacji kiedy wszystkie warunki zostałyby spełnione, populacja pozostawałaby w równowadze i nie obserwowalibyśmy ewolucji.

Każda populacja posiada jakiś, charakterystyczny dla niej, rozkład częstości występowania danej cechy wśród składających się na tę populację osobników. W przypadku cechy nieciągłej, to znaczy takiej, że pewne osobniki posiadają tę cechę w pełni wykształconą, a u innych jej brak (np. niebieska barwa oczu u człowieka) częstość występowania cechy to po prostu procent osobników w populacji obdarzonych tą cechą. Rozkład częstości cechy ciągłej, płynnie się zmieniającej (np. masa ciała) można opisać przy pomocy rozkładu natężenia tej cechy, takiego jak na rycinie 2.10. Dziedziczne fenotypowe cechy organizmów są oczywiście pochodną posiadanych przez nie genów, przy czym o ile cechy nieciągłe są z reguły zdeterminowane przez odpowiednie allele jednego lub kilku genów, to cechy ciągłe stanowią pochodną współdziałania alleli licznych genów. W obu przypadkach rozkład częstości cechy odzwierciedla rozkład częstości alleli w puli genowej.

Pula genowa populacji to suma genów i ich alleli u wszystkich osobników w populacji. Nauka badająca rozkład częstości alleli w puli genowej oraz jego zmiany pod wpływem rozmaitych czynników nosi nazwę **genetyki populacyjnej**. Stanowi ona podstawowy element współczesnej teorii ewolucji. Rozkład częstości alleli danego genu to po prostu procentowy udział alleli tego genu w puli genowej populacji. Suma częstości występowania poszczególnych alleli danego genu jest oczywiście równa 100% (ewentualnie 1, w zależności od przyjętej konwencji). W najprostszym przypadku, kiedy rozpatrywany gen posiada tylko dwa allele, powiedzmy A i a, ich częstość występowania może wynosić na przykład A - 50% (0,5) i a - 50% (0,5), lub też A - 13% (0,13), a - 87% (0,87). W genotypie organizmu diploidalnego może występować jedna z trzech możliwych kombinacji alleli: AA, Aa i aa. Częstość występowania tych kombinacji będzie wynosić, odpowiednio: A^2 , $2Aa$ i a^2

(dla uproszczenia częstość występowania danego allelu oznaczamy tu tą samą literą, co sam allel), W pierwszym przypadku udział poszczególnych kombinacji będzie więc wynosił AA - 0,25, Aa - 0,5, aa - 0,25, w drugim zaś: AA - 0,0169, Aa - 0,2262, aa - 0,7569. Suma AA + Aa + aa daje oczywiście 1. Analogiczny rozkład częstości posiadają wszystkie allele wszystkich innych genów. Jak pamiętamy, ewolucja jest w zasadzie równoważna do zmian składu genetycznego populacji. A zatem populacja nie będzie ewoluować (pozostanie w równowadze genetycznej), kiedy rozkład częstości alleli wszystkich genów pozostanie niezmienny w czasie, z pokolenia na pokolenie.

Warunki, jakie muszą być spełnione, aby to zachodziło, określa prawo **Hardy'ego-Weinberga**. Ma ono postać matematyczną, a więc pozwala na zastąpienie intuicyjnych oczekiwań sformalizowanym dowodem. Prawo Hardy'ego-Weinberga dowodzi, że same procesy rekombinacyjne nie powodują zmian we frekwencji poszczególnych alleli w puli genowej. Wedle tego prawa, populacja aby pozostać w **równowadze genetycznej** (zachować niezmienny rozkład częstości alleli), musi jednak jeszcze wykazywać następujące cechy:

- **brak preferencji w krzyżowaniu**; zakłada on, że każda samica ma identyczne szanse skrzyżować się z każdym samcem w populacji i odwrotnie, a zatem że o tym, która samica skrzyżuje się z którym samcem decyduje przypadek; w doborze partnera płciowego nie jest preferowana żadna z kombinacji alleli: AA, Aa lub aa; warunek ten nie jest spełniony w przypadku **doboru płciowego**, kiedy to samica wybiera najlepiej prezentującego się samca (najjaskrawiej ubarwionego, najdłużej śpiewającego lub tego, który wygrał walkę godową).
- **brak mutacji**; na skutek mutacji nie zachodzi przemiana A w a, ani a w A, albo też szybkości przemiany mutacyjnej A w a oraz a w A są identyczne; warunek ten nie jest spełniony, kiedy szybkość **mutacji** (które zawsze zachodzą) nie jest symetryczna, to znaczy kiedy np. A częściej mutuje w a, niż odwrotnie;
- **brak migracji (izolacja)**; osobniki nie mogą migrować z jednych populacji do innych populacji, a więc nie następuje przepływ genów pomiędzy populacjami; pule genowe rozmaitych populacji różnią się na skutek życia w nieco odmiennych warunkach, a zatem jakakolwiek migracja osobników pomiędzy populacjami zaburzałaby równowagę genetyczną; warunek ten jest rzadko spełniony w naturze - populacje raczej sporadycznie bywają od siebie idealnie izolowane; z drugiej strony pamiętamy, iż izolacja, np. geograficzna mogła w obecności doboru naturalnego i/lub gromadzenia przypadkowych mutacji umożliwić rozbieżną ewolucję izolowanych od siebie populacji;
- **duża liczebność**; ilość osobników w populacji musi być wystarczająco duża, aby mogło być użyte podejście statystyczne - przy małej ich ilości zachowaniem się rozkładu częstości alleli (który sam traci sens przy niskiej liczebności) może kierować przypadek; jeżeli rzucimy monetą 1 000 razy, prawie na pewno wokoło 50 % przypadków wyrzucimy orła, a w pozostałych 50% - reszkę („rozkład częstości” orła i reszki wynosi 0,5 : 0,5); natomiast przy trzech rzutach możemy łatwo wyrzucić trzy reszki (a zatem „rozkład częstości” orła i reszki nie zostanie zachowany na skutek małej liczebności próby); podobnie, przy małej liczbie osobników allel A lub a mógłby zostać łatwo wyeliminowany z populacji przez czysty przypadek (kiedy wszystkie osobniki posiadałyby przeciwny allel); warunek dużej liczebności nie jest spełniony w przypadku **dryfu genetycznego**;
- **brak zróżnicowania w przystosowaniu**; żadna kombinacja alleli (AA, Aa lub aa) nie powoduje zwiększenia szansy przeżycia i pozostawienia potomstwa w danym środowisku w stosunku do pozostałych kombinacji alleli; fenotypy odpowiadające poszczególnym genotypom są jednakowo dobrze przystosowane do danego środowiska; warunek ten nie jest spełniony w przypadku **doboru naturalnego**.

Ponieważ realne populacje praktycznie nigdy nie spełniają wszystkich pięciu warunków podanych w prawie Hardy'ego-Weinberga, nie pozostają one w równowadze genetycznej. Ich skład genetyczny ulega zmianie, co jest równoważne z ewolucją. Genetyka

populacyjna wykazała konieczność zjawiska ewolucji w sposób bardziej ścisły (ujęty w formalizm matematyczny), niż oryginalna teoria ewolucji Darwina. Wymienione w poprzednich podrozdziałach mechanizmy ewolucji (dobór naturalny /oraz sztuczny/, dobór płciowy, dryf genetyczny, gromadzenie mutacji) powodują niespełnienie któregoś z pięciu warunków określonych przez prawo Hardy'ego-Weinberga. Dlatego właśnie mechanizmy te są przyczyną ewolucji.

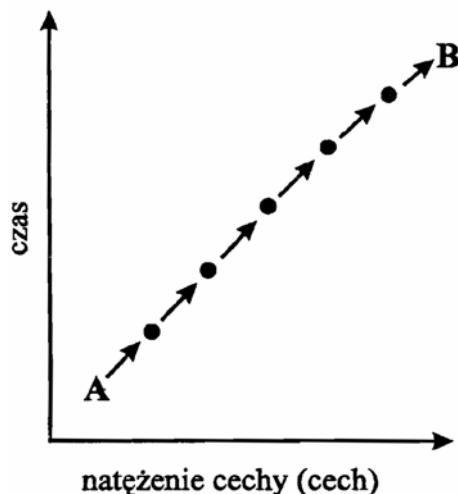
Prawidłowości i drogi przebiegu ewolucji

3.1 Wstęp

W poprzednim rozdziale poznaliśmy podstawowe czynniki i mechanizmy leżące u podstaw ewolucji biologicznej. Dzięki nim właśnie zachodzi ewolucja. Czym innym są jednak mechanizmy odpowiedzialne za pewien proces, a czym innym sam ów proces i jego przebieg. Niniejszy rozdział poświęcony jest omówieniu podstawowych reguł i schematów, według których postępuje proces ewolucji będący skutkiem wspomnianych mechanizmów. Współzależność pomiędzy mechanizmami rządzącymi jakimś procesem na poziomie mikroskopowym a samym procesem na poziomie makroskopowym często nie jest trywialna, szczególnie jeżeli proces charakteryzuje się wysokim stopniem skomplikowania. Na poziomie fizycznym funkcjonowanie ludzkiego ciała to nic innego jak pewien złożony ruch atomów. A jednak znajomość praw fizyki nie wystarczy do zadowalającego opisu poziomu fizjologicznego - ten ostatni rządzi się swoimi własnymi prawami. W przypadku ewolucji, podobnie, trudno jest nieraz znaleźć szczegółową zależność pomiędzy np. doбором naturalnym a każdą konkretną zmianą ewolucyjną. Dlatego wygodnie jest sformułować ogólne schematy i zasady przebiegu procesu ewolucji. One właśnie stanowią temat niniejszego rozdziału. Z drugiej strony, wszędzie tam gdzie da się to zrobić w prosty sposób, postaram się przedstawić związek przyczynowy pomiędzy mechanizmami ewolucji a jej przebiegiem.

3.2 Powstawanie nowych gatunków

Jak wspomniałem powyżej, ewolucja w zasadzie sprowadza się do zmian w składzie genetycznym (oraz w odpowiadających mu cechach fenotypowych) osobników w populacji. Po nagromadzeniu się dostatecznej ilości takich zmian, różnice pomiędzy populacją potomną a populacją wyjściową wzrosną do takiego poziomu, że osobniki wchodzące w skład populacji potomnej będą już należały do nowego gatunku. W najprostszym przypadku taki ciąg stopniowych zmian, kumulowanych z pokolenia na pokolenie, doprowadzi do przekształcenia się w sposób ciągły wyjściowego gatunku A w potomny gatunek B. Proces ten, zwany **ewolucją filetyczną**, przedstawiony został na rycinie 3.1.

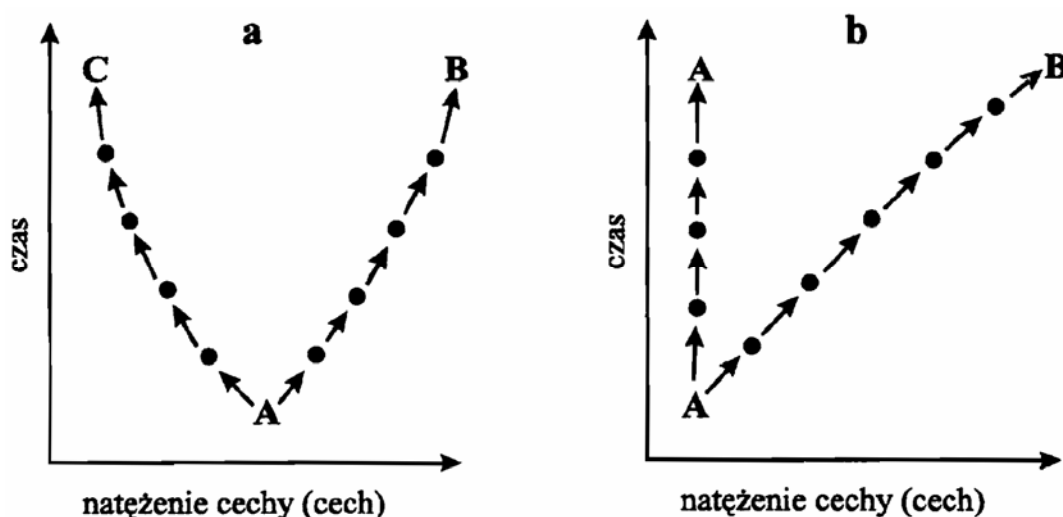


RYCINA 3.1. Schemat ewolucji filetycznej. Gatunek A przekształca się w czasie poprzez szereg stanów pośrednich w gatunek B. Gatunek B różni się od gatunku A natężeniem (ewentualnie obecnością lub brakiem) pewnych cech.

Pomiędzy stadium reprezentującym definitywnie gatunek A i gatunek B występuje szereg form pośrednich, których nie można jednoznacznie zaklasyfikować do żadnego z powyższych gatunków. Gdyby formy te żyły w jednym czasie z którymś z „definitywnych” gatunków, mogłyby się z nim krzyżować. Natomiast „odległość ewolucyjna” pomiędzy A i B jest już tak duża, że krzyżowanie byłoby niemożliwe, nawet jeżeli gatunki te współwystępowałyby w czasie (istniałyby już pomiędzy nimi odpowiednie bariery rozrodcze, omówione w poprzednim rozdziale).

„Przemiana” gatunku A w gatunek B polega na stopniowej zmianie z pokolenia na pokolenie natężenia jakiejś cechy lub też, z reguły, całego zespołu cech. Zmiany takie mogą następować w wyniku opisanego wcześniej doboru kierunkowego albo też gromadzenia przypadkowych mutacji neutralnych. W przypadku ewolucji filetycznej liczba gatunków istniejących w jednym czasie nie ulega zmianie - gatunek A zostaje stopniowo zastąpiony przez gatunek B.

Inaczej rzeczy się mają kiedy zachodzi **specjacja**, czyli rozszczepienie gatunku wyjściowego na dwa gatunki potomne. W tym wypadku liczba gatunków oczywiście zmienia się w czasie. Specjacje nazywamy **specjacją sympatryczną**, jeżeli zachodzi ona bez udziału izolacji geograficznej (na przykład na skutek doboru różnicującego lub izolacji genomowej), albo też **specjacją allopatryczną**, kiedy głównym czynnikiem odpowiedzialnym za rozszczepienie się jednego gatunku na dwa jest powstanie bariery geograficznej pomiędzy dwoma populacjami gatunku wyjściowego. Możemy zasadniczo wyróżnić dwa scenariusze specjacji ze względu na stosunek dwóch gatunków potomnych do gatunku wyjściowego. Są one przedstawione na rycinie 3.2.



RYCINA 3.2. Schemat specjacji. (a) Gatunek A rozszczepia się na dwa gatunki potomne: B i C. (b) Od gatunku A „odpączkowuje” gatunek potomny B.

W pierwszym przypadku (rycina 3.2a) dwie grupy osobników gatunku wyjściowego A ewoluują, na przykład wskutek działania doboru różnicującego, w dwóch odmiennych kierunkach. Zmiany w natężeniu przynajmniej niektórych cech zachodzą u obu tych grup w przeciwne strony. W wyniku stopniowej kumulacji tych zmian powstają po jakimś czasie dwa

nowe gatunki, B i C, z których każdy jest różny od gatunku wyjściowego A. Gatunek A zostaje zatem zastąpiony przez gatunki B i C.

Inaczej sytuacja może wyglądać w przypadku izolacji geograficznej, szczególnie kiedy duża wyjściowa populacja zostaje w starym środowisku, natomiast mała populacja potomna zasiedla nowy obszar, np. wyspę. Można oczekiwać, że populacja potomna będzie ewoluowała znacznie szybciej niż populacja rodzicielska. Po pierwsze, skład genetyczny małej populacji potomnej może już od samego początku różnić się od składu genetycznego dużej populacji wyjściowej (opisany wyżej efekt założyciela). Po drugie, populacja potomna trafia do nowego środowiska, gdzie warunki są odmienne, niż w środowisku populacji wyjściowej. Populacja macierzysta jest już dostosowana optymalnie do swego środowiska, podczas gdy populacja potomna dopiero będzie musiała tego dokonać. Wszystko to spowoduje intensywną ewolucję populacji potomnej, podczas gdy populacja wyjściowa pozostanie w stagnacji ewolucyjnej. Po pewnym czasie na skutek stopniowej kumulacji zmian w natężeniu różnych cech populacja potomna przekształci się w nowy gatunek B, podczas gdy populacja wyjściowa nadal będzie należała do gatunku A. Przedstawia to rycina 3.2b. W tym wypadku nie nastąpi rozszczepienie gatunku A na dwa nowe gatunki (B i C), ale „odpączkowanie” nowego gatunku B od starego gatunku A. Po pewnym czasie gatunek potomny będzie więc współistniał z gatunkiem rodzicielskim.

Podobne zdarzenie będzie miało miejsce gdy nowy gatunek powstanie ze starego poprzez poliploidyzację, w wyniku izolacji genomowej. O ile istnienie bariery geograficznej powodowało powolne oddzielanie się od siebie gatunków, zakończone całkowicie w momencie powstania, w wyniku rozbieżnej ewolucji, innych typów izolacji (np. behawioralnej), zapobiegających krzyżowaniu się osobników z różnych gatunków nawet w momencie ich spotkania się, to specjacja na drodze izolacji genomowej zachodzi natychmiastowo, jako że osobniki poliploidalne nie mogą dawać płodnego potomstwa z diploidalnymi. Sam fakt pojawienia się na skutek mutacji genomowej osobnika poliploidalnego jest równoważny z wyłonieniem się nowego gatunku. W tym wypadku stopniowa kumulacja zmian na drodze do powstania gatunku B, przedstawiona na rycinie 3.2b okazuje się niepotrzebna - „odpączkowanie” nowego gatunku odbywa się bardzo szybko.

Ogólnie rzecz biorąc, obecnie większą rolę w powstawaniu nowych gatunków przypisuje się raczej specjacji, niż ewolucji filetycznej, w szczególności zaś specjacji polegającej na „odłączeniu się” nowego gatunku od gatunku starego, przedstawionej na rycinie 3.2b.

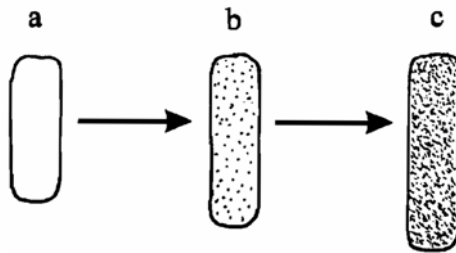
Zdarza się, że dwa niedawno rozdzielone gatunki, pomiędzy którymi istnieje bariera rozrodcza, praktycznie nie różnią się pomiędzy sobą morfologicznie (pod względem budowy) i dlatego bardzo trudno je zidentyfikować. Takie gatunki nazywamy **gatunkami siostrzanymi**. Występują one na przykład u muszki owocowej (*Drosophila*). Ze względu na jakiegoś typu izolację genetyczną (patrz rozdział 2) osobniki z gatunków siostrzanych nie krzyżują się ze sobą. Mogą się one różnić jakąś cechą niedostrzegalną dla człowieka, na przykład zapachem, i dlatego, gdyby nie informacja o istnieniu pomiędzy nimi bariery rozrodczej, zostałyby one zaklasyfikowane do jednego gatunku. Przykład gatunków siostrzanych pokazuje dobitnie, że kryterium potencjalnej zdolności do krzyżowania się jest daleko istotniejsze dla wyodrębnienia jakiegoś gatunku, niż kryterium morfologiczne.

3.3 Mikroewolucja i makroewolucja

Zmiany w częstości występowania alleli w populacji, na których koncentruje się syntetyczna teoria ewolucji oraz genetyka populacyjna, prowadzą do stopniowego przekształcania się rozmaitych cech organizmów. Organizmy te mogą stawać się większe lub

mniejsze, ciemniej lub jaśniej ubarwione, zaś proporcje rozmaitych części ich ciała mogą ulegać zmianie. Tego rodzaju stopniowe, stosunkowo niewielkie zmiany w składzie genetycznym populacji oraz, co za tym idzie, w cechach fenotypowych jej osobników nazywamy **mikroewolucją**. Charakterystyczną właściwością mikroewolucji jest to, że nie prowadzi ona do istotnych zmian w planie budowy całego organizmu lub jego części. W jej wyniku powstają niższe jednostki systematyczne: odmiany, gatunki lub, co najwyżej, rodzaje. Ideę mikroewolucji ilustruje rycina 3.3.

przykład mikroewolucji



RYCINA 3.3. Schematyczny przykład mikroewolucji. Zmianie w trakcie ewolucji od (a) do (c) ulegają poszczególne cechy przedstawionego w postaci prostokąta organizmu: zwiększa się jego długość oraz ciemniejsza barwa. Natomiast ogólny plan budowy organizmu nie ulega zmianie.

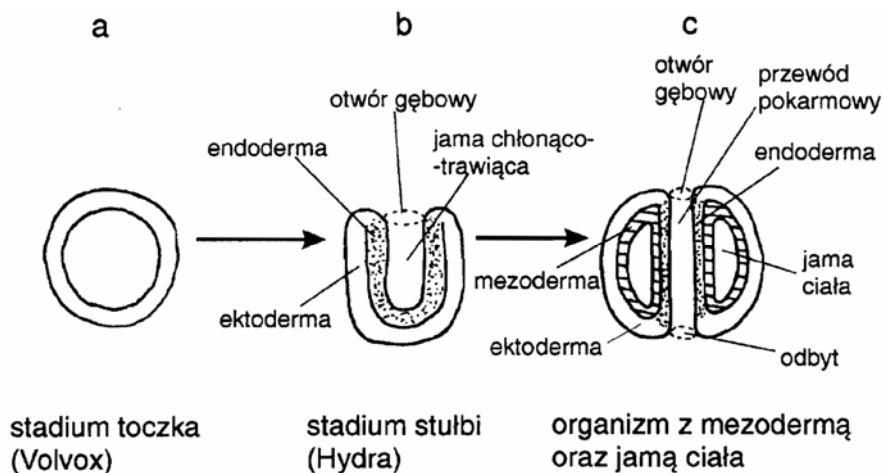
Schematycznie przedstawiony tam w postaci prostokąta organizm zwiększa swoją długość oraz zmienia barwę na ciemniejszą, ale zmiany te są ilościowe, nie prowadzą do powstawania jakościowo nowych cech. W przypadku mikroewolucji z reguły nie następuje wzrost stopnia złożoności organizmu.

Proces **makroewolucji** prowadzi do istotnych zmian w planie budowy całego organizmu lub jego części. Dodatkowo, może wystąpić wzrost stopnia złożoności. O ile mikroewolucja związana była przede wszystkim z powstawaniem nowych alleli istniejących genów oraz zmianą częstości ich występowania w populacji, to u podłoża makroewolucji często leży powstawanie nowych genów (opisane w rozdziale 2) a także mutacje w genach sterujących procesem embriogenezy (rozwoju zarodkowego), zwane również makromutacjami. Znanym przykładem takiej mutacji jest powstanie „czułkonózek” (antennapaediów) u muszki owocowej (*Drosophila*). Antennapaedia stanowią po prostu dodatkową parę nóg (paedia), wyrastających w miejscu (w pobliżu oczu), w którym normalnie powstałyby czułki (antennae). Muszki owocowe z „czułkonózkami” są oczywiście upośledzone w porównaniu z muszkami bez mutacji. Wydaje się jednak prawdopodobne, że istnieją mniej drastyczne makromutacje, które mogą okazać się korzystne dla noszących je organizmów.

Istotne znaczenie dla makroewolucji ma fakt, iż wpływ wielu genów na fenotyp jest **plejotropowy**, to znaczy że geny te warunkują wiele różnych cech organizmu. Przykład takiego plejotropowego efektu stanowi mutacja w jednym z genów odpowiedzialnych za wytwarzanie barwnika melaniny, powodująca powstawanie osobników albinotycznych. Albinosi charakteryzują się bladą barwą skóry, białymi włosami, czerwonymi tęczówkami oczu, większą wrażliwością na promieniowanie słoneczne, ale także nietypowym przebiegiem dróg nerwowych w mózgu. Z kolei odpowiedzialny za pewien rodzaj ubarwienia sierści u myszy allel „agouti” jest śmiertelny (letalny) u homozygot, zaś u heterozygot powoduje nadmierną otyłość. Pojedyncze geny mogą zatem wpływać na rozmaite, pozornie nie związane ze sobą cechy organizmu. Sugeruje to, że zmiana stosunkowo dużej ilości cech

fenotypowych, między innymi tych związanych z planem budowy, może być wynikiem stosunkowo niewielkich zmian w zapisie genetycznym.

Jak wspomnieliśmy, makroewolucja polega przede wszystkim na zmianie planu budowy, mogąc dodatkowo prowadzić do wzrostu stopnia złożoności. W jej wyniku powstają nowe wyższe grupy systematyczne, takie jak rodziny, rzędy, gromady i typy. Jako przykład makroewolucji może służyć powstanie organizmów wielokomórkowych z jednokomórkowych, wykształcenie trzech listków zarodkowych (ektodermy, endodermy i mezodermy) oraz jamy ciała, pojawienie się segmentacji ciała u pierścienic i strunowców, wykształcenie szczęk u ryb z łuku skrzelowego bezżuchwowców, przekształcenie płetw w kończyny u przodków płazów czy powstanie łożyska u ssaków łożyskowych. Przykład makroewolucji przedstawia rycina 3.4, gdzie schematycznie zaprezentowane jest powstawanie trzech listków zarodkowych oraz jamy ciała.



RYCINA 3.4. Przykład makroewolucji. Plan budowy organizmu (pokazany w przekroju) zmienia się od pojedynczej warstwy słabo zróżnicowanych komórek tworzących kulę (a) poprzez dwuwarstwową workę otaczającą jamę chłono-trawiącą, uchodzącą na zewnątrz jednym otworem (gębowym) (b), aż po wielowarstwową rurę, przez którą przechodzi układ pokarmowy, rozpoczynający się otworem gębowym a kończący odbytem. Wewnątrz trzeciej warstwy (mezodermy) wytworzona zostaje jama ciała.

Możemy tu zaobserwować zarówno zmianę planu budowy, jak i wzrost stopnia złożoności. Plan budowy ewoluuje od pojedynczej warstwy słabo zróżnicowanych komórek tworzących kulę, jaka występuje u toczka (*Volvox*), poprzez złożony z dwóch warstw (ektodermy i endodermy) worek otaczający jamę chłono-trawiącą, uchodzącą na zewnątrz otworem gębowym (stułbia *Hydra*), aż do stadium z trzema listkami zarodkowymi, jamą ciała i przewodem pokarmowym rozpoczynającym się otworem gębowym a kończącym odbytem. Wzrost złożoności wyraża się zwiększeniem ilości listków zarodkowych oraz postępującą komplikacją przestrzenną planu budowy.

Ciągle jeszcze panują kontrowersje na temat, czy makroewolucją rządzą takie same mechanizmy, jak mikroewolucją (a więc czy makroewolucja stanowi po prostu „sumę” wielu mikroewolucji), czy też dla wyjaśnienia tej pierwszej należy poszukać innych, specyficznych dla niej czynników. W pierwszym wypadku makroewolucję można traktować jako wynik bardzo wielu drobnych zmian, w drugim zaś - przyjąć należy możliwość zajścia nagłych, skokowych zmian w budowie organizmu. Wydaje się, iż takie skokowe zmiany miały miejsce przynajmniej w niektórych przypadkach, na przykład przy powstaniu *Eukaryota* na skutek endosymbiozy *Prokaryota* z pra-*Eukaryota*, lub w przypadku przekształcenia organizmów jednokomórkowych w wielokomórkowe. Jakakolwiek byłaby ostateczna odpowiedź na

powyższy problem, mikroewolucja wydaje się być bardziej związana ze zmianami częstości alleli, natomiast makroewolucja - z mutacjami w genach regulujących embriogenezę oraz z powstawaniem nowych genów (zobacz rycinę 2.4).

3.4 Zmiany przystosowawcze oraz „ogólnousprawniające”

Jak pamiętamy (rozdział 2.2) dobór naturalny preferuje osobniki najlepiej przystosowane do środowiska, w którym żyją. Nic więc dziwnego, że organizmy żywe wykazują wysoki stopień przystosowania do swego środowiska. Przystosowanie zwane jest inaczej **adaptacją**. Adaptacja przejawia się wszelkiego rodzaju celowością budowy i funkcji, pozwalającą przetrwać i pozostawić jak najwięcej potomstwa w niszy ekologicznej zajmowanej przez dany organizm. Drzewo posiada na przykład takie celowe organy, jak korzenie zakotwiczone w glebie oraz pobierające wodę i substancje mineralne; płaskie, zawierające chlorofil liście, zapewniające maksymalnie dużą powierzchnię pochłaniania światła dla fotosyntezy; wysoki pień wynoszący koronę tak daleko w kierunku Słońca, jak tylko się da i przez to pozwalający na uniknięcie zacienienia liści przez inne drzewa. Ssaki roślinożerne posiadają płaskie zęby trzonowe i przedtrzonowe, służące do rozcierania pokarmu roślinnego, zawierającego dużo celulozy, natomiast te same zęby ssaków drapieżnych wyposażone są w ostre krawędzie, służące do cięcia mięsa i miażdżenia kości. Przeżuwacze (np. bydlę) posiadają skomplikowany, składający się z czterech części żołądek mający za zadanie trawić trudno przyswajalny pokarm. Ryby charakteryzują się opływowym kształtem ciała oraz płetwami niezbędnymi do lokomocji w wodzie, natomiast ptaki posiadają skrzydła i ogon przeznaczone do latania w rozrzedzonym ośrodku, jakim jest powietrze, oraz do sterowania lotem. Liczne zwierzęta wyposażone są w ubarwienie i/lub kształty ochronne w celu unikania drapieżników, często upodabniające je do liści, patyków, kory drzew itp. (zjawisko **mimikry**), natomiast kaktusy bronią się przed roślinożercami za pomocą swych kolców. Niedźwiedzie polarne chroni przed zimnem gruba warstwa futra. Pasożyty muszą się przystosować do biochemicznych i fizjologicznych właściwości swojego gospodarza. Natomiast osobniki gatunków żyjących w symbiozie wykształcają cechy podnoszące korzyści płynące ze wspólnej egzystencji.

Ogólnie rzecz biorąc, adaptacja może przejawiać się w dostosowaniu do fizycznych warunków środowiska (temperatura, rodzaj gleby, dostępność wody) lub do innych organizmów żyjących na tym samym terenie. Ewolucja drapieżnika dąży do jak najskuteczniejszego polowania na swoje ofiary, te ostatnie zaś starają się jak najlepiej unikać drapieżników. Podobnie sytuacja wygląda w przypadku relacji roślina - roślinożerca. Rośliny bronią się przed zjedzeniem wytwarzając ochronne kolce, substancje trujące lub trudne do strawienia, zawierające celulozę ściany komórkowe, natomiast roślinożerco doskonałą systemy służące do rozcierania i trawienia materiału roślinnego. Tego rodzaju „wyścig zbrojeń” zachodzi także pomiędzy pasożytem i jego gospodarzem - ewolucja pasożyta prowadzi do coraz efektywniejszego wykorzystywania organizmu żywiciela, podczas gdy ten ostatni stara się coraz skuteczniej bronić przed infekcją. Wreszcie, rozmaite organizmy często rywalizują pomiędzy sobą o dostęp do wspólnych zasobów środowiska, jak woda i substancje mineralne oraz światło w przypadku roślin lub pokarm (roślinny albo zwierzęcy) w przypadku zwierząt. Kierunek i szybkość ewolucji jednych organizmów zależy więc nierozzerwanie od kierunku i szybkości ewolucji innych organizmów. Tego rodzaju ściśle powiązanie pomiędzy zmianami ewolucyjnymi u osobników różnych gatunków nazywamy **koewolucją**. Skutkiem koewolucji wielu rozmaitych gatunków powiązanych między sobą skomplikowaną siecią zależności ekologicznych jest ekosystem.

Znanym przykładem adaptacji, będącym jednocześnie naocznym dowodem na zachodzenie ewolucji, jest zjawisko **melanizmu przemysłowego**. Jego sztandarowy, powszechnie cytowany przypadek dotyczy ćmy *Biston betularia*. Ćma ta prowadzi nocny tryb życia, dzień spędzając na korze drzew. Przed polującymi na nią ptakami chroni ją jasnoszare ubarwienie ochronne. Dzięki niemu ćma jest praktycznie niewidoczna na tle porośniętych porostami pni drzew. Czasami jednak u *Biston betularia* zdarza się mutacja powodująca ciemne ubarwienie. Jest to oczywiście mutacja szkodliwa (powoduje łatwiejsze odnalezienie ćmy przez ptaki) i jako taka ulega ona szybkiej eliminacji (porównaj rycina 2.8).

Jednakże, w miarę rozwoju przemysłu w Anglii i związanego z tym wzrostu zanieczyszczenia środowiska, ciemna forma uległa rozpowszechnieniu i zaczęła dominować w otoczeniu miast przemysłowych. Przyczyną tego było wyginięcie bardzo wrażliwych na zanieczyszczenia powietrza porostów i odsłonięcie ciemnych pni drzew. Sytuacja uległa odwróceniu - teraz ciemne formy ćmy były trudniej dostrzegalne i odpowiadająca za nie mutacja, korzystna w nowych warunkach środowiskowych, rozpowszechniła się i zaczęła dominować w populacji (porównaj rycina 2.9), natomiast jasna odmiana stała się rzadkością. Kiedy na skutek działań mających na celu ochronę środowiska zanieczyszczenie powietrza zmniejszyło się, porosty wróciły na drzewa i ponownie wzrosła częstość występowania allelu odpowiedzialnego za jasne ubarwienie.

Adaptacja danego organizmu do jego środowiska może być rozumiana na dwa sposoby. Ścisłe przystosowanie do danych konkretnych warunków środowiskowych nosi nazwę **idioadaptacji**. Do tej kategorii należy większość z przytoczonych wyżej przykładów. Niektóre jednak zmiany ewolucyjne mogą być przydatne w wielu różnych środowiskach, powodując ogólne usprawnienie organizmu. Prześledźmy kilka przykładów. Pojawienie się odbytu w oczywisty sposób poprawiło trawienie i przyswajanie pokarmu w porównaniu z jamą chłonąco-trawiącą jamochłonów, uchodzącą na zewnątrz tylko otworem gębowym - możliwe stało się ciągle pobieranie pokarmu, jego trawienie i wydalanie niestrawionych resztek w tym samym czasie, zamiast wykonywania wymienionych czynności kolejno po sobie (dodatkowym zyskiem była możliwość specjalizacji poszczególnych odcinków przewodu pokarmowego w pełnieniu różnych funkcji). Nieprzepuszczalna dla wody skóra gadów, wyspecjalizowane płuca oraz błony płodowe pozwoliły im na opanowanie wielu różnych środowisk lądowych, niedostępnych dla płazów, wykorzystujących swą wilgotną skórę do oddychania i składających jaja do wody. Skomplikowane oczy kręgowców są przydatne w większości zamieszkiwanych przez nie siedlisk. Pojawienie się *Eukaryota* w wyniku opisanego w rozdziale 1 endosymbiozy okazało się niezmiernie owocnym usprawnieniem - świadczy o tym ogromna różnorodność wytworzonych przez te organizmy form oraz wielość opanowanych przez nie nisz ekologicznych. Tego rodzaju zmiana ewolucyjna podnosząca ogólny stopień sprawności, a więc przydatna w wielu różnych środowiskach, nosi nazwę **aromorfozy**. Przykładem aromorfozy jest także ludzki mózg, pozwalający człowiekowi na opanowanie i przekształcenie powierzchni kuli ziemskiej w stopniu nieporównywalnym do żadnego innego gatunku.

Podczas gdy idioadaptacje należy raczej kojarzyć z procesem mikroewolucji, u podłoża aromorfoz przeważnie leżą przemiany makroewolucyjne. O ile bowiem wydłużenie futra w odpowiedzi na oziębienie klimatu lub „ulepszenie” ubarwienia ochronnego wobec stałego zagrożenia przez drapieżniki może odbyć się bez zmiany planu budowy, drogą stopniowego gromadzenia zmian ilościowych, to pojawienie się odbytu stanowiło niewątpliwie zmianę jakościową, wpływającą istotnie na ogólny plan budowy i funkcji.

W momencie dokonania się aromorfozy w jakiejś linii ewolucyjnej, organizmy należące do tej linii zyskują możliwość opanowania wielu środowisk, dotąd pozbawionych w ogóle form żywych, albo też zasiedlonych przez gatunki mniej sprawne. Poszczególne grupy takiej linii ewolucyjnej przystosowują się do różnych warunków środowiskowych,

wykształcając cechy potrzebne do życia właśnie w tym, a nie innym siedlisku (proces idioadaptacji). W wyniku powstaje ogromna różnorodność form ze względu na wielość opanowanych nisz ekologicznych. Zjawisko różnicowania się jakiejś linii ewolucyjnej, po przejściu powodującej ogólne usprawnienie aromorfozy, na wielość linii przystosowanych do poszczególnych środowisk, nazywamy radiacją adaptatywną.

Znamy liczne przykłady radiacji adaptatywnej w historii życia na Ziemi. Wykształcenie nieprzepuszczalnej dla wody skóry oraz błon płodowych, umożliwiających składanie jaj w miejscach suchych, pozwoliły gadom mezozoicznym na opanowanie wielu innych siedlisk, niż środowiska wilgotne związane z wodą słodką, poza które nie mogły wyjść płazy. Przede wszystkim zasiedliły one suchy ląd, gdzie przejęły rolę zarówno roślinożerców, jak drapieżników oraz zwierząt owadożernych (dinozaury gadzio- i ptasiomiednicowe, gady ssakokształtne). Wykształciły formy latające w powietrzu (pterozaury). Powróciły wreszcie do oceanów (ichtiozaury, plezjozaury; w przeciwieństwie do gadów płazy nie tolerują słonej wody ze względu na przepuszczalność skóry dla wody, uniemożliwiająca przebywanie w środowisku hipertonicznym). Podobną radiację adaptatywną przeszły ssaki w erze kenozoicznej, po wyginięciu większości gadów (w tym dinozaurów) na skutek upadku meteorytu na przełomie mezozoiku i trzeciorzędu. O sukcesie ewolucyjnym ssaków zadecydowała między innymi stałocieplność, zróżnicowanie uzębienia, wykształcenie łożyska (u ssaków łożyskowych) oraz rozwój mózgu. Radiacja adaptatywna ssaków zostanie omówiona szerzej w następnym rozdziale, poświęconym przebiegowi ewolucji życia na Ziemi. Przykładem radiacji adaptatywnej na mniejszą skalę są zięby (łuszczeniaki) Darwina na wyspach Galapagos. Ich przodek, który dostał się na archipelag, nie napotkał tam praktycznie żadnej konkurencji, był więc sprawniejszy od wszystkich stworzeń, które potencjalnie mogłyby z nim rywalizować. Różne linie jego potomków obsadziły rozmaite nisze ekologiczne, na lądzie stałym już zajęte przez konkurencję, a w szczególności przystosowały się do rozmaitych rodzajów pożywienia: nasion, owadów itp. Odbiło się to istotnie na budowie ptaków należących do poszczególnych linii, między innymi na kształcie ich dzioba (gatunki żywiące się ziarnem mają dziób krótki i gruby, gatunki chwytające drobne owady - dłuższy i delikatny itd.).

3.5 Ogólne reguły ewolucji

Obserwując przebieg ewolucji życia na Ziemi (opisany bardziej szczegółowo w rozdziale 4) możemy stwierdzić obecność kilku ogólnych reguł czy praw, wedle których przebiega ewolucyjny rozwój organizmów żywych.

Pierwszą z takich zasad stanowi **kumulatywność** ewolucji. Zmiany ewolucyjne przebiegają drogą stopniowego gromadzenia drobnych z reguły zmian genetycznych oraz odpowiadających im cech fenotypowych. Każda kolejna zmiana jest przy tym oparta na już istniejącej strukturze i funkcji organizmu, będącej wynikiem dotychczasowej ewolucji. Spektrum możliwości dalszej ewolucji wytyczane jest w dużym stopniu przez jej wcześniejszy przebieg. Mutacja zmieniająca barwę kwiatu u jakiejś rośliny może zadziałać tylko dlatego, że wcześniej w ogóle zostało wykształcone coś takiego jak kwiat. Modyfikacja planu budowy dowolnego organizmu poprzez pewne zaburzenie jego rozwoju embrionalnego może być dokonana jedynie na bazie już istniejącego rozwoju embrionalnego. Kończyny kręgowców lądowych mogły powstać tylko dlatego, że ich przodkowie - ryby trzonopłetwe - posiadały tak, a nie inaczej ukształtowany szkielet kostny płetw brzusznych i piersiowych, który po odpowiednich zmianach ewolucyjnych przekształcił się w szkielet kończyn tylnych i przednich. Nietoperze nie były w stanie wykształcić pary skrzydeł oraz dodatkowo jeszcze dwóch par nóg do chodzenia, przez co poruszałyby się po ziemi o wiele sprawniej, niż robią

to w rzeczywistości. Po swoich przodkach odziedziczyły one bowiem tylko dwie pary kończyn i po przekształceniu jednej z nich w skrzydła, druga nadaje się jedynie do zaczepienia o strop dziupli lub jaskini, a co najwyżej do niezdarnego pełzania. Wszystkie te przykłady pokazują, że w procesie ewolucji nowe cechy powstają na bazie, są niejako dodawane do cech już istniejących. Ewolucja nie może zatem przebiegać w zupełnie dowolnym kierunku - struktura i funkcja organizmu w aspekcie biochemicznym, fizjologicznym, rozwoju embrionalnego itp. wyznacza pewien zakres możliwości przyszłych dróg rozwoju. Natomiast w obrębie tego zakresu, określającego to, co w ogóle możliwe, o dalszych kierunkach ewolucji decyduje przypadkowa zmienność i dobór naturalny. Obecna struktura i funkcja każdego organizmu, w tym także człowieka, stanowi wynik ogromnej ilości drobnych przemian ewolucyjnych kumulowanych stopniowo w poszczególnych liniach rozwojowych przez miliardy lat istnienia życia na Ziemi. Kumulatywność ewolucji znajduje często odzwierciedlenie w przebiegu rozwoju zarodkowego, na przykład w obecności u zarodków ssaków szczelin i łuków skrzelowych, przekształcających się później w ucho środkowe i kosteczki słuchowe (co jest dyskutowane szerzej w rozdziale 6). W tym przypadku, rozwój osobniczy (ontogeneza) odzwierciedlając przebieg rozwoju ewolucyjnego (filogenezy), wskazuje na bardzo ogólną regułę ewolucji. Chodzi mianowicie o to, że ewolucja, jeżeli może, wykorzystuje to, co już istnieje, zamiast tworzyć całkowicie od nowa. Poszczególne łuki skrzelowe, funkcjonujące u bezżuchwoców (*Agnatha*) jako szkielet przegród pomiędzy szczelinami skrzelowymi, zostały u ssaków „przysposobione” do wielu różnych celów. Powstały z nich mianowicie kości żuchwy i szczęki, chrząstki krtani i tchawicy, chrząstka gnykowa oraz kosteczki słuchowe ucha środkowego: młoteczek, kowadełko i strzemiączko.

Inną charakterystyczną cechą ewolucji jest jej **nieodwracalność**. Oznacza to, iż przemiany ewolucyjne nigdy nie cofają się (poza najprostszymi przypadkami - np. opisane wyżej ubarwienie ćmy *Biston betularis*) po tej samej drodze, którą postępowywały wcześniej. Cecha nieodwracalności wynika między innymi z dyskutowanej przed chwilą kumulatywności ewolucji, polegającej na gromadzeniu setek i tysięcy kolejno następujących po sobie zmian. Jest bowiem wysoce nieprawdopodobne, że przebieg ewolucji będzie postępować wstecz wykonując dokładnie ten sam ciąg kroków w dokładnie odwrotnej kolejności.

Istnieje jednakże jeszcze ważniejsza przyczyna nieodwracalności ewolucji. Można sobie wyobrazić, że przy zmianie środowiska pewne cechy przystosowawcze, wytworzone jako idioadaptacje w poprzednim środowisku, przestaną być potrzebne. Jako że wytwarzanie takich cech stanowi często istotny wydatek energetyczny, dobór naturalny będzie dążył do ich eliminacji. Za przykład może służyć redukcja oczu u kreta, prowadzącego podziemny tryb życia, albo zupełna utrata skrzydeł przez nielota kiwi żyjącego na Nowej Zelandii, gdzie przed przybyciem człowieka (i zawleczonych przezeń zwierząt) ptak ten nie miał praktycznie naturalnych wrogów naziemnych. Ale nawet w tych przypadkach „wsteczna ewolucja” dotyczyła tylko jednej cechy (lub kilku powiązanych ze sobą cech), podczas gdy reszta cech pozostała niezmieniona. Ani bowiem kiwi nie cofnął się do etapu nielotnego gada (zachował pióra, dziób, stałocieplność i mnóstwo innych cech ptasich), ani też kret nie przypomina pozbawionego jeszcze wzroku prymitywnego strunowca, np. lancetnika (już bowiem pierwsze kręgowce - ryby - posiadały oczy całkiem podobne do ssaczy). Wynika to stąd, że zgodnie z dyskutowanym powyżej, ewolucja to nie tylko idioadaptacje, czyli ściśle dostosowanie się do danego konkretnego środowiska, ale także aromorfozy, powodujące ogólne usprawnienie, a więc lepsze dostosowanie do wielu środowisk. O ile zatem na skutek zmiany warunków środowiskowych mogą się cofnąć cechy stanowiące adaptację do danego środowiska, to pozbycie się cech korzystnych z ogólnego punktu widzenia, przydatnych w bardzo wielu środowiskach byłoby po prostu szkodliwe. Organizmom nie opłaca się

rezygnować ze swych zdobyczy ewolucyjnych powodujących ich wszechstronne usprawnienie.

Cechą często charakteryzującą ewolucję jest także **kierunkowość**. Należy ją rozumieć w ten sposób, że w różnych liniach rozwojowych przez dłuższy czas (mowa tu o czasie geologicznym, rzędu milionów lat) utrzymuje się pewien niezmienny trend ewolucyjny, polegający na stałym i stopniowym wzroście (lub spadku) natężenia jakiejś cechy (zespołu cech). Taka stała tendencja jest możliwa, kiedy dana populacja (gatunek) jest poddawana nieustannemu działaniu kierunkowego doboru naturalnego. Za przykład kierunkowości ewolucji może służyć ewolucyjna historia współczesnych koni (rodzaj *Equus*), podczas której następował stały wzrost wielkości ciała (żyjący w eocenie przodek koni był wielkości psa) oraz redukcja ilości palców od pięciu do jednego (współczesne konie posiadają jeden funkcjonalny palec III, zakończony kopytem, oraz palce II i IV zachowane w postaci szczątkowej). W podobny sposób wyglądało zapewne wydłużanie się w procesie ewolucji szyi u żyrafy. Na przodków żyrafy działał stały dobór kierunkowy - dłuższa szyja pozwalała na osiągnięcie liści w wyższych warstwach korony rosnących na sawannie drzew. Bliski krewniak żyrafy, okapi, żyjący w odmiennym środowisku (gęste lasy i zarośla) do dzisiaj posiada stosunkowo krótką szyję, ponieważ w jego niszy ekologicznej dobór naturalny był odmiennie skierowany ze względu na większą dostępność liści na niskiej wysokości.

Przemiany ewolucyjne, przynajmniej w niektórych liniach rozwojowych, wykazują także tendencję do wzrostu złożoności systemów żywych w miarę przebiegu procesu ewolucji. Tendencja ta staje się ewidentna, gdy porównamy pierwsze organizmy żywe (będące przypuszczalnie hipercykliami białek i kwasów nukleinowych „zadomowionymi” w tworach podobnych koacerwatom) i kręgowce. Niektóre z istotnych etapów w historii ewolucji życia na Ziemi, w których wzrost złożoności przejawiał się w sposób najbardziej ewidentny, to:

- powstanie z materii nieożywionej pierwszych hipercykli złożonych z białek i kwasów nukleinowych, zdolnych do dalszej ewolucji;
- powstanie pierwszych komórek, odgraniczonych od otoczenia błoną białkowo-lipidową (lub tworem analogicznym), zdolnych do wzrostu i podziału;
- powstanie *Eukaryota* w wyniku endosymbiozy *Prokaryota* z pra-*Eukaryota*;
- powstanie organizmów wielokomórkowych z organizmów jednokomórkowych;
- powstanie organizmów złożonych z tkanek i narządów (organów) na skutek zróżnicowania się komórek na rozmaite typy (np. komórki nabłonka, mięśniowe, nerwowe) pełniące różne funkcje oraz w wyniku odpowiedniej organizacji przestrzennej komórek należących do różnych typów;
- powstanie mózgu człowieka, zdolnego do myślenia, wytworzenia świadomości, języka, kultury i nauki.

Wzrost złożoności struktury i funkcji odbywał się także na wielu etapach pośrednich, na przykład podczas ewolucji poszczególnych narządów i ich układów (krwionośnego, nerwowego, oddechowego itd.). Wzrost złożoności stanowi jednak tylko generalną regułę (lub raczej możliwość), od której istnieje wiele wyjątków. Jak wspomnieliśmy wcześniej, ogólny plan budowy *Prokaryota* nie uległ prawdopodobnie istotnym zmianom od momentu powstania tej grupy - głównym kierunkiem ewolucji była tu specjalizacja funkcji biochemicznych. Ograniczenia we wzroście złożoności wynikają u *Prokaryota* przypuszczalnie z ograniczonej pojemności aparatu genetycznego bakterii i sinic. Z drugiej strony, potomkowie tych organizmów, mitochondria i chloroplasty, weszły w skład wszystkich istniejących dzisiaj *Eukaryota*, które osiągnęły ogromny stopień złożoności i zróżnicowania - każda komórka naszego ciała zawiera zmienione na skutek długotrwałej ewolucji bakterie, bez których oddychanie tlenowe i związana z nim fosforylacja oksydacyjna, główne źródło energii, byłyby w ogóle niemożliwe. Do dzisiaj jednak

większość biomasy i tlenu na naszej planecie produkują wolnożyjące, bezjądrowe, fotosyntetyzujące sinice żyjące w oceanach.

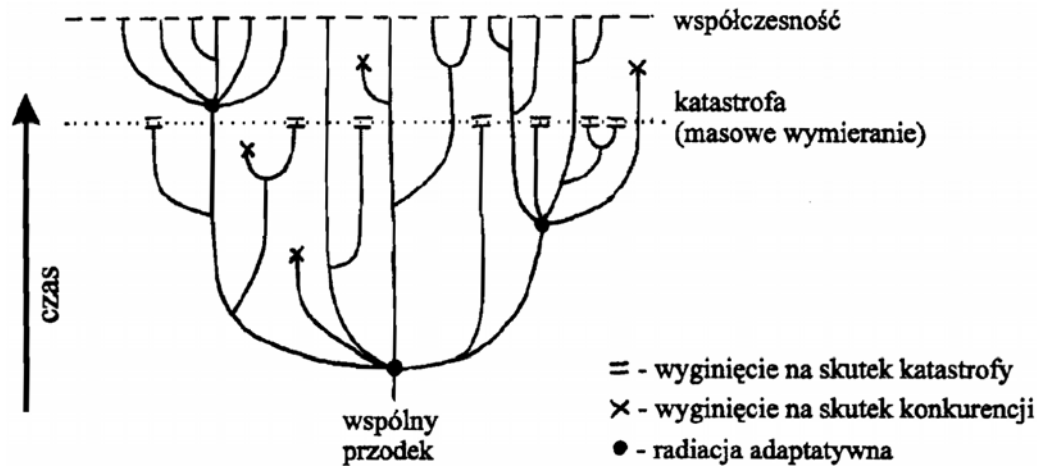
U pasożytów z reguły następuje uproszczenie budowy i funkcji, a więc spadek stopnia złożoności w porównaniu z ich wolnożyjącymi przodkami. Ponieważ gospodarz „zapewnia” spełnianie większości potrzeb pasożyta, wiele narządów lub wręcz całych układów staje się temu ostatniemu niepotrzebnych. Pasożyty mogą zatem uprościć, lub nawet w ogóle zrezygnować z własnego układu pokarmowego, jeżeli czerpią strawione substancje odżywcze wprost z ciała żywiciela. Nie jest im także potrzebna większość narządów zmysłów oraz rozwinięty układ nerwowy, skoro nie muszą poszukiwać pożywienia ani unikać drapieżników. Dla pasożytów wewnętrznych zbędna staje się pigmentacja ciała. Pasożyt ma za zadanie głównie dostać się (w przypadku pasożyta wewnętrznego) do wnętrza ciała swego żywiciela, nie pozwolić się stamtąd usunąć i wydać jak najwięcej potomstwa. Przykładem pasożyta wykazującego wyliczone powyżej cechy może być tasieniec. Jego plan budowy jest uproszczony, a stopień złożoności mniejszy w porównaniu z wolnożyjącymi płazińcami (wyplawkami).

Niewątpliwie zatem w przypadku pasożytów może nastąpić spadek stopnia złożoności organizmu w procesie ewolucji. Ten wyjątek od reguły przestaje być jednak wyjątkiem, kiedy rozpatrzemy cały koewoluujący układ pasożyt-żywiciel. Jest on niewątpliwie bardziej złożony, niż każdy z jego składników z osobna, tak jak *Eukaryota* są bardziej złożone niż *Prokaryota* (przodkowie mitochondriów i chloroplastów) i pra-*Eukaryota* oddzielnie. Generalnie rzecz biorąc, zarówno w przypadku pasożytnictwa, jak i symbiozy, o ile albo jeden, albo nawet obydwa ze współżyjących ze sobą gatunków mogą ulec pewnemu uproszczeniu, to stopień złożoności całego systemu wzrasta. Potwierdza to ogólną tendencję do wzrostu złożoności układów żywych w procesie ewolucji.

Ostatnią omawianą tutaj właściwością ewolucji jest **zmienne tempo** ewolucji. Różnice w szybkości zmian ewolucyjnych dotyczą zarówno odmiennych linii rozwojowych organizmów żywych, jak i różnych okresów w rozwoju poszczególnych linii. Przed chwilą omawialiśmy *Prokaryota*, które stosunkowo bardzo niewiele zmieniły się od początku swego powstania, ponad 3,5 miliarda lat temu. Także *Latimeria*, współcześnie żyjąca ryba trzonopłetwa, bardzo przypomina swoich przodków żyjących w dewonie, około 400 milionów lat temu. W tym przypadku przyczynę powolnej ewolucji stanowi zapewne środowisko życia *Latimerii*, głębina morska, gdzie panują bardzo niezmiennie warunki, a więc dobór naturalny działa stabilizująco. Z drugiej strony, ewolucja człowieka przebiegała bardzo szybko, jeżeli przyłożyć do niej geologiczną skalę czasu – od pojawienia się pierwszych istot niewątpliwie należących do linii prowadzącej do *Homo sapiens*, australopiteków, do chwili obecnej, minęły zaledwie około 4 miliony lat. Widocznie dobór naturalny sprzyjał powiększaniu się mózgu oraz powstaniu dwunożnej postawy, umożliwiającej przejęcie przez kończyny górne funkcji posługiwania się narzędziami. Podobnie, szybkie tempo ewolucji ma miejsce w przypadku radiacji adaptatywnej, gdy nowa grupa organizmów różnicuje się na ogromną ilość form. Przykładem może być „eksplozja życia” w kambrze, kiedy to powstała większość znanych obecnie typów zwierząt, lub też burzliwy rozwój ssaków w kenozoiku. Na zmienne tempo ewolucji w obrębie tej samej linii rozwojowej kładzie nacisk wspomniany wcześniej punktualizm. Jego zwolennicy (Eldredge, Gould) zwracają uwagę na to, że w zapisie kopalnym brakuje z reguły ciągłego przejścia pomiędzy różnymi gatunkami oraz że gatunki są stosunkowo niezmiennie przez cały okres swego istnienia. Tłumaczą to oni w ten sposób, że w historii danej linii rozwojowej krótkie i obfitujące w gwałtowne zmiany okresy **specjacji** są przedzielone długimi okresami **stazy**, podczas których tempo przemian ewolucyjnych jest bliskie zeru. Jest zatem o wiele bardziej prawdopodobne znalezienie skamieniałości reprezentującej etap stazy, niż formy przejściowej pochodzącej z

krótkotrwałego okresu specjacji. Koncepcja ta zdaje się dobrze pasować do historii ewolucyjnej przynajmniej niektórych grup organizmów.

Jeżeli prześledzimy przebieg zmian ewolucyjnych rozmaitych gatunków, albo większych grup systematycznych, w czasie, ich historie ułożą się w **drzewo ewolucyjne**. Schematyczny przykład takiego drzewa przedstawia rycina 3.5.



RYCINA 3.5. Schematyczne drzewo ewolucyjne organizmów żywych. Poszczególne linie rozwojowe odpowiadają albo gatunkom, albo większym jednostkom systematycznym.

Ewolucyjny rozwój jakiejś grupy organizmów (zarówno całego świata żywego, jak i np. stawonogów, strunowców, ssaków łożyskowych) rozpoczyna się zawsze od wspólnego przodka danej grupy. Na skutek radiacji adaptatywnej tego przodka powstaje wiele linii rozwojowych (gatunków lub wyższych jednostek systematycznych). Niektóre z tych linii ulegają stopniowym przemianom w czasie, nie dzieląc się jednak na linie „potomne”, inne, przeciwnie, ulegają podziałowi na wiele linii. Często w jednym czasie różnicowanie się na poszczególne linie rozwojowe jest tak intensywne, że następuje kolejna, „wtórna” radiacja adaptatywna (radiacje takie zaznaczono na schemacie kropkami). Na przykład po „pierwotnej” radiacji adaptatywnej ssaków łożyskowych nastąpił szereg „wtórnych” radiacji adaptatywnych w obrębie ssaków drapieżnych, kopytnych, nietoperzy itd. Z czasem niektóre linie rozwojowe ulegają wymarciu. Dzieje się tak na skutek różnych przyczyn. Do najbardziej spektakularnych należą kataklizmy, np. upadek meteorytu na przełomie kredy i trzeciorzędu. Tego rodzaju katastrofy z reguły powodują wyginięcie wielu, często niespokrewnionych ze sobą linii rozwojowych. Wspomniany kataklizm z końca ery mezozoicznej wygubił nie tylko dinozaury, ale też gady latające (pterozaury), morskie (ichtiozaury, plejzozaury) oraz należące do głowonogów amonity. Powodem wyginięcia tych grup była ich zbytnia specjalizacja, uniemożliwiająca szybkie przystosowanie się do nowych warunków środowiska po dramatycznej zmianie tych ostatnich. Na rycinie 3.5 przedstawiono przykładowo jedną taką katastrofę powodującą jednoczesne wymarcie wielu linii (co zaznaczono podwójną poziomą kreską).

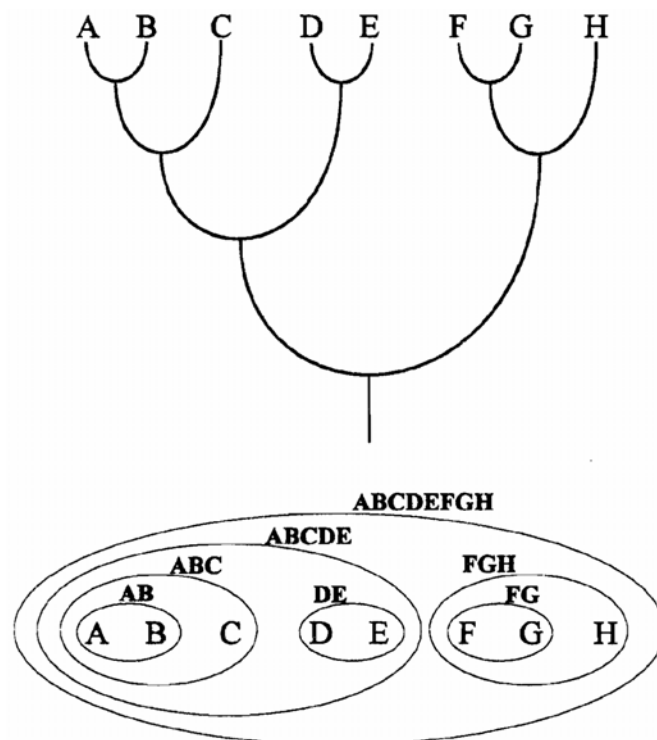
Wymieranie innych linii rozwojowych następuje z powodu bardziej powolnych zmian środowiska (np. oziębienie klimatu wskutek nasuwania się lodowca, pustynnienie ekosystemu) lub w wyniku konkurencji ze strony innych organizmów. Przypadki tego rodzaju wymierania oznaczone są krzyżykami na schemacie. Charakteryzuje się ono tym, że wyginięcie różnych grup nie jest ze sobą skorelowane w czasie. Dyskutowane powyżej, przy okazji doboru płciowego, wyginięcie jelenia olbrzymiego związane było z wkroczeniem lasu na tereny otwarte w wyniku ocieplenia klimatu. Ogromne, nielotne (podobne nieco do strusi, ale ze znacznie większym dziobem) ptaki drapieżne, fororaki, zajmowały przez długi czas (od

ok. 60 do 2 mln lat temu) niszę ekologiczną dużych drapieżników lądowych na obszarze Ameryki Południowej. Dopiero wyłonienie się z oceanu przesmyku panamskiego, łączącego Amerykę Południową z Ameryką Północną, spowodowało inwazję nowoczesnych ssaków drapieżnych z północy, które, jako sprawniejsze, wyparły fororaki, powodując w krótkim czasie ich zupełne wymarcie.

Obecne zróżnicowanie organizmów żywych, reprezentujących te linie rozwojowe, które dotarły do „współczesności” na rycinie 3.5, stanowi zatem skutek rozdzielania się poszczególnych linii na linie pochodne (jeżeli takie rozdzielanie przebiega gwałtownie i prowadzi do wyłonienia się wielu linii, nazywamy je radiacją adaptatywną), stopniowych, często kierunkowych przemian w obrębie poszczególnych linii oraz wymierania niektórych linii ze względu na gwałtowne kataklizmy, bardziej powolne zmiany środowiska albo konkurencję ze strony innych organizmów.

Współczesna **taksonomia** (nauka zajmująca się systematyką organizmów żywych) stara się odzwierciedlić ewolucyjne pokrewieństwo organizmów. Do poszczególnych jednostek systematycznych zaliczane są organizmy bliżej spokrewnione ze sobą, niż z organizmami z innych grup systematycznych. Taki system klasyfikacji nazywany **systemem naturalnym** (jego przeciwieństwem był na przykład sztuczny system Linneusza, w wielu miejscach oparty na cechach nie związanych z pokrewieństwem ewolucyjnym) jest obecnie powszechnie stosowany.

Pewną odmianę taksonomii naturalnej stanowi **taksonomia kladystyczna**. Wedle niej każda grupa organizmów posiada tylko jedną grupę organizmów najbliższą z nią spokrewnioną, zwaną **grupą siostrzaną**. Razem tworzą one wyższą jednostkę systematyczną, która także posiada swoją grupę siostrzaną. Dla jeszcze wyższej jednostki systematycznej utworzonej z obu tych jednostek szuka się następnej grupy siostrzanej i tak dalej, aż do poklasyfikowania wszystkich organizmów żywych. Ilustruje to rycina 3.6.

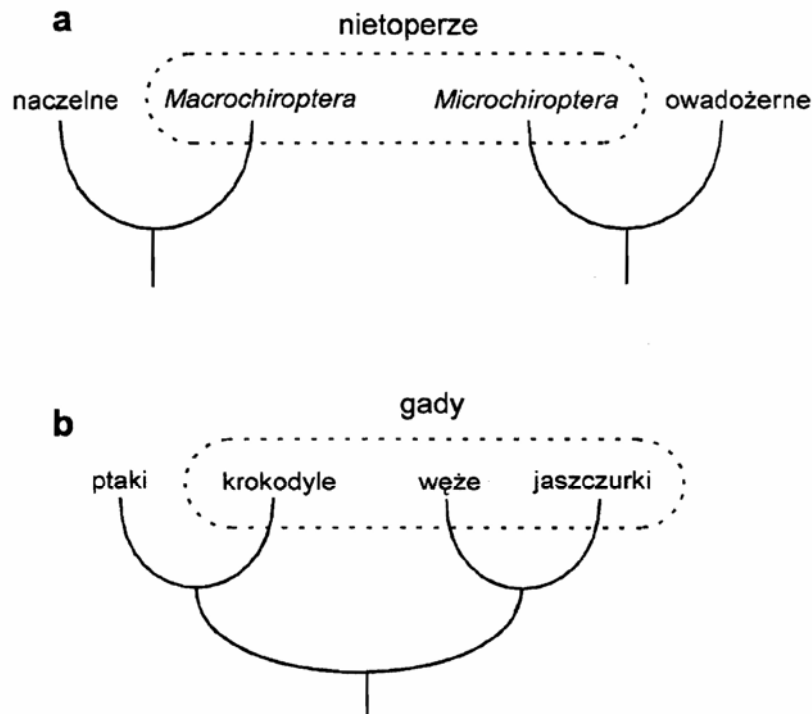


RYCINA 3.6. Przykładowe drzewo ewolucyjne, obejmujące osiem gatunków, rozważane przez taksonomię kladystyczną. Kolejność podwójnych rozgałęzień (kladów) decyduje o hierarchii jednostek systematycznych (na dole) - każda z nich zawiera wyłącznie, a zarazem wszystkie osobniki pochodzące od wspólnego przodka.

Grupą siostrzaną dla gatunku A stanowi tutaj gatunek B, zaś dla grupy AB utworzonej z obu tych gatunków - gatunek C. Grupy siostrzane tworzą także gatunki D i E oraz F i G. Dla jednostki ABC grupą siostrzaną jest jednostka DE, zaś dla ABCDE - jednostka FGH. Taksonomia kladystyczna rozpatruje więc drzewo ewolucyjne składające się z podwójnych rozgałęzień (jedna gałąź dzieląca się na dwie gałęzie), zwanych **kladami**. Całe drzewo rodowe ma przez to strukturę ściśle hierarchiczną, co ilustruje dolna część ryciny 3.6. Każda jednostka systematyczna w obrębie taksonomii kladystycznej musi spełniać dwa ściśle określone warunki:

- wszystkie organizmy należące do danej grupy muszą pochodzić od wspólnego przodka, a więc musi być to grupa monofiletyczna;
- dana grupa musi zawierać wszystkie organizmy pochodzące od tego wspólnego przodka, a więc nie jest on przodkiem żadnych organizmów spoza rozważanej grupy.

Klasyczna taksonomia naturalna często nie spełnia tych rygorystycznych wymagań. Dwa przykłady ilustruje rycina 3.7.



RYCINA 3.7. Przykłady nieprawidłowo utworzonych grup wedle taksonomii kladystycznej. (a) dwie grupy nietoperzy pochodzą od różnych przodków, (b) od wspólnego przodka wszystkich gadów pochodzą także ptaki.

Dwie grupy nietoperzy: *Macrochiroptera* (duże tropikalne nietoperze nie znające, poza jednym rodzajem, echolokacji) i *Microchiroptera* (nietoperze mniejszych rozmiarów posługujące się echolokacją) prawdopodobnie zupełnie niezależnie nabyły w trakcie ewolucji zdolności do lotu. Dla pierwszej grupę siostrzaną stanowią naczelnie (do których należą małpiatki i małpy oraz człowiek), a dla drugiej - owadożerne (ryjówka, kret, jeż itd.), co ilustruje rycina 3.7a. Nietoperze są więc grupą utworzoną nieprawidłowo wedle kanonów taksonomii kladystycznej, ponieważ nie spełniają pierwszego z powyższych warunków (nie pochodzą od wspólnego przodka). Natomiast drugi warunek nie jest spełniony poprzez gady, ponieważ od wspólnego przodka wszystkich gadów pochodzą także ptaki, które nie są do nich

zaliczane, co ilustruje rycina 3.7b (od wspólnego przodka wszystkich gadów pochodzą także ssaki, nie pokazane na tej rycinie, podobnie jak pewne grupy gadów, np. żółwie).

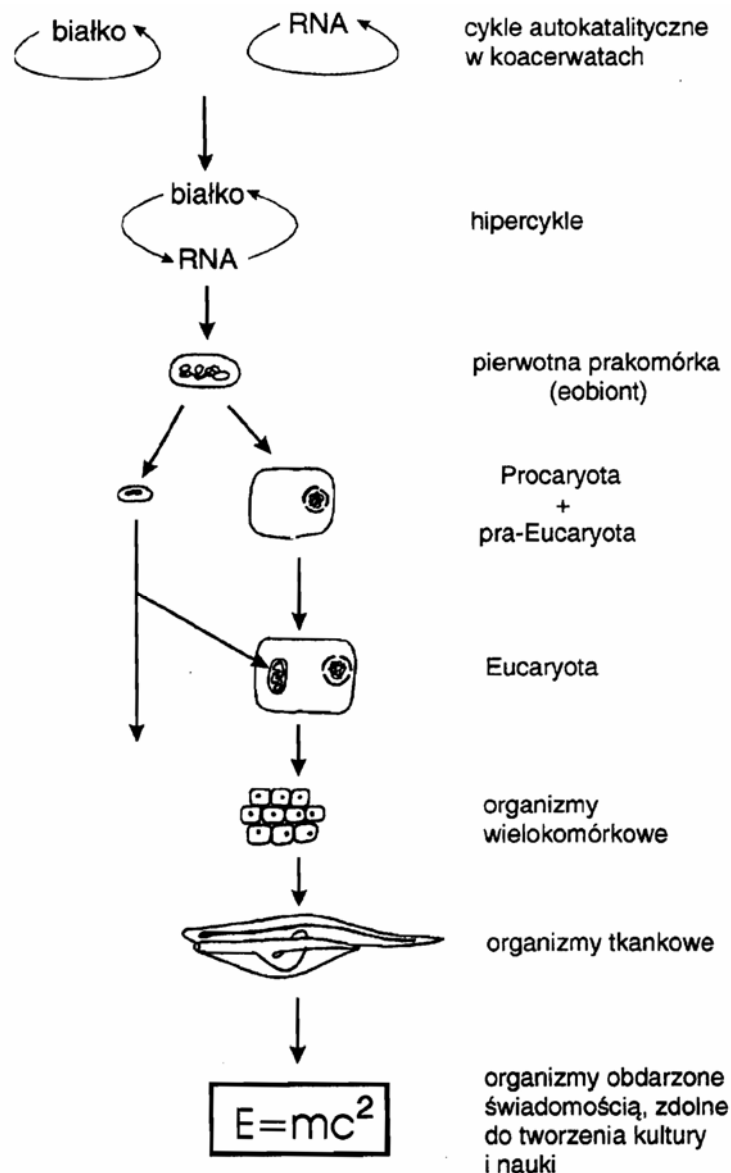
Spośród współcześnie żyjących organizmów grupą siostrzaną dla ptaków są krokodyle (obie grupy są spokrewnione z wymarłymi dinozaurami oraz tekodontami), a więc razem powinny tworzyć jedną jednostkę systematyczną. Tymczasem ptaki sztucznie wyodrębnia się spośród gadów, głównie ze względu na cechy stanowiące przystosowania do lotu (to samo zresztą było przyczyną zaliczenia do nietoperzy dwóch raczej daleko spokrewnionych grup ssaków).

Do badania pokrewieństwa w obrębie taksonomii kladystycznej często używa się podobieństwa sekwencji aminokwasów w białkach lub nukleotydów w DNA albo RNA u różnych organizmów (zobacz rozdział 6.7), podczas gdy tradycyjna taksonomia oparta jest raczej na cechach fenotypowych. Mimo iż taksonomia kladystyczna wydaje się słuszną z przyczyn zasadniczych, jako odzwierciedlająca w sposób konsekwentny drzewo ewolucyjne, okazuje się ona raczej niewygodna w użyciu i dlatego w praktyce ciągle jeszcze częściej stosuje się klasyczną taksonomię naturalną.

Przebieg ewolucji życia na Ziemi

4.1 Najważniejsze etapy ewolucji życia

Życie w czasie swej ewolucji osiągało kolejne stopnie organizacji, charakteryzujące się wzrastającą złożonością. Nie dotyczy to oczywiście wszystkich organizmów żyjących w danym okresie, lecz tylko linii najwyżej rozwiniętych (wcześniej wspomniałem, że np. *Prokaryota* niewiele się zmieniły od momentu swego powstania). Najważniejsze z tych etapów zostały przedstawione na rycinie 4.1. Większość znamy już z poprzednich rozdziałów niniejszej książki.



RYCINA 4.1. Najważniejsze etapy wzrostu stopnia organizacji organizmów żywych.

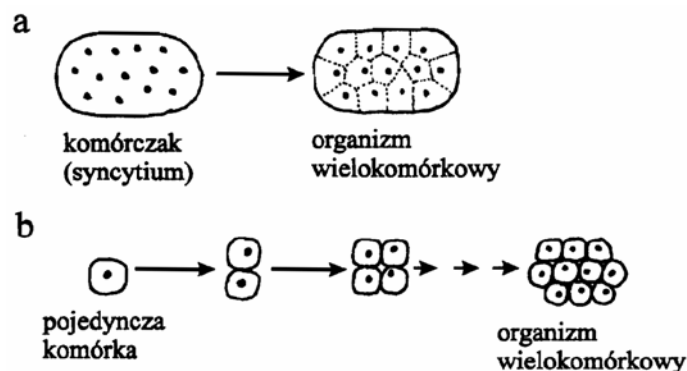
Jak pamiętamy, zaczęło się od tego, że szereg prostych procesów fizykochemicznych, nie mających jeszcze nic wspólnego z życiem, doprowadziło do spontanicznej, abiogennej

syntezy prostych związków organicznych (aminokwasów, nukleotydów), ich polimeryzacji w białka i kwasy nukleinowe oraz przestrzennej organizacji, zgrupowaniu tych związków w zdolne do wzrostu i podziału struktury podobne do koacerwatów. Struktury takie stwarzały odpowiednie środowisko dla wspólnej egzystencji w bliskim sąsiedztwie cykli autokatalitycznych białek i RNA, przy czym prawdopodobne jest, że te ostatnie od samego początku korzystały z katalitycznych właściwości łańcuchów białkowych o przypadkowej sekwencji aminokwasów, jako że właściwości katalityczne niektórych łańcuchów RNA (rybozymów) są względnie słabe i mało różnorodne. Przełomowym momentem było „nauczenie się” przez kwasy rybonukleinowe kodowania sekwencji aminokwasów w białkach poprzez wytworzenie pierwotnego kodu genetycznego. Moment ten, jednoznaczny z powstaniem hipercykli białek i kwasów nukleinowych zdolnych do dziedziczenia informacji genetycznej i do ewolucji, możemy uznać za początek życia.

Z czasem enzymy powstałe w wyniku ewolucji pierwotnych łańcuchów polipeptydowych o przypadkowej sekwencji aminokwasów przejęły kontrolę nad takimi procesami, jak pobieranie przez koacerваты substancji z otoczenia, ich wzrost oraz podział, będącymi dotychczas zjawiskami czysto fizycznymi. Wytworzona została otoczka w postaci błony lipido-podobnej, a później białkowo-lipidowej, zaś DNA zastąpił RNA w roli nośnika informacji genetycznej. Powstała w ten sposób pierwotna prakomórka, zwana **eobiontem**. Była ona przodkiem wszystkich żyjących obecnie organizmów żywych na kuli ziemskiej.

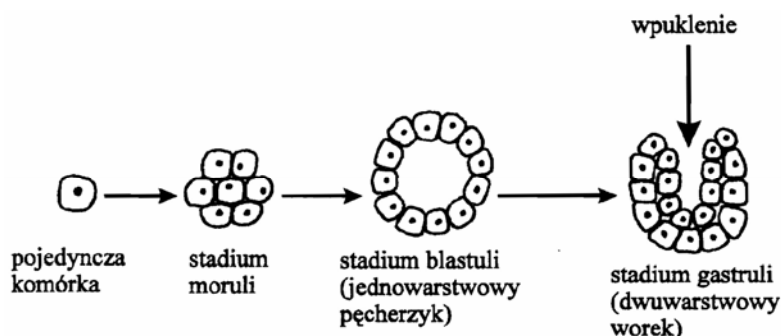
Z eobiontów powstały małe komórki prokariotyczne, zdolne do efektywnego wykorzystywania różnych rodzajów energii, oraz znacznie większe komórki pra-*Eukariota* o złożonej strukturze wewnętrznej i efektywnym sposobie zapisu informacji genetycznej. W wyniku zjawiska endosymbiozy (dającego obopólne korzyści „osiedlenia się” komórek *Prokaryota* w komórkach pra-*Eukaryota*) doszło do wytworzenia *Eukaryota*, przy czym symbiotyczne komórki prokariotyczne dały początek organellom odpowiedzialnym za produkcję energii: mitochondriom i chloroplastom. *Eukaryota* zawierające oba wymienione rodzaje organelli rozwinęły się w jednokomórkowe glony, natomiast te wyposażone tylko w mitochondria zostały przodkami pierwotniaków, również będących pojedynczymi komórkami.

Zarówno rośliny, jak i zwierzęta wytworzyły formy wielokomórkowe. Można sobie wyobrazić dwie drogi prowadzące do ich powstania. Jedną z nich, przedstawioną na rycinie 4.2a, stanowi wykształcenie się błon białkowo-lipidowych oddzielających poszczególne jądra komórkowe w komórczaku (czyli *syncytium* - komórce zawierającej wiele jąder). Jednakże bardziej prawdopodobna wydaje się możliwość alternatywna, polegająca po prostu na nie rozdzielaniu się komórek potomnych po podziale komórki macierzystej (patrz rycina 4.2b).



RYCINA 4.2. Dwie możliwe drogi powstania organizmów wielokomórkowych: a) wykształcenie błon komórkowych oddzielających poszczególne jądra komórkowe w syncytium (komórczaku); b) nie rozdzielanie się komórek potomnych po podziale komórki macierzystej.

Pewne światło na to, jak mogły wyglądać pierwsze wielokomórkowe organizmy zwierzęce, rzucić może rozwój embrionalny zwierząt tkankowych przebiegający od jednokomórkowej zygoty przez stadium moruli, blastuli i gastruli (porównaj rycina 4.3) oraz współcześnie żyjące gatunki, których osobniki dorosłe najwidoczniej „zatrzymały się” w swoim rozwoju na poszczególnych etapach (np. wiciowiec *Pandorina* reprezentuje stadium moruli, toczek *Volvox* - stadium blastuli, zaś stułbia *Hydra* - stadium gastruli). Natomiast pierwsze wielokomórkowe organizmy roślinne miały zapewne postać rozgałęzionej plechy, podobnej do tej, jaka występuje u współczesnych wielokomórkowych glonów - zielenic, brunatnic i krasnorostów. Dopiero po wyjściu roślin na ląd nastąpiło zróżnicowanie jednakowych komórek budujących plechę na różne typy tkanek (przewodzącą, nabłonkową, mięksisz) oraz do wykształcenia zbudowanych z nich organów (korzeni, łodygi, liści).



RYCINA 4.3. Pierwsze stadia rozwoju zarodkowego zwierząt tkankowych odpowiadające pierwszym etapom ewolucji organizacji przestrzennej organizmów zwierząt tkankowych.

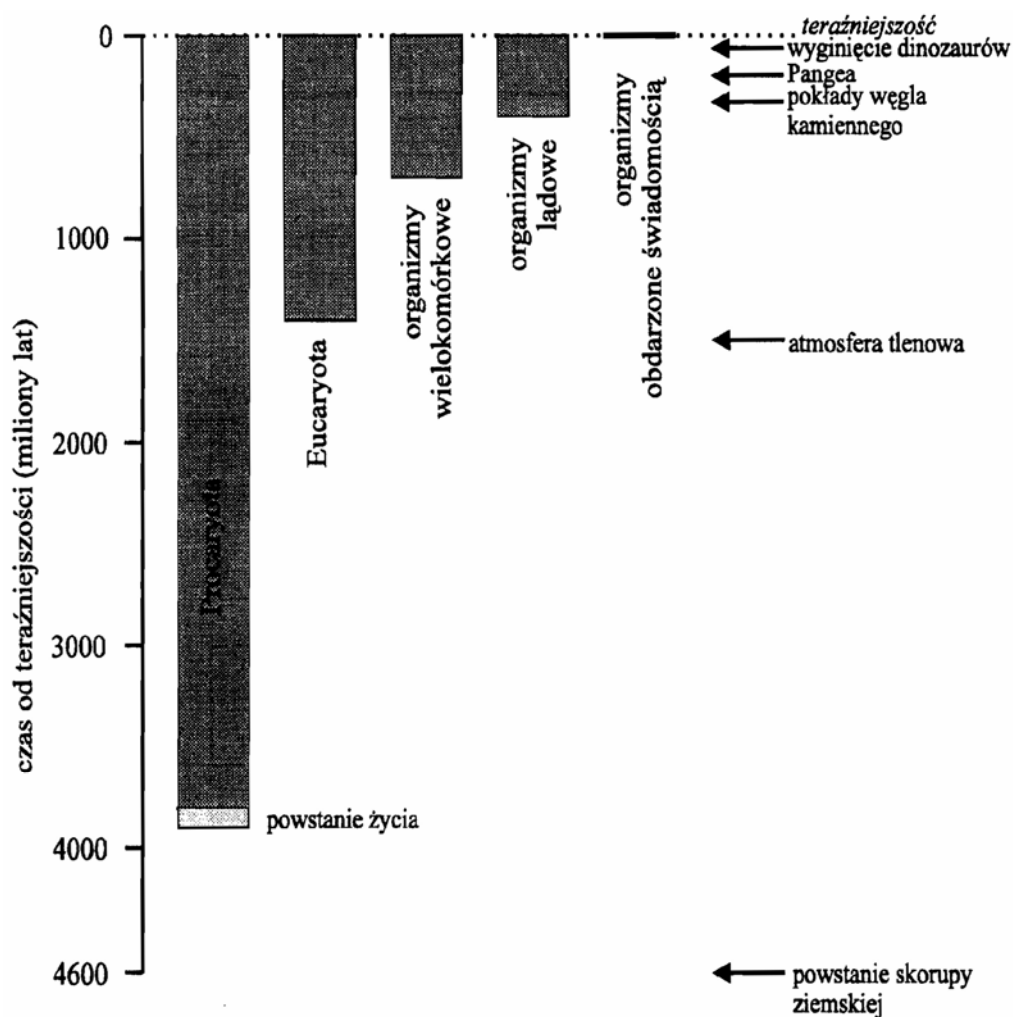
Właśnie powstanie organizmów tkankowych stanowiło następny istotny etap ewolucji życia. Różne tkanki zbudowane są z różnych typów komórek (u zwierząt np. nabłonkowych, mięśniowych, nerwowych), zatem podobne początkowo do siebie i niewyspecjalizowane komórki musiały ulec stopniowemu zróżnicowaniu na odpowiednie typy, pełniące ściśle określone funkcje. Miał tu zatem miejsce scenariusz znany nam już z dyskusji dotyczącej powstawania nowych genów - najpierw powielenie jakiegoś układu (genu, komórki) na szereg identycznych układów, a potem specjalizacja poszczególnych układów (stanowiących teraz już części składowe jakiegoś nadrzędnego systemu), ich rozwój w rozbieżnych kierunkach. W wyniku następuje wzrost złożoności całego systemu.

Zespoły podobnych do siebie komórek tworzyły poszczególne tkanki, te zaś wchodziły w skład narządów, zbudowanych z kilku różnych tkanek odpowiednio usytuowanych przestrzennie i połączonych w jedną funkcjonalną całość (np. żołądek zawiera tkankę nabłonkową, wyściełającą jego wnętrze, łączną, mięśniową, wydzielniczą itp.). Poszczególne narządy służyły jako podzespoły układów narządów (np. nerwowego, pokarmowego), te zaś składały się na całe organizmy, odpowiadając za całe bogactwo zróżnicowania ich budowy i funkcji.

Jednym z takich układów u zwierząt był układ nerwowy, odpowiedzialny za odbieranie bodźców ze środowiska za pomocą rozmaitych receptorów (narządów zmysłów) i adekwatne reagowanie na te bodźce poprzez uruchomienie odpowiednich efektorów (np. mięśni). U wyżej zorganizowanych organizmów zwierzęcych, na przykład u ssaków (w szczególności u naczelnych) układ nerwowy robi znacznie więcej, niż proste „przekodowywanie” bodźców ze środowiska na zachowanie się organizmu. Ich centralny układ nerwowy, a zwłaszcza silnie rozwinięty mózg, jest zdolny do kojarzenia (asocjacji) różnych sygnałów, do uczenia się (a więc operowania pamięcią) oraz do innych „wyższych”

czynności neurofizjologicznych. W końcu, rozwój mózgu u człowieka zaszedł tak daleko, iż osobniki gatunku *Homo sapiens* stały się świadome swego istnienia, wytworzyły język symboliczny, kulturę oraz naukę, za pomocą której są zdolne do poznawania świata, w którym żyją, a także technologię, umożliwiającą zmienianie tego świata. Żaden inny gatunek nie wywarł takiego wpływu na oblicze całej planety. Szczegóły procesu powstawania człowieka w procesie ewolucji (antropogenezy) będą rozważane w następnym rozdziale.

Zobaczmy teraz, jak wyglądało pojawianie się kolejnych, diskutowanych wyżej, coraz bardziej złożonych stadiów rozwoju życia w przeciągu czasu. Ilustruje to rycina 4.4. Widać z niej, że życie pojawiło się stosunkowo niedługo (w geologicznej skali czasu) po powstaniu skorupy ziemskiej, co miało miejsce około 4,5 miliarda lat temu. Świadczy to o tym, że powstanie życia było zjawiskiem bardzo prawdopodobnym, o ile zaistniały odpowiednie po temu warunki. Znanie są niewątpliwe skamieniałości komórek organizmów prokariotycznych (sinic) sprzed około 3,5 mld lat. Jeszcze starsze (3,6 miliarda lat) są wytwory tych organizmów, stromatolity, występujące także we współczesnych morzach, między innymi u wybrzeży Australii (są to twory w kształcie bulw czy grzybów o rozmiarach rzędu jednego metra, o charakterystycznej warstwowej strukturze, będącej wynikiem wiązania ziarenek piasku przez maty zbudowane z nitkowatych, kolonijnych sinic). Powstanie życia musiało więc mieć miejsce jeszcze wcześniej, co najmniej 3,8 miliarda lat temu. Możemy zatem być pewni, że życie istnieje przynajmniej przez 80% czasu istnienia naszej planety.



RYCINA 4.4. Pojawianie się najważniejszych „innowacji” ewolucyjnych w czasie istnienia naszej planety. Dla porównania pokazano kilka zdarzeń z geologicznej historii Ziemi.

Wydaje się jednak, że przez następne ponad dwa miliardy lat po pojawieniu się *Prokaryota*, a więc przeszło połowę czasu istnienia życia, nic się przełomowego w ewolucji biologicznej nie wydarzyło. *Eukaryota* powstały dopiero nieco ponad 1 miliard lat temu, a więc przez większość czasu życie na Ziemi istniało tylko w postaci bakterii i sinic! Od momentu pojawienia się organizmów eukariotycznych da się jednak zauważyć wyraźne przyspieszenie tempa wzrostu złożoności organizmów żywych. Powstanie *Eukaryota* dzieli od następnego przełomowego momentu - wytworzenia wielokomórkowych organizmów tkankowych, które miało miejsce przed około 700 milionami lat, znacznie krótszy okres czasu. Jeszcze mniej czasu trzeba było, aby życie wyszło na ląd, mniej więcej 400 milionów lat temu, gdzie różnorodność środowisk sprzyjała szybkiemu różnicowaniu się organizmów. Człowiek (gatunek *Homo sapiens*) pojawił się na kuli ziemskiej dopiero „w ostatniej chwili”, jakieś 100 tysięcy lat temu. Jak widać, większość najciekawszych zdarzeń w historii ewolucji życia wydarzyła się stosunkowo niedawno. Na rycinie 4.4 dla porównania pokazano za pomocą strzałek takie zdawałoby się pradawne zdarzenia, jak utworzenie pokładów węgla kamiennego w karbonie, skupienie wszystkich kontynentów w jeden superkontynent - Pangeę oraz wyginięcie dinozaurów. W porównaniu jednak do okresu istnienia „świata *Prokaryota*” wszystkie te wydarzenia to stosunkowo bardzo „świeża” historia.

Z ryciny 4.4 wynika, że im wyżej zorganizowane strukturalnie są organizmy żywe, tym szybciej stają się one jeszcze bardziej złożone. Można by zatem powiedzieć, że „struktura rodzi strukturę” w analogii do słynnego ekonomicznego prawa: „pieniądz rodzi pieniądz”. Wspomniane zjawisko wynika z dyskutowanej wcześniej kumulatywności ewolucji. Nowe cechy powstają bowiem na bazie cech już istniejących - im więcej zatem istnieje, tym więcej może powstawać. Jeżeli wzrost złożoności planu budowy zachodzi poprzez modyfikację przebiegu rozwoju embrionalnego, to możliwości modyfikacji są proporcjonalne do stopnia skomplikowania tego rozwoju. Z drugiej strony, już istniejąca struktura organizmu (łącznie z prowadzącą do jej wykształcenia embriogenezą) wyznacza dopuszczalny zakres tych modyfikacji, „proponując” w ten sposób doborowi naturalnemu tylko ograniczoną gamę możliwości do wyboru. W tym sensie istniejąca struktura organizmu stanowi bardzo ważny czynnik ewolucyjny, w istotny sposób determinujący zakres zmienności dostępny doborowi naturalnemu i w ten sposób niejako „kanalizujący” określone możliwe kierunki dalszych zmian tej struktury (porównaj wcześniejszy przykład z dodatkową parą kończyn u nietoperzy). Fakt ten jest często zaniedbywany przez standardową wersję syntetycznej teorii ewolucji, która raczej pomija znaczenie dla zjawisk makroewolucyjnych „ukierunkowania” przez specyfikę procesu embriogenezy dużych zmian w cechach fenotypowych spowodowanych mutacjami w genach regulatorowych sterujących tym procesem.

Jak wspomniałem przed chwilą, najciekawsze rzeczy w historii ewolucji życia działały się w ciągu ostatniego miliarda lat. W tym okresie mieści się cały rozwój roślin i zwierząt, omawiany w następnych podrozdziałach. Odzwierciedla to podział historii skorupy ziemskiej na epoki geologiczne, oparty głównie na skamieniałościach morskich zwierząt bezkręgowych (stanowią one dobre **skamieniałości przewodnie**, bowiem występują masowo i są charakterystyczne dla poszczególnych okresów geologicznych). Podział ten (wraz z grupami roślin i zwierząt dominującymi w poszczególnych epokach) przedstawia tabela 4.1.

ERA	Okres	czas trwania (mln lat)	początek (mln lat temu)	Świat roślinny	Świat zwierzęcy
kenozoik	czwartorzęd	2	2	okrytozależkowe (dwuliścienne i jednoliścienne)	ewolucja człowieka
	trzeciorzęd	63	65		ssaki i ptaki
mezozoik	kreda	71	136	nagozależkowe (paprocie nasienne, młórzębowate, sagowce, iglaste)	dinozaury (ląd)
	jura	54	190		pterozaury (powietrze)
	trias	35	225		ichtiozaury i plezjozaury (morza)
paleozoik	perm	55	280	widłaki	kotylozaury, gady ssakokształtne
	karbon	65	345		skrzypy
	dewon	50	395	paprocie	"ryby pancerne" (Agnatha, Placodermi)
	sylur	35	430	psylofity	trylobity, ramienionogi
	ordowik	70	500	jednokomórkowe glony	pierwsze tkankowce
	kambr	70	570		pierwotniaki
prekambr					

4000 4600

Tabela 4.1: Podział historii Ziemi na ery i okresy z podaniem czasu ich trwania oraz momentu rozpoczęcia, a także dominujących w nich grup roślin i zwierząt. Ponieważ w danym czasie mogło istnieć wiele grup organizmów dominujących w różnych środowiskach i niszach ekologicznych, w tabeli podano te o najwyższym poziomie organizacji w danym okresie.

Historia Ziemi dzieli się na cztery główne ery, które dalej dzielą się na mniejsze jednostki - okresy. Zdecydowanie najdłuższa jest najstarsza era, **prekambr**, w której skamieniałości (pozbawionych pancerza) bezkręgowców są bardzo nieliczne i pojawiają się dopiero pod sam jej koniec - trwa ona około 4 miliardy lat. Kambr, pierwszy okres następnej ery, **paleozoiku**, której początek przypada na niecałe 600 milionów lat temu, charakteryzuje się gwałtownym pojawieniem się dużej ilości rozmaitych bezkręgowców pokrytych pancerzem, i przez to łatwo zachowujących się jako skamieniałości – na przykład trylobitów i ramienionogów. Granicę pomiędzy paleozoikiem a **mezozoikiem**, który rozpoczął się przed 225 milionami lat, wyznacza masowe wymieranie wielu grup bezkręgowców (np. trylobitów),

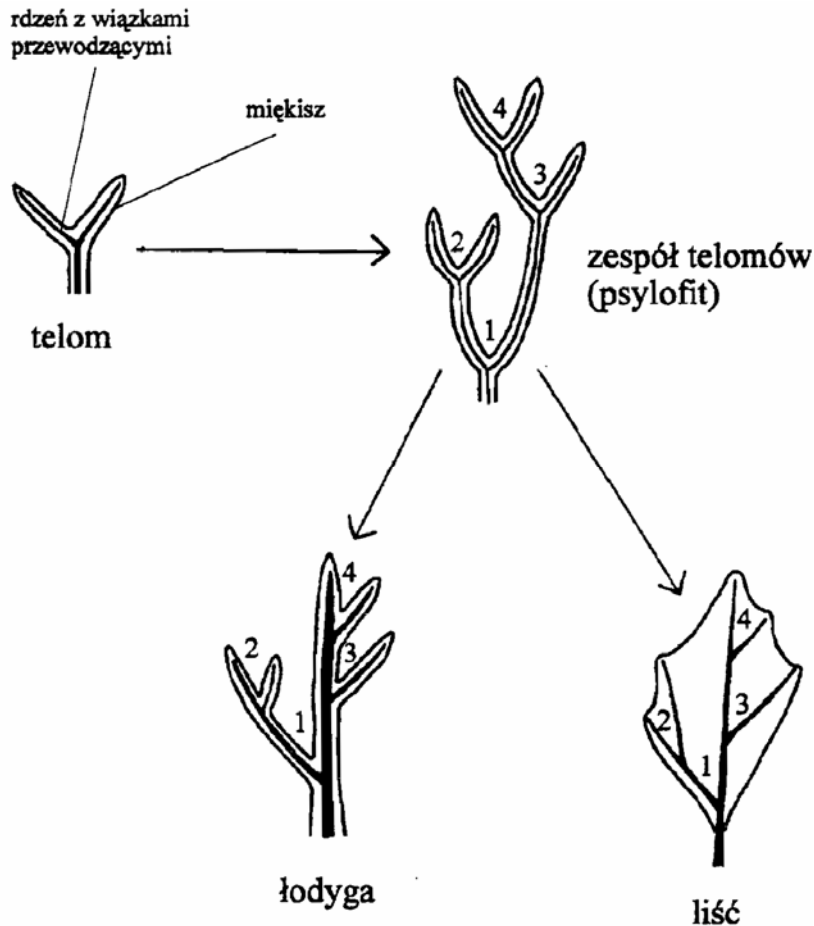
przypuszczalnie na skutek jakiegoś kataklizmu w rodzaju upadku meteorytu. Z pewnością upadek meteorytu spowodował kolejne masowe wymieranie organizmów morskich na przełomie mezozoiku i **kenozoiku**, 65 milionów lat temu, (wtedy też, co jest z pewnością o wiele bardziej znane, wyginęły dinozaury). Era kenozoiczna trwa do chwili obecnej. Granice pomiędzy poszczególnymi okresami w obrębie wspomnianych er wyznaczone zostały na podstawie mniej drastycznych zmian w składzie fauny bezkręgowców morskich. W dwóch następnych podrozdziałach prześledzimy w skrócie przebieg ewolucji roślin i zwierząt pod koniec prekambriu oraz w ciągu trzech następnych er aż do współczesności.

4.2 Ewolucja świata roślinnego

Eukaryota roślinne pojawiły się w morzach Ziemi zapewne ponad jeden miliard lat temu w prekambrze i aż do końca syluru występowały przede wszystkim w postaci jednokomórkowych glonów bentonicznych (osiadłych na dnie) lub planktonicznych (pływających w toni wodnej). Do dzisiaj zresztą glony takie stanowią dominującą grupę roślin wodnych, produkującą znacznie większą ilość tlenu, niż wszystkie rośliny lądowe. Znane są prekambryjskie skamieniałości plech glonów wielokomórkowych, ale organizmy te odgrywały przypuszczalnie marginalną rolę w ówczesnych ekosystemach. Nie wykazywały one jeszcze poza tym zróżnicowania komórek na tkanki, nie potrzebowały bowiem ani naskórka, chroniącego przed wyschnięciem, ani też wiązek przewodzących do transportu wody.

Wykształcenie tkanek u roślin, przeciwnie niż u zwierząt, nastąpiło dopiero po wyjściu na ląd. Miało to miejsce pod koniec syluru. Pierwszymi roślinami lądowymi były **psylofity**, należące do prymitywnych roślin naczyniowych. Nie posiadały jeszcze korzeni ani liści, natomiast ich pędy pokryte były epidermą i zawierały rdzeń, którego istotnym składnikiem były wiązki przewodzące. Psylofity powstały najprawdopodobniej z **zelenic**, o czym świadczy podobieństwo biochemiczne (między innymi taki sam zestaw barwników fotosyntetycznych) pomiędzy tymi glonami i współczesnymi roślinami naczyniowymi, będącymi potomkami psylofitów (z zelenic powstały także mszaki - mchy i wątrobowce które jednak nigdy nie stały się roślinami w pełni lądowymi, ograniczając swe występowanie do wilgotnych środowisk ziemno-wodnych).

Pędy prymitywnych psylofitów posiadały prosty schemat budowy będący punktem wyjścia dla ewolucji wszystkich organów naziemnych roślin naczyniowych. Podstawowym, powtarzającym się elementem tego schematu budowy był telom, czyli symetryczne rozgałęzienie cylindrycznego pędu (wraz z rdzeniem zawierającym wiązki przewodzące) na dwa równocenne (o takiej samej grubości) pędy. Taki telom przedstawiony jest na rycinie 4.5.



RYCINA 4.5. Powstanie łodygi i liścia roślin naczyniowych według „teorii telomowej”. Organy te (a także wszystkie inne, np. części kwiatu) powstały poprzez odpowiednie przekształcenie pędów pierwotnych psylofitów, będących zespołami telomów.

Pierwsze psylofity były właściwie zespołami kilku lub kilkunastu połączonych z sobą telomów, z których jedne wyrastały z zakończeń innych, a niektóre nosiły na swych końcach zarodnie (dla prostoty pominięte na środkowym schemacie ryciny 4.5). Zespoły telomów stanowiły punkt wyjścia dla wykształcenia wszystkich narządów naziemnych roślin naczyniowych, takich jak łodyga, liść, kłosa zarodnionośne czy części kwiatu (płatki, pręciki, słupek, działki kielicha). Powstanie łodygi i liścia przedstawione jest schematycznie na rycinie 4.5. Łodyga powstała poprzez utratę równocności rozgałęzienia szeregu telomów, których jedna gałąź stała się grubsza (nadrzędna) wchodząc w skład głównej osi łodygi, podczas gdy druga, cieńsza gałąź stawała się podrzędnym odgałęzieniem. Liść z kolei uformował się w wyniku rozgałęzienia wiązek przewodzących (które stały się „żyłkami” liścia) w jednej płaszczyźnie oraz poprzez spłaszczenie miękiszu (parenchymy), który utworzył blaszkę liścia wypełniając przestrzeń pomiędzy wiązkami. Płatki kwiatów i działki ich kielicha to po prostu przekształcone liście, natomiast słupek powstał przez zrośnięcie kilku liści zarodnionośnych, zarodniami (które potem przekształciły się w zalążki) do wewnątrz. Podobnie, pręciki wyewoluowały z liści zarodnionośnych produkujących mikrospory. Zatem wykształcenie całej różnorodności roślin naczyniowych, łącznie z dominującymi obecnie roślinami okrytonasiennymi, jest wynikiem powielenia oraz rozmaitej modyfikacji w procesie ewolucji pewnego bardzo prostego planu budowy. Zasada „najpierw powiel, a potem zróżnicuj” znajduje powszechne zastosowanie w procesie wzrostu złożoności organizmów żywych podczas ewolucji. Poprzednio natrafiliśmy na nią przy omawianiu

powstawania nowych genów, gdzie poszczególne kopie tego samego genu ewoluowały w rozbieżnych kierunkach, oraz w przypadku powstawania organizmów wielokomórkowych, których komórki zróżnicowały się później na pełniące rozmaite funkcje tkanki, a w następnym rozdziale napotkamy ją znowu przy okazji opisu segmentacji u zwierząt.

Psylofity stanowiły główną grupę roślin lądowych pod koniec syluru i w dewonie. Pod koniec dewonu pojawiły się naczyniowe rośliny zarodnikowe, posiadające już wykształcone łodygi, liście i korzenie, a mianowicie **widlaki**, **skrzypy** i **paprocie**. Ich drzewiaste formy (np. ogromne widlaki - **lepidendrony**) tworzyły w karbonie podmokłe lasy; z martwych szczątków roślin w nich rosnących uformowało się większość obecnych pokładów węgla kamiennego. W lasach karbońskich występowały też pospolicie pierwsze nagonasienne, a mianowicie **paprocie nasienne**. W permie oraz triasie pojawiły się inne, luźno ze sobą spokrewnione grupy nagonasiennych, a mianowicie **iglaste**, **sagowce** oraz **milorzębowe**. Dominowały one wśród roślin lądowych przez większość ery mezozoicznej, do początku kredy. Wtedy to nastąpiło gwałtowne różnicowanie się (radiacja adaptatywna) roślin okrytonasiennych (**dwuliściennych** i **jednoliściennych**), panujących niepodzielnie do dziś.

Rozwój od psylofitów poprzez wyżej uorganizowane rośliny zarodnikowe, a następnie nago- i okrytonasienne polegał między innymi na różnicowaniu i doskonaleniu organów wegetatywnych, takich jak liście, korzenie i łodygi, w celu jak najlepszego przystosowania do uboższego w wodę środowiska lądowego. Korzenie zakotwiczały roślinę w podłożu, służąc jednocześnie do pobierania wody i soli mineralnych, spłaszczone liście zapewniały jak największą powierzchnię dla fotosyntezy, zaś zaopatrzone w wiązki przewodzące łodygi dostarczały wodę do liści. Naziemne części roślin pokrywała epiderma zapobiegająca nadmiernej utracie wody przez parowanie. W rozwoju roślin lądowych panowała ogólna tendencja do ulepszania wszystkich powyższych układów, na przykład wiązki przewodzące (naczynia) u roślin okrytonasiennych działają sprawniej, niż analogiczne wiązki u nagonasiennych lub paprotników.

Równolegle następowała ewolucja organów generatywnych (rozrodczych), zmierzająca do uniezależnienia procesu rozmnażania od wody. Wiązało się to z redukcją w cyklu rozwojowym roślin lądowych **gametofitu** (stadium haploidalnego, wytwarzającego gamety) w stosunku do **sporofitu** (stadium diploidalnego, produkującego zarodniki), aż do skrajnego uproszczenia gametofitu i jego całkowitego uzależnienia się od sporofitu. U współczesnych przedstawicieli zielenic, grupy uważanej za przodków roślin lądowych, pokoleniem dominującym jest albo gametofit (u *Oedogonium* stadium sporofitu reprezentuje jedynie zygota), albo też gametofit i sporofit są do siebie bardzo podobne zarówno pod względem wielkości, jak i wyglądu (np. u sałaty morskiej *Ulva*). W środowisku wodnym zaopatrzone w witkę plemniki mogą bez problemu dotrzeć do komórek jajowych celem ich zapłodnienia. Natomiast u żyjących na lądzie paprotników, gametofit stanowi już małą, chociaż jeszcze samodzielnie rosnącą roślinkę, mającą postać niezróżnicowanej na tkanki plechy. Jednakże plemniki nadal potrzebują przynajmniej cienkiej warstewki wody, na przykład takiej, jaka pokrywa powierzchnię roślin i gleby po deszczu, na dotarcie do komórek jajowych - dlatego rośliny zarodnikowe nie mogą żyć w środowiskach naprawdę suchych. Natomiast u roślin nasiennych zredukowany gametofit żeński w ogóle nie wydostaje się poza sporofit, pozostając cały czas w zalążku, podczas gdy gametofit męski w postaci kilkukomórkowej łagiewki pyłkowej wyrasta z odpornego na wyschnięcie ziarna pyłku, przeniesionego na zalążek przez wiatr lub owady. Dzięki temu zapłodnienie u roślin nasiennych w ogóle nie wymaga obecności wody. U roślin okrytonasiennych gametofit żeński jest skrajnie uproszczony do zaledwie ośmiu komórek, a zalążek i nasiono osłonięte są przed wyschnięciem oraz innymi wpływami środowiska przez, odpowiednio, ściany zalążni słupka i zewnętrzne warstwy owocu. Dzięki temu (przy równoczesnym odpowiednim przystosowaniu

organów wegetatywnych) rośliny te są w stanie egzystować w bardzo różnych środowiskach, łącznie z obszarami pustynnymi.

4.3 Ewolucja świata zwierzęcego

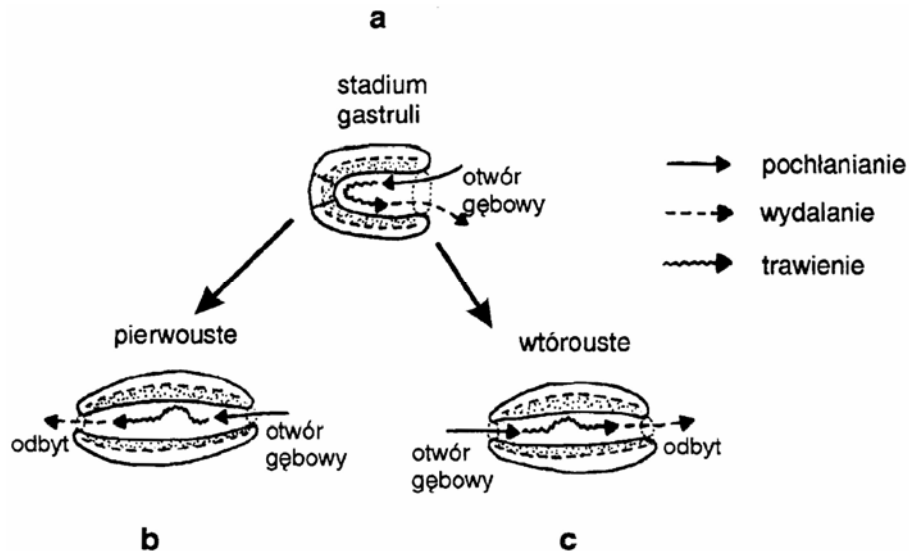
Eukaryota zwierzęce powstały, podobnie jak *Eukaryota* roślinne, ponad 1 miliard lat temu. Biorąc pod uwagę, że do powstania tych pierwszych wystarczyło wejście w posiadanie (na skutek endosymbiozy) mitochondriów, podczas gdy przyszłe rośliny musiały jeszcze „udomowić” sinice, przodków przyszłych chloroplastów (lub, bardziej ogólnie, plastydów), wydaje się prawdopodobne, że *Eukaryota* zwierzęce musiały powstać wcześniej, około 1.5 miliarda lat temu, co zdają się potwierdzać niektóre dane kopalne.

Przez długi czas (mniej więcej przez połowę swojej historii) istniały one wyłącznie jako organizmy jednokomórkowe. Pierwsze wielokomórkowe, posiadające tkanki zwierzęta bezkręgowce pojawiły się w późnym prekambryzu, przed około 700 milionami lat. Były one pozbawione twardego szkieletu zewnętrznego. Niektóre z nich przypominały pierścienice lub meduzy, inne zaś nie były podobne do żadnych żyjących później zwierząt. Skamieniałe pozostałości po owej prekambryjskiej faunie są bardzo nieliczne.

Prawdziwa „eksplozja życia”, czyli ogromna radiacja adaptatywna morskich bezkręgowców nastąpiła na początku pierwszego okresu ery paleozoicznej - **kambry**. Powstały wtedy „od razu” prawie wszystkie znane nam typy morskich zwierząt bezkręgowych, reprezentujące ogromną różnorodność planów budowy. Fauna kambryjska charakteryzowała się w większości posiadaniem twardego pancerza zewnętrznego, a jej przedstawiciele od prawie samego początku są obecni jako skamieniałości, w dużej obfitości, w skałach kambry. Dominującymi organizmami okresu kambryjskiego były **trylobity** (należące do stawonogów) oraz **ramienionogi**. Obok nich występowały **gąbki**, **archeocjanty**, **jamochłony** (np. korale), wiele grup **mięczaków**, **skorupiaki** i inne stawonogi, różne grupy **szkarłupni**, **graptolity** oraz **pierścienice**. Niedawno znaleziono wśród skamieniałości kambryjskich także prymitywne **strunowce**. Wiele żyjących wtedy zwierząt nie przypomina żadnej z żyjących dzisiaj grup.

Różnorodność zwierząt kambryjskich (a także ich potomków w późniejszych okresach aż do współczesności) nie powinna przesłaniać faktu, iż ogólny plan budowy tych zwierząt (poza gąbkami, nie będącymi tkankowcami) stanowi mniej lub dalej idącą modyfikację pewnego podstawowego planu budowy. Jak pamiętamy, wszystkie organy naziemne roślin naczyniowych to w zasadzie przekształcony w rozmaity sposób schemat telomu, czyli symetrycznego rozgałęzienia cylindrycznego pędu. U zwierząt takim najbardziej podstawowym schematem budowy jest **stadium gastruli**, czyli dwuwarstwowy worek, którego jama uchodzi na zewnątrz jednym tylko otworem: prąbką, oraz pochodząca od tego worka podłużna **rura**, powstała w momencie utworzenia w ścianie worka drugiego otworu (rycina 4.6, porównaj także rycina 4.3). Obecnie typ budowy najbardziej zbliżony do stadium gastruli reprezentują jamochłony, które trawią swój pokarm w jamie chłonąco-trawiącej, pobierając pokarm i usuwając niestrawione resztki przez otwór gębowy, identyczny z prąbką. Niewielką, ale przynoszącą ogromne korzyści, modyfikacją stadium gastruli było pojawienie się w worku drugiego otworu, co umożliwiło ciągły przepływ pokarmu, a więc jego pobieranie, trawienie oraz usuwanie niestrawionych resztek w tym samym czasie. W ten sposób worek przekształcił się w **rurę**, której wewnątrz odpowiada przewodowi pokarmowemu (wraz z pojawieniem się mezodermy i jamy ciała wzrosła też liczba warstw budujących ścianę rury). W najbardziej ogólnym ujęciu wszystkie zwierzęta tkankowe poczynając od robaków obłych, czyli zarówno dżdżownica, jak i człowiek, są w różnym stopniu przekształconymi i rozwiniętymi wersjami tego samego podstawowego planu budowy. Najbardziej zatem

elementarną cechą strukturalną różniącą rośliny tkankowe od zwierząt tkankowych jest to, iż budowa pierwszych opiera się na schemacie telomu, drugich zaś - na schemacie rury (lub, wcześniej, worka). Różnica ta wynika stąd, że zwierzęta, jako organizmy heterotroficzne, potrzebują jakiegoś wnętrza, w którym mogłyby trawić zdobyte pożywienie, zaś rośliny lądowe wymagają bogato rozgałęzionych struktur (wyposażonych w wiązki przewodzące), zapewniających dużą powierzchnię dla fotosyntezy.



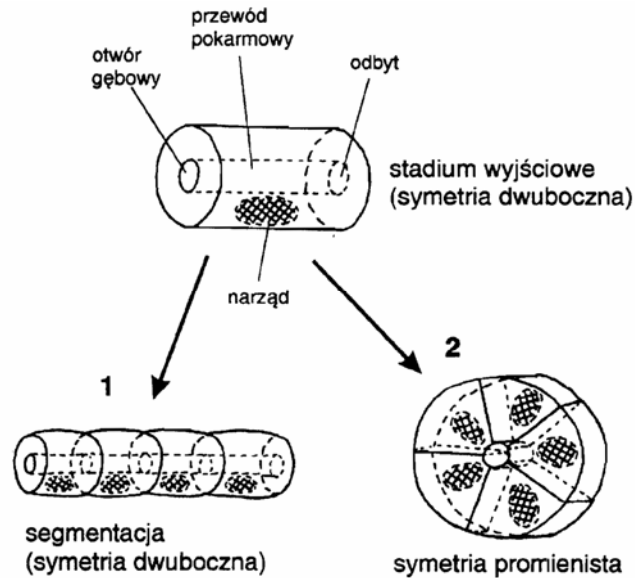
RYCINA 4.6. Trzy warianty podstawowego planu budowy zwierząt tkankowych: a) worek uchodzący na zewnątrz tylko jednym otworem – otworem gębowym identycznym z prągębą; b) rura pierwoustych - prągęba nadal pełni funkcję otworu gębowego, nowy otwór służy za odbyty; odwrócony zostaje kierunek usuwania niestrawionych resztek; c) rura wtórroustych - prągęba staje się odbytem, zaś nowy otwór - otworem gębowym; odwrócony zostaje kierunek pobierania pokarmu.

Powstanie drugiego, obok prągęby, otworu w dwuwarstwowym worku prowadzące do wytworzenia przewodu pokarmowego stwarzało dwie przeciwstawne możliwości dotyczące kierunku przepływu pokarmu przez ten przewód (zobacz rycina 4.6). Albo dotychczasowa prągęba stawała się otworem gębowym, natomiast nowy otwór przejmował rolę odbytu, albo też działało się odwrotnie i nowy otwór stawał się odpowiedzialny za pobieranie pokarmu, podczas gdy dotychczasowa prągęba służyła do wydalania niestrawionych resztek. Ten koniec ciała (rury), na którym został utworzony definitywny otwór gębowy stawał się końcem przednim (jest oczywiste, że wygodniej jest mieć otwór gębowy z przodu, niż z tyłu), na nim też następowało wykształcanie większości narządów zmysłów oraz koncentracja komórek nerwowych w zwoje, co wiązało się z procesem powstawania głowy (encefalizacją).

Różne grupy zwierząt „wybrały” albo jedną, albo też drugą z dwóch powyższych możliwości. Te, których prągęba stała się definitywnym otworem gębowym nazywamy **pierwoustymi**, pozostałe zaś, którym prągęba służy obecnie za odbyty - **wtórroustymi**. Do pierwoustych należy znaczna większość bezkręgowców, natomiast szkarłupnie i strunowce (łącznie z kręgowcami) są wtórrouste.

O ile najbardziej podstawowy plan budowy wszystkich zwierząt tkankowych jest właściwie taki sam, to ich wtórne plany budowy, będące różnymi modyfikacjami tego pierwotnego schematu, wykazują ogromną różnorodność. Można wyróżnić kilka głównych typów takiej modyfikacji. Dwa z nich przedstawione są na rycinie 4.7. Wyjściowy schemat budowy przedstawia tam schematycznie cylindryczna rura, którą przebija rozpoczynający się otworem gębowym (przód zwierzęcia) i zakończony odbytem (tylny koniec zwierzęcia) przewód pokarmowy. Rura ta jest zróżnicowana na stronę grzbietową i brzuszную ze względu

na odmienną budowę (np. posiadanie różnych narządów) z obu tych stron. Natomiast lewa i prawa strona rury stanowią swoje lustrzane odbicie, zwierzę ma więc **symetrię dwuboczną**. Rura zaopatrzona jest też w różnego rodzaju narządy, zarówno wewnętrzne (np. zwoje nerwowe, mięśnie, narządy wydalnicze), jak i zewnętrzne (np. odnóży, skrzel). Na rycinie przedstawiono je schematycznie jako jeden przykładowy narząd.



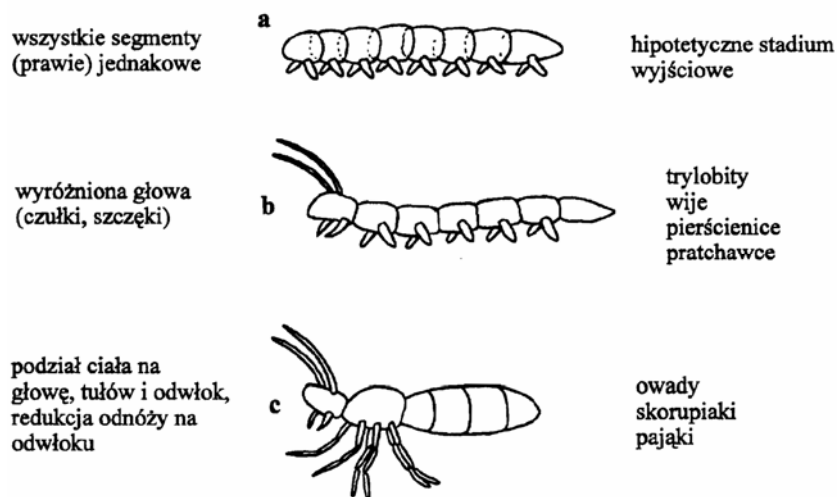
RYCINA 4.7. Dwa rodzaje wtórnej modyfikacji podstawowego planu budowy w postaci prostej rury o symetrii dwubocznej: 1. segmentacja - rura powielona wzdłuż osi wyznaczonej przez przewód pokarmowy, zachowana symetria dwuboczna; 2. symetria promienista - elementy (narządy) ściany rury powielone promieniście wokół przewodu pokarmowego.

Pierwszy ze wspomnianych typów modyfikacji tego podstawowego planu budowy polega na **segmentacji**, czyli podzieleniu ciała wzdłuż jego długiej osi na podobne do siebie odcinki - segmenty (dolny lewy schemat na rycinie 4.7). Segmentacja wiąże się z powieleniem różnych narządów (nefrydiów, poprzecznych naczyń krwionośnych, odnóży) w ilości kopii odpowiadającej liczbie segmentów, przy czym kopie te ułożone są jedna za drugą **wzdłuż** przewodu pokarmowego, tak jak segmenty. Dodatkowo mogą pojawić się przegrody w jamie ciała oddzielające segmenty od siebie (nie przecinające jednak oczywiście przewodu pokarmowego, naczyń krwionośnych czy nerwów). Zwierzę zachowuje przy tym swoją symetrię dwuboczną. Zaletą segmentacji może być zwiększenie ilości rozmaitych narządów, np. wydalniczych, a także usprawnienie poruszania się poprzez podział mięśni podłużnych na odcinki. Segmentację wykształciło wiele różnych grup zwierząt, na przykład pierścienice, stawonogi (trylobity, skorupiaki, wiję i owady, pajęczaki), pierwotne mięczaki (jednopłytkowce i chitony), a także strunowce. Ten typ budowy wiąże się raczej z ruchliwym, niż z osiadłym trybem życia.

Modyfikacja pierwotnej rury może polegać także na tym, że rozmaite narządy lub ich zespoły zostaną powielone nie wzdłuż, lecz **wokół** przewodu pokarmowego. Podobne do siebie sektory ciała rozmieszczone są wtedy promieniście w różne strony od przewodu pokarmowego, a zwierzę zyskuje **symetrię promienistą** (prawy dolny schemat na rycinie 4.7). Symetria taka jest n-krotna, jeżeli ten sam układ narządów został powielony n razy. Otwór gębowy i odbył przestają tu wyznaczać oś „przód - tył”, zaczynają natomiast leżeć na osi „górze - dół” (tzn. zwierzę zwraca się albo otworem gębowym do góry, a odbytem do dołu, albo odwrotnie). Symetria promienista wiąże się raczej z osiadłym trybem życia. Typowy przykład zwierząt o symetrii promienistej stanowią szkarłupnie o symetrii 5-krotnej (mające

rozmieszczony promieniście np. układ wodny /ambulakralny/ oraz nerwowy). Co prawda cztery z pięciu żyjących obecnie gromad tych zwierząt (rozwgiazdy, jeżowce, węzowidła i strzykwy) zawierają organizmy poruszające się (zresztą wolno i niezdarne) po dnie morskim, to przodkowie szkarłupni byli osiadli, przyczepieni do dna za pomocą długiej łodyżki, tak jak dzisiejsze liliowce. Innymi znanymi zwierzętami o symetrii promienistej (co prawda nie posiadającymi jeszcze odbytu) są jamochłony (np. korale), wykazujące symetrię 6- lub 8-krotną. Mają one promieniście rozmieszczone czułki, gonady oraz przegrody jamy chłonno-trawiennej.

Wróćmy jednak do zwierząt segmentowanych wzdłuż osi ciała. Praktycznie nigdzie wśród zwierząt obecnie żyjących lub kopalnych nie znaleziono organizmów segmentowanych, których wszystkie segmenty byłyby dokładnie identyczne. Jest to zresztą fizycznie niemożliwe - pierwszy i ostatni segment nie mogą tak po prostu urywać się w pewnym miejscu, tak jakby miały dalej graniczyć z następnym segmentem - ich wolne końce muszą być odgraniczone przestrzennie od środowiska zewnętrznego. Zatem nawet u hipotetycznego stadium wyjściowego zwierząt segmentowanych, pierwszy i ostatni segment musiały przynajmniej trochę różnić się od pozostałych. Takie stadium pokazane jest na rycinie 4.8a, gdzie za przykład narządu powielonego w wyniku segmentacji służą odnóża kroczone. To, że wspomniane stadium ulega bardzo szybkim przekształceniom ewolucyjnym (o ile w ogóle powstaje), możemy wywnioskować z faktu, że w ogóle nie spotykamy go w przyrodzie. Natomiast bardzo pospolite jest stadium nieco bardziej zaawansowane, u którego segmenty przedniego i tylnego odcinka ciała uległy pewnym modyfikacjom. Na rycinie 4.8b specjalizację segmentów pokazano na przykładzie modyfikacji ich odnóży - dwa pierwsze segmenty złąły się w odcinek głowowy, przy czym odnóża pierwszego segmentu przekształciły się w czułki, drugiego zaś - w szczęki, podczas gdy ostatni segment tworzący końcowy odcinek ciała w ogóle nie posiada odnóży (numeracja segmentów jest tutaj przykładowa i nie odzwierciedla żadnej rzeczywistej grupy zwierząt). Natomiast większość segmentów, które leżą w środkowej części ciała jest w dalszym ciągu jednakowa. Ten typ segmentacji nazywamy **segmentacją homonomiczną**. Występuje ona u wielu grup, na przykład u pierścienic, trylobitów, wijów i pratchawców.



RYCINA 4.8. Kolejne etapy ewolucji segmentacji: a) hipotetyczne stadium wyjściowe o wszystkich segmentach praktycznie identycznych; b) stadium segmentacji homonomicznej - wykształcony głowowy oraz końcowy odcinek ciała, większość środkowych segmentów praktycznie identyczna; c) stadium segmentacji heteronomicznej - zróżnicowanie poszczególnych grup segmentów pełniących odmienne funkcje, podział ciała na wyraźne odcinki, w których często następuje wtórny zanik segmentacji.

U wielu grup zwierząt doszło jednak do dalszej specjalizacji segmentów leżących w różnych częściach ciała (rycina 4.8c). Na przykład u wyższych owadów i skorupiaków segmenty leżące za głową zlały się w jedną całość (tułów), wyposażony w dobrze rozwinięte odnóża kroczone, natomiast odnóża na ciągle wyraźnie segmentowanej części tylnej (odwłoku) uległy redukcji lub też całkowitemu zanikowi. Podobne różnicowanie oraz specjalizacja dotyczy także narządów wewnętrznych w poszczególnych segmentach: w jednych następuje ich silny rozwój, w innych zaś zanikają. Ten typ segmentacji, polegający na daleko idącej specjalizacji różnych zespołów segmentów oraz podziale ciała na wyraźne odcinki nazywamy **segmentacją heteronomiczną**. Oprócz wspomnianych owadów i skorupiaków wykazują go także pajęczaki - u nich nastąpiło dodatkowo zlanie się głowy i tułowia w głowotułów.

Segmentacja stanowi kolejną ilustrację dyskusowanej już kilkakrotnie reguły ewolucyjnej: „najpierw powiel, a potem różnicuj”. Po powieleniu jakiegoś odcinka ciała w pewnej ilości jednakowych kopii nastąpiło różnicowanie poszczególnych kopii (segmentów) oraz ich specjalizacja do pełnienia rozmaitych funkcji. W ten sposób nastąpił istotny wzrost złożoności całego organizmu.

Strunowce (w tym kręgowce) prawdopodobnie nigdy nie wykazywały tak zupełnej segmentacji, jak niektóre z bezkręgowców, np. wieloszczety. Dotyczyła ona u nich przede wszystkim mięśni, szpar skrzelowych (oraz łuków skrzelowych), nerwów obwodowych (proszę sobie przypomnieć budowę lancetnika), a u kręgowców także kręgow. U wyższych kręgowców segmentacja w większości uległa zatarciu - u człowieka występuje tylko w kręgosłupie, nerwach obwodowych oraz mięśniach brzucha.

Oprócz zmian ogólnego planu budowy, zwierzęta zmuszone były do wytwarzania rozmaitych układów. Rozmiary zwierząt wielokomórkowych często nie pozwalają na efektywny transport różnych substancji przez ich ciało na zasadzie prostej dyfuzji. Konieczne więc było wykształcenie układu krwionośnego w celu przenoszenia substancji odżywczych i tlenu, układu wydalniczego w celu usuwania zbędnych produktów przemiany materii oraz układu oddechowego odpowiedzialnego za pobieranie tlenu. Do odbierania bodźców ze środowiska oraz adekwatnego reagowania na nie służyły narządy zmysłów, układ nerwowy oraz ruchowy (np. mięśnie). Każdy z tych układów miał swój własny plan budowy, często charakterystyczny dla poszczególnych grup zwierząt. Nie będziemy się tu jednak zajmować szczegółowo tym zagadnieniem.

Wróćmy do „eksplozji życia” w kambrze. Powyższa dyskusja powinna ułatwić zrozumienie, na czym polegało jednoczesne wyłonienie się wielu różnych typów budowy (tych opisanych powyżej oraz dużej ilości innych), a przede wszystkim pojawienie się wielokomórkowych zwierząt tkankowych w ogóle (to ostatnie miało miejsce jeszcze w prekambrze). W okresach późniejszych powstało już bardzo niewiele (o ile jakiegokolwiek) zasadniczo nowych planów budowy (typów zwierząt) - dalszy rozwój polegał na modyfikacji i komplikowaniu typów już istniejących. Cała zatem prawie różnorodność świata zwierzęcego w kwestii podstawowych rozwiązań konstrukcyjnych została osiągnięta już w kambrze.

Fauna następnego okresu ery paleozoicznej, **ordowiku**, była zbliżona do kambryjskiej. Pojawiła się nowa grupa, **mszywioly**, natomiast wymarły archeocjanty. Te same główne grupy bezkręgowców morskich, a mianowicie gąbki, jamochłony, ramienionogi, mszywioly, mięczaki (ślímaki, małże, głowonogi), trylobity, skorupiaki i szkarłupnie dominują w morzach przez następne okresy ery paleozoicznej, a wyjąwszy trylobity, które wyginęły na przełomie ery paleozoicznej i mezozoicznej (wielkie wymieranie pod koniec permu), także do dnia dzisiejszego. A zatem, ogólnie rzecz biorąc, fauna bezkręgowców morskich nie zmieniła się istotnie od radiacji adaptatywnej w kambrze aż do dziś. Oczywiście pojawiało się i wymierało wiele mniejszych grup systematycznych w obrębie wymienionych typów i gromad, a organizmy reprezentujące poszczególne linie rozwojowe ulegały pewnemu

ulepszeniu i specjalizacji. Nie były to jednak przemiany natury zasadniczej. Warto jednakże wspomnieć, że podczas „eksplozji życia” w kambrze i następujących bezpośrednio po nim okresach pojawiło się wiele bardzo dziwnych form, które najprawdopodobniej wyginęły bezpotomnie, a które trudno zaklasyfikować do któregośkolwiek z dzisiaj żyjących typów. Przymuszczać należy to „nieudane eksperymenty” ewolucji, które jako takie szybko zniknęły ze sceny.

Nieco inaczej sprawy się miały w przypadku bezkręgowców lądowych. Pojawiły się wśród nich dwie nowe grupy należące do stawonogów, całkowicie przystosowane do życia poza środowiskiem wodnym, a mianowicie **tchawkodyszne (owady i wiję)** oraz **pajęczaki (skorpiony, pająki, roztocza i inne)**. Inne grupy, na przykład ślimaki lądowe, odniosły daleko mniejszy sukces w opanowywaniu lądu. Wyjście pierwszych bezkręgowców na ląd (były nimi podobne do skorpionów pajęczaki), nastąpiło we wczesnym **dewonie**. Pajęczaki i owady przeżyły bujny rozkwit w **karbonie** (niektóre podobne do ważek owady osiągały rozpiętość skrzydeł około 1 metra). Ponieważ już morskie stawonogi dysponowały szkieletem zewnętrznym, który po wyjściu na ląd mógł zapobiegać utracie wody, głównym problemem do rozwiązania pozostawało oddychanie tlenem atmosferycznym. Owady wykształciły w tym celu tchawki, zaś pajęczaki - płucotchawki. W następnych okresach następowało dalsze różnicowanie i doskonalenie pajęczaków i owadów, tak że obecnie grupy te, a szczególnie owady, bezwzględnie dominują wśród bezkręgowców lądowych. Ilość żyjących dziś gatunków owadów z pewnością przekracza milion (niektórzy oceniają ją na wiele milionów) i jest większa niż ilość gatunków wszystkich pozostałych organizmów na kuli ziemskiej razem wziętych.

Tutaj należy uczynić pewną dygresję dotyczącą tabeli 4.1 w tej książce oraz podobnych tabel w innych opracowaniach. Jako dominującą grupę zwierząt w (trwającej do dzisiaj) erze kenozoicznej podaje się z reguły ssaki (oraz ewentualnie ptaki) - kenozoik określany bywa często właśnie jako „era ssaków”. Jest to jednak grupa dominująca tylko wśród kręgowców lądowych, najbliższych ewolucyjnie człowiekowi i dlatego preferowanych przez niego w opisie historii ewolucji życia - kiedy pojawiają się kręgowce, inne grupy odchodzą w cień w naszej hierarchii ważności. Nie zmienia to jednak faktu, że te pozostałe grupy istnieją nadal i spełniają bardzo istotną rolę w przyrodzie. I tak, w kenozoiku dominującą grupą kręgowców morskich są ryby kostnoszkieletowe, bezkręgowców lądowych - omawiane przed chwilą owady, a bezkręgowców morskich - wspomniane wcześniej grupy, z których większość istnieje od kambru. Dodatkowo, na kontynentach bujnie rozwinęły się rośliny okrytozależkowe, stanowiące podstawę łańcucha pokarmowego dla życia na lądzie, a główną część tlenu i biomasy na kuli ziemskiej do dzisiaj produkują jednokomórkowe morskie sinice, należące do organizmów bezjądrowych (*Prokaryota*). A więc ciągle „większość” życia na Ziemi ma postać prostych komórek prokariotycznych, które powstały ponad 3,5 miliarda lat temu, niedługo po wyłonieniu się życia z materii nieożywionej! Nazywanie kenozoiku „erą ssaków” jest więc wyłącznie wynikiem naszej skłonności do antropocentryzmu, czyli postawy stawiającej człowieka w centrum Wszechświata. Podobnie rzeczy się mają w przypadku mezozoiku, czyli „ery gadów”, od których pochodzą ssaki, a więc i człowiek. Jednakże, uczciwie mówiąc, Ziemia jest ciągle planetą bakterii!

Wróćmy jednak do wczesnego paleozoiku i zajmijmy się będącymi naszymi przodkami bezkręgowymi strunowcami. W przeciwieństwie do większości bezkręgowców, posiadających szkielet zewnętrzny w postaci pancerza lub muszli, strunowce wykształciły szkielet wewnętrzny - elastyczną strunę grzbietową. Miało to istotne znaczenie dla ich dalszej ewolucji - zewnętrzny pancerz bezkręgowców musiał być zrzucany przy każdym linieniu, co uniemożliwiałoby tym zwierzętom osiągnięcie naprawdę dużych rozmiarów, szczególnie na lądzie. Natomiast szkielet wewnętrzny nie stwarzał takich ograniczeń. Inną cechą charakterystyczną dla strunowców były segmentowane szczeliny skrzelowe, przebijające

ścianę jelita w jego przednim odcinku i uchodzące na zewnątrz. Bezkęgowce strunowce (**bezczaszkowce - Acrania**) dały początek kręgowcom, u których pojawiła się czaszka, a struna grzbietowa była stopniowo zastępowana przez kręgi kręgosłupa.

Pierwszymi kręgowcami były **pancerne bezzszczękowce (Agnatha)**, których krewniakami są dzisiejsze minogi, pozbawione pancerza. Pojawiły się one pod koniec ordowiku, a największy rozwój osiągnęły w dewonie. Zgodnie z nazwą nie posiadały szczęk. Obok nich współwystępowały w dewonie (powstałe w sylurze) „prawdziwe” **ryby pancerne (Placodermi)**. Szkielet ich pierwszego łuku skrzelowego uległ przekształceniu w szczękę, służące do zdobywania pożywienia. Dewon zwany jest czasem „epoką ryb”, niezbyt słusznie, albowiem największy rozwój ryb miał miejsce znacznie później, w mezozoiku i kenozoiku. Ryby pancerne (zarówno te bezzszczękowe, jak i właściwe) wyginęły przed końcem ery paleozoicznej. Ich miejsce już pod koniec dewonu i w karbonie zajęły dwie grupy dominujące do dziś: **ryby chrzęstnoszkieletowe** oraz **ryby kostnoszkieletowe**. Miały one sprawniejsze szczęki, niż ryby pancerne i stały się znacznie lepszymi pływakami dzięki pozbyciu się kostnego pancerza oraz rozwojowi mięśni oraz płetw. Ryby kostnoszkieletowe różni od chrzęstnoszkieletowych szkielet zbudowany głównie z tkanki kostnej, a nie z chrząstki, a także posiadanie pokryw skrzelowych. Obecnie są one dominującą grupą kręgowców morskich.

Ryby kostnoszkieletowe praktycznie od samego początku były zróżnicowane na dwie grupy. Pierwsze z nich to **ryby promieniopłetwe**, do których należy większość żyjących obecnie ryb, natomiast drugą, **ryby płatopłetwe**, dość pospolitą w dewonie, dzisiaj reprezentuje tylko kilka gatunków. Ryby płatopłetwe różni od promieniopłetwych budowa płetw: o ile u tych ostatnich szkielet płetw zbudowany jest z cienkich, rozłożonych promieniście pręcików kostnych, to ryby płatopłetwe posiadają w płetwach szereg ułożonych jedna za drugą kostek, do których przyłączone są poruszające płetwami mięśnie. Płatopłetwe żyły pierwotnie w zamulonych, ubogich w tlen wodach słodkich; pomagały sobie w oddychaniu czerpiąc tlen z powietrza i wchłaniając go przez ścianki worka płucnego, homologicznego do pęcherza pławnego ryb promieniopłetwych. Spośród dwóch linii ryb płatopłetwych, a mianowicie **dwudysznych i trzonopłetwych**, te drugie posiadały płetwy o znacznie bardziej rozwiniętym szkielecie i silniejszym umięśnieniu. To właśnie ryby trzonopłetwe dały początek wszystkim kręgowcom lądowym.

Pierwsze kręgowce wyszły na ląd pod koniec dewonu. Były to **labiryntodonty**, grupa płazów, której okres rozkwitu przypada na karbon. Od ich przodków, ryb trzonopłetwych różniło je przekształcenie płetw parzystych (piersiowych i brzusznych) w kończyny (przednie i tylne) przystosowane do poruszania się po lądzie oraz zanik płetw nieparzystych (ogonowej i grzbietowej). Stadium pośrednie pomiędzy rybami i płazami reprezentuje *Ichtyostega*, posiadająca już kończyny, ale jeszcze zaopatrzona w płetwę ogonową. Wczesne labiryntodonty dały początek płazom ogoniastym i bezogonowym, które zróżnicowały się bardziej dopiero w mezozoiku. Pod koniec karbonu z labiryntodontów powstały pierwsze prymitywne gady - **kotylozaury**.

Gady od płazów różnią się przede wszystkim sposobem rozmnażania: składają jaja otoczone zabezpieczającą przed wysychaniem osłonką i nie przechodzą stadium wolnożyjącej larwy - kijanki. Uniezależnia to ich rozród od środowiska wodnego. Posiadają także nieprzepuszczalną dla wody skórę, której funkcje oddechowe, jakie pełniła ona u płazów, przejęły całkowicie dobrze rozwinięte płuca, którym w sprawnym oddychaniu pomaga zamknięcie klatki piersiowej (połączenie żeber z mostkiem). Wszystko to czyni z gadów zwierzęta w pełni lądowe, podczas gdy płazy były organizmami ziemnowodnymi. Formą przejściową pomiędzy płazami i gadami była *Seymouria*. Prymitywne gady, wspomniane kotylozaury, żyły w ostatnim okresie paleozoiku - **permie**.

W permie, a szczególnie w **triasie** dominującą grupę gadów lądowych stanowiły **gady ssakokształtne**, które zróżnicowały się na wiele form drapieżnych oraz roślinożernych. Pod koniec triasu zastąpiły je **dinozaury**, które panowały na lądzie niepodzielnie aż do ich gwałtownego wymarcia pod koniec kredy. Były one największymi zwierzętami lądowymi w dziejach Ziemi. Dinozaury dzielą się na roślinożerne **ptasiomiednicowe** (**ceratopsy**, których głowę i kark chroniła kostna płyta wyposażona w rogi, bezbronne dwunogie **ornitopody**, **stegozaury** z szeregiem płyt kostnych sterczących z grzbietu i opancerzone **ankylozaury**, których ogon zakończony był ciężką buławą) oraz **gadziomiednicowe** (dwunogie **terapody** - największe drapieżniki lądowe, oraz wyposażone w długą szyję **zauropody** - najwięksi roślinożercy). Przodkami dinozaurów były żyjące w triasie **tekodonty**, które dały także początek **krokodylom** oraz gadom latającym, **pterozaurom**, które występowały w jurze i kredzie, wymierając wraz z dinozaurami pod koniec mezozoiku. Latały one dzięki błonie rozpiętej pomiędzy skrajnie wydłużonym piątym palcem każdej z kończyn górnych a bokiem ciała. W morzach ery mezozoicznej żyły posiadające długą szyję **plezjozaury** i rybopodobne **ichtiozaury**: obie te grupy także nie przetrwały końca ery mezozoicznej. W mezozoiku powstały również współcześnie żyjące grupy gadów: **żółwie** oraz **łuskonośne** (węże i jaszczurki), ale nie odgrywały one wtedy większego znaczenia.

W jurze z prymitywnych dinozaurów gadziomiednicowych (terapodów) powstały **ptaki**, wyposażone w dziób i używające do latania piór zamiast błony lotnej, a także potrafiące utrzymać stałą temperaturę ciała. Kopalną formę przejściową pomiędzy gadami i ptakami stanowi *Archeopteryx*, posiadający prymitywne, pokryte piórami skrzydła, długi gadzi ogon oraz ciągle jeszcze zęby zamiast dzioba. Ptaki objęły panowanie w powietrzu pod koniec ery mezozoicznej, stopniowo wypierając niedobitki pterozaurów.

Ssaki powstały nieco wcześniej, niż ptaki, pod koniec triasu. Ich przodkami były gady ssakokształtne. Jedną z głównych różnic pomiędzy ssakami i gadami, podobnie jak między gadami i płazami, jest sposób rozmnażania. Inaczej, niż u większości gadów składających jaja, potomstwo ssaków rodzi się żywe i niezdolne do samodzielnej egzystencji. Młode ssaki żywione są mlekiem matki, które ssają z jej gruczołów mlecznych. U ssaków łożyskowych nie tylko noworodek, ale także płód jest żywiony przez matkę: dostarczanie substancji odżywczych zachodzi przez łożysko. Innymi cechami charakterystycznymi ssaków jest pokrycie ciała sierścią, stałocieplność, redukcja ilości kości żuchwy do jednej oraz posiadanie trzech kosteczek słuchowych (gady posiadają jedną). Ssaki posiadają także zęby zróżnicowane na siekacze, kły, przedtrzonowce i trzonowce, co umożliwia im efektywne pozyskiwanie różnego rodzaju pożywienia. Umowna linia oddzielająca gady od ssaków została zapewne przekroczona parokrotnie, przez różne grupy gadów ssakokształtnych – potomkami jednej z takich grup, która prawdopodobnie rozwinęła się z gadów niezależnie od innych współczesnych ssaków są żyjące w Australii **stekowce**: dziobak i kolczatka. Posiadając wiele cech ssaczych (sierść, stałocieplność, gruczoły mleczne), odziedziczyły one po gadzich przodkach rozród poprzez składanie jaj, prymitywną budowę szkieletu (m.in. szkieletu kończyn) oraz stek, czyli końcowy odcinek jelita do którego uchodzi układ wydalniczy i rozrodczy. Niektóre cechy charakterystyczne są tylko dla nich, na przykład obecność dzioba.

Ssaki mezozoiczne charakteryzowały się małymi rozmiarami i żyły w cieniu dinozaurów. W połowie kredy powstały z nich dwie grupy istniejące współcześnie: **torbacze** i **łożyskowce**. Torbacze rodzą bardzo małe młode, znajdujące się we wczesnym stadium rozwoju. Wpełzają one do torby na brzuchu matki, gdzie przysysają się do sutka mlecznego i gdzie przebiega dalszy ich rozwój. Natomiast ssaki łożyskowe wytworzyły łożysko, umożliwiające zarodkowi pobieranie substancji odżywczych i tlenu bezpośrednio ze krwi matki. Dzięki temu embrion może przez długi okres rozwijać się wewnątrz ciała samicy, a

młody osobnik rodzi się względnie dojrzały i samodzielny. Sposób rozmnażania łożyskowców okazał się o wiele bardziej korzystny, niż torbaczy.

Na granicy mezozoiku (kredy) i kenozoiku (trzeciorzędu) w Ziemię uderzył ogromny asteroid. Oprócz bezpośrednich zniszczeń wywołanych tym kataklizmem, na skutek upadku asteroidu w atmosferę wzbily się ogromne ilości pyłu, które na wiele miesięcy odcięły dopływ światła słonecznego do powierzchni naszej planety (podobna katastrofa być może wydarzyła się także na granicy paleozoiku /permu/ i mezozoiku /triasu/, chociaż tutaj dowody są znacznie mniej przekonujące). Spowodowało to drastyczne zaburzenie wegetacji roślinnej i przejściowe ochłodzenie klimatu. Wielka ilość organizmów (zarówno morskich, jak i lądowych) nie była zdolna na skutek zbytnej specjalizacji, ścisłego dostosowania do wąskiego zakresu warunków, przetrzymać tego okresu i wymarła. Należały do nich wszystkie dinozaury, pterozaurowe oraz gady morskie. Tym samym, kiedy warunki powróciły do normy, ogromna ilość nisz ekologicznych mogących być zajętych przez duże kręgowce została zwolniona. Zyskały na tym ssaki, które opanowały ląd, morza i stały się nocnymi lotnikami, a także ptaki, bezwzględnie dominujące w powietrzu za dnia.

W trzeciorzędzie nastąpiła wielka radiacja adaptatywna ssaków łożyskowych. Wszystkie one pochodzą prawdopodobnie od prymitywnych ssaków **owadożernych**, do których dzisiaj należą kret, jeź i ryjówka. Ssaki łożyskowe przystosowały się do różnych środowisk i wykształciły wiele rozmaitych form, zarówno żyjących obecnie, jak i już wymarłych. Do współczesnych grup lądowych należą między innymi: **parzystokopytne** (antylopa, dzik), **nieparzystokopytne** (zebra, nosorożec), **trąbowce** (słoń), **gryzonie** (szczur, wiewiórka), **zajęczaki** (zając), **drapieżne** (wilk, niedźwiedź, pantera), **szczerbaki** (mrówkojad, leniwiec, pancernik), **łuskowce** oraz **naczelne** (małpiatka, małpa, człowiek). Można znaleźć wśród nich dużych roślinożerców (parzysto- i nieparzystokopytne, trąbowce), małych roślinożerców (gryzonie, zajęczaki), drapieżniki (drapieżne), zwierzęta żywiące się owadami (owadożerne, mrówkojady, łuskowce) oraz nadrzewnych liścio- i owocożerców (naczelne, leniwec). Ssakami zdolnymi do lotu są **nietoperze**. Współczesną faunę morską reprezentują **walenie**, w tym zębowce (delfin, kaszalot) oraz fiszbinowce (płetwal błękitny - największe zwierzę, jakie kiedykolwiek żyło na Ziemi), a także **płetwonogie** (foka, uchotka).

Poszczególne grupy wykształciły rozmaite adaptacje do życia w zajmowanych przez nie niszach ekologicznych. Na przykład, przystosowanie do różnego rodzaju pożywienia wyraża się między innymi w budowie uzębienia. Ssaki mięsożerne posiadają duże kły przydatne przy chwytaniu zdobyczy oraz ostre krawędzie na trzonowcach i przedtrzonowcach służące do cięcia mięsa i miażdżenia kości, natomiast zęby przedtrzonowe oraz trzonowe ssaków roślinożernych wyposażone są w płaskie powierzchnie z licznymi listwami szklawa, przydatne przy rozcieraniu zawierających dużo celulozy tkanek roślinnych. Polujące w nocy, latające nietoperze wykształciły bardzo czuły system echolokacji, umożliwiający orientację w ciemności, a ich przednie kończyny przekształciły się w skrzydła, których powierzchnię nośną stanowi błona lotna rozpięta pomiędzy wydłużonymi palcami i bokiem ciała. Spędzające całe życie w wodzie walenie charakteryzują się opływowym kształtem ciała i płetwą ogonową. Ogólna wysoka sprawność planu budowy (np. czterokomorowe serce, zapobiegające mieszanemu się krwi żyłnej i tętniczej, rozwinięty mózg) oraz rozrodu, a także wielość przystosowań do rozmaitych środowisk sprawiły, że ssaki stanowią obecnie grupę dominującą wśród dużych zwierząt lądowych i morskich oraz nocnych stworzeń latających.

ROZDZIAŁ 5

Powstanie człowieka (antropogeneza)

5.1 Wstęp

Z punktu widzenia biologicznego człowiek jest ssakiem należącym do rzędu naczelnych, gatunkiem nazwanym *Homo sapiens*, który, jak każdy inny gatunek, powstał na drodze ewolucji biologicznej. Człowiek jest ponadto także, w przeciwieństwie do innych zwierząt, istotą posiadającą wysoko rozwiniętą psychikę, posługującą się skomplikowanym językiem symbolicznym oraz zdolną do tworzenia kultury. O człowieku można zatem mówić z różnych punktów widzenia, podkreślając różne jego aspekty, które nie są ze sobą sprzeczne, lecz wzajemnie się dopełniają. Oczywiście jest, że w tej książce interesować nas będzie przede wszystkim aspekt biologiczny. Ponieważ jednak drogi biologicznej ewolucji człowieka od pewnego momentu zaczynają się nierozzerwalnie splecać z rozwojem jego psychiki i kultury, także tym sprawom poświęcone zostanie nieco miejsca w ostatnim podrozdziale niniejszego rozdziału.

Szczegółowo rzecz biorąc, miejsce człowieka w systematyce świata zwierzęcego przedstawia się następująco:

typ: strunowce (*Chordata*)

podtyp: kręgowce (*Vertebrata*)

gromada: ssaki (*Mammalia*)

rząd: naczelne (*Primates*)

podrząd: małpy wąskonose (*Catarrhini*)

nadrodzina: *Hominoidea*

rodzina: człowiekowate (*Hominidae*)

rodzaj: człowiek (*Homo*)

gatunek: człowiek rozumny (*Homo sapiens*)

Człowieka od innych ssaków różni wiele cech, z których najważniejsze to:

- ogromny rozwój mózgu związany z niespotykanym bogactwem repertuaru zachowań, umożliwiającym wytworzenie świadomości, kultury i nauki oraz języka;
- posiadanie chwytnej kończyny górnej nadającej się do precyzyjnego manipulowania różnymi przedmiotami, w tym narzędziami;
- dwunożny chód i związana z tym spionizowana postawa ciała;
- zanik owłosienia na większości powierzchni ciała.

W dalszej części tego rozdziału zobaczymy jak doszło do powstania człowieka w procesie ewolucji biologicznej i co doprowadziło do pojawienia się jego charakterystycznych cech.

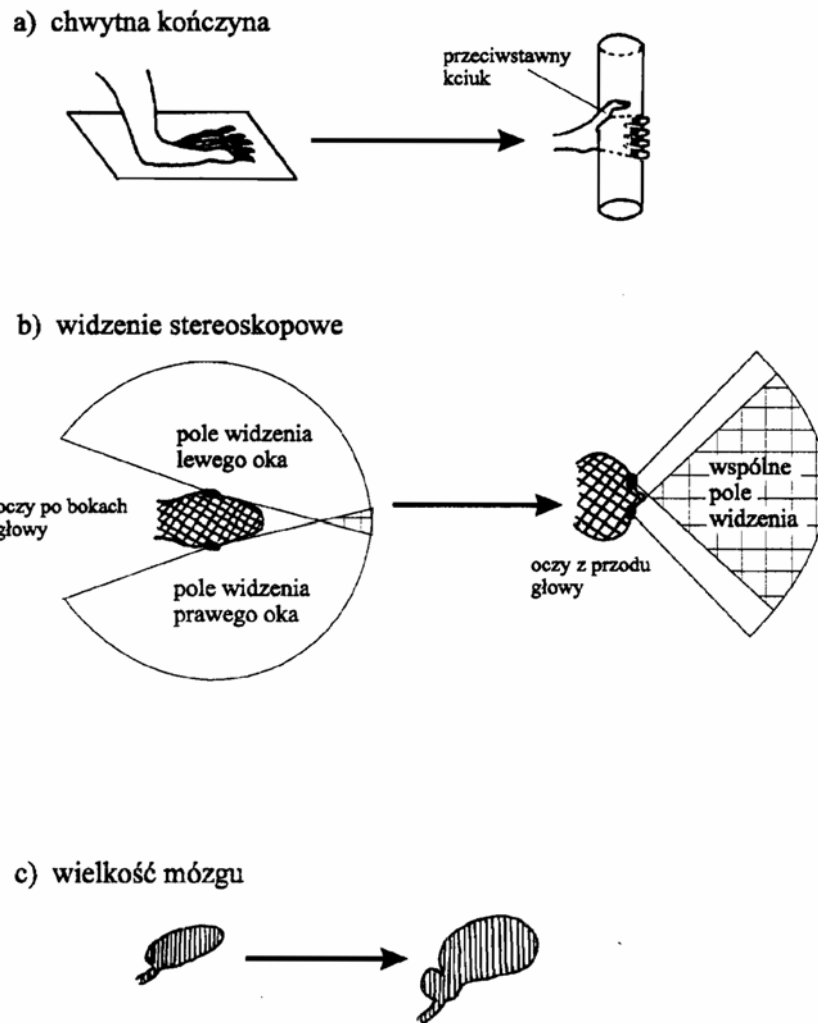
5.2 Biologiczna ewolucja człowieka

Jedną z grup (rzędów) ssaków łożyskowych powstałych w wyniku radiacji adaptatywnej tych zwierząt w erze kenozoicznej były **naczelne** (*Primates*). Tak jak wszystkie inne rzędy łożyskowców, pochodzą one od owadożernych. Naczelne zajęły niszę ekologiczną średniej wielkości i dużych zwierząt nadrzewnych, odżywiających się liśćmi i owocami, lecz także owadami i drobnymi kręgowcami (a więc wszystkożernych) i w tym też kierunku przebiegała ich adaptacja. Sprawne poruszanie się w koronach drzew, a także przeskakiwanie

z jednego drzewa na drugie wymagało rozmaitych przystosowań w celu uniknięcia groźby upadku z dużej wysokości. Małe zwierzę nadrzewne, np. wiewiórka, może, ze względu na swój niewielki ciężar, zręcznie poruszać się po nawet cienkich gałązkach, wczepiając się pazurkami w korę drzewa. Poza tym, posiadając duży stosunek powierzchni do masy, u wiewiórki zwiększony dodatkowo przez puszysty ogon, drobne zwierzęta są w stanie wyhamować impet upadku wykorzystując opór powietrza. Natomiast zwierzęta o względnie większych rozmiarach ciała nie mogą utrzymać swego ciężaru wczepiając się w nierówności kory, zaś upadek z dużej wysokości jest dla nich znacznie bardziej zgubny w skutkach. Wymagania zajętej przez naczelną niszy ekologicznej były przyczyną wszystkich przystosowań charakterystycznych dla tej grupy zwierząt.

Przede wszystkim, naczelne wykształciły zarówno chwytne dłonie, jak i stopy (kciuk kończyny górnej i paluch dolnej jest przeciwstawny w stosunku do pozostałych palców), co umożliwiło obejmowanie gałęzi drzew i w ten sposób utrzymywanie względnie dużego ciężaru ciała. Małpy Nowego Świata (szerokonose) wykorzystywały w tym celu także chwytne ogon, pełniący u nich rolę „piątej kończyny”. Zakrzywione pazury u większości naczelnych przekształciły się w płaskie paznokcie, odsłaniając opuszki palców, zaopatrzone w liczne receptory czuciowe i przez to umożliwiające precyzyjny uchwyt oraz manipulowanie różnymi przedmiotami.

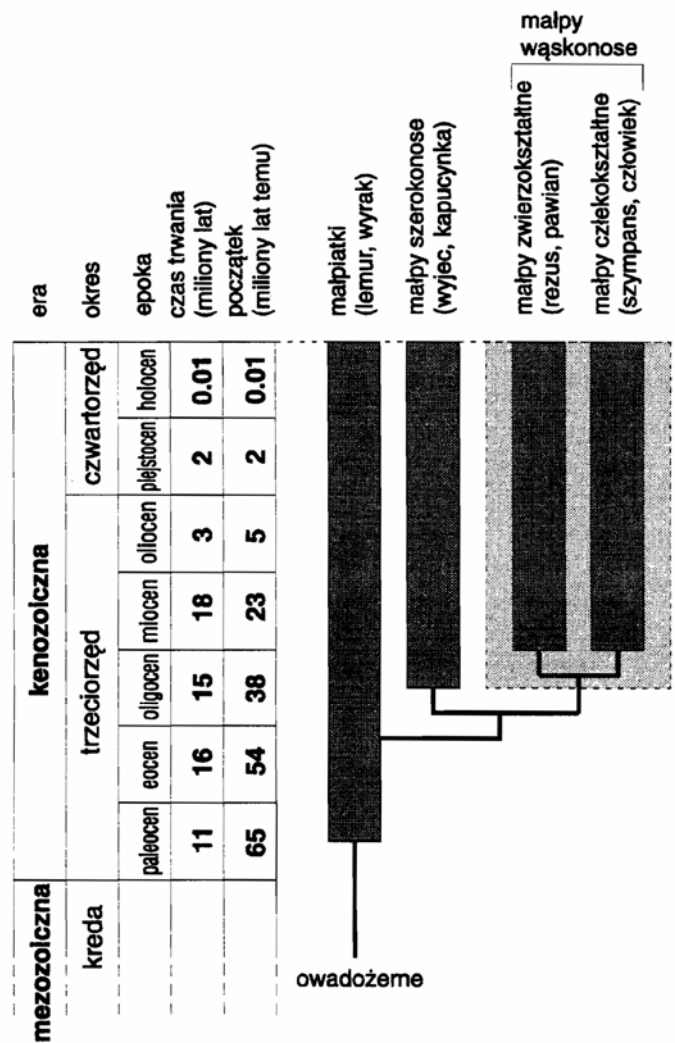
Poruszanie się w trójwymiarowej płataninie gałęzi wymaga doskonałej koordynacji ruchów, co spowodowało rozwój mózgu, a w szczególności tych jego części, które odpowiadają za wspomnianą koordynację. Przy skakaniu z gałęzi na gałąź kluczową sprawą staje się właściwa ocena odległości (pomyłka może tu prowadzić do upadku, kończącego się zranieniem lub śmiercią). Przede wszystkim więc, u naczelnych nastąpił silny rozwój wzroku, który stał się w tej grupie najważniejszym zmysłem, podczas gdy u większości ssaków (w tym u owadożernych) podstawową rolę odgrywa węch i słuch. Ocena odległości za pomocą wzroku ulega znacznej poprawie przy widzeniu dwuocznym, stereoskopowym, kiedy pola widzenia obu oczu pokrywają się, a obrazy danego przedmiotu docierające do każdego oka pod nieco innym kątem mogą być ze sobą porównywane. Dlatego też u naczelnych uległo przesunięciu oczu na przód głowy, co umożliwiło prawie całkowite zajęcie na siebie pól widzenia obu oczu (u większości ssaków oczy położone są po bokach głowy, a ich pola widzenia prawie na siebie nie zachodzą, pokrywając za to cały horyzont, co pozwala np. na dostrzeżenie drapieżnika zbliżającego się z dowolnego kierunku bez potrzeby odwracania głowy). Porównywanie obrazów przy widzeniu stereoskopowym wymaga bardziej złożonej integracji bodźców wzrokowych przez odpowiednie ośrodki w mózgu, co było kolejnym powodem stymulującym rozwój tego ostatniego. I rzeczywiście, naczelne posiadają przynajmniej dwukrotnie większy mózg niż inne ssaki o porównywalnej wielkości ciała. Najważniejsze adaptacje naczelnych, odróżniające je od innych ssaków, są podsumowane na rycinie 5.1.



RYCINA 5.1. Trzy podstawowe cechy różniące naczelne (prawa strona ryciny) od innych ssaków, a w szczególności przodków naczelnych (owadożernych) (lewa strona ryciny): a) chwytna dłoń z przeciwstawnym kciukiem; b) widzenie stereoskopowe, z zachodzącymi na siebie polami widzenia obu oczu; c) względnie większy mózg przy porównywalnych rozmiarach ciała.

Dla każdej z trzech przedstawionych tam cech schemat z lewej symbolizuje stan, jaki miał miejsce u przodków naczelnych (owadożernych) oraz u większości ssaków, natomiast schemat po prawej odpowiada postaci, jaką przybiera dana cecha u naczelnych.

Pierwszy, najbardziej prymitywny podrząd naczelnych, a mianowicie **małpiatki** (*Lemuroidea*) powstał już w najstarszej epoce trzeciorzędu – paleocenie (zobacz rycina 5.2). Dzisiaj jest on reprezentowany przez żyjące na Madagaskarze lemury i palczaki, wyraki z Borneo, Sumatry i Filipin oraz lori, grupa występująca w Afryce, Indiach i południowo-wschodniej Azji. Małpiatki są nieco prymitywniejsze od pozostałych naczelnych, czyli małp, zachowując pewne cechy owadożernych, na przykład proporcjonalnie mały mózg oraz pazury na niektórych palcach, podczas gdy pozostałe palce zakończone są paznokciami.



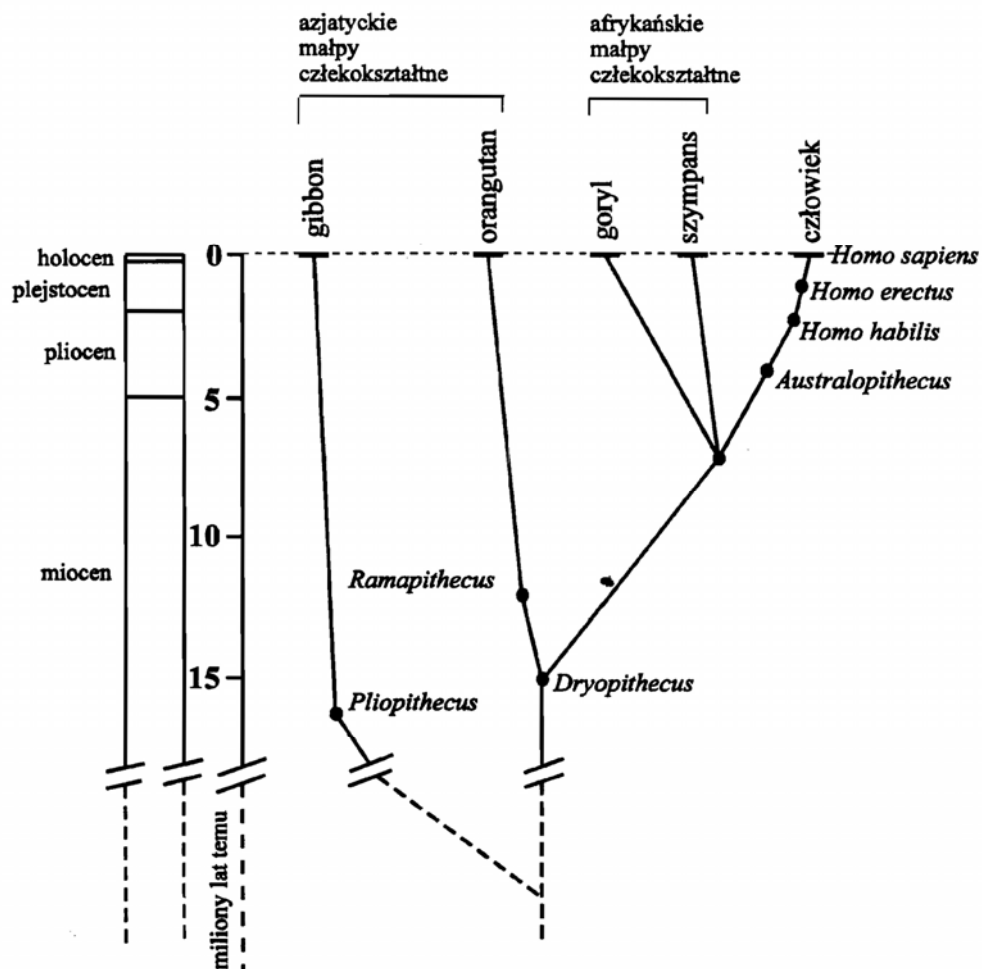
RYCINA 5.2. Ewolucja głównych grup naczelnych w erze kenozoicznej. Przedstawiono podział ery na okresy i epoki z zaznaczonym czasem ich trwania oraz początkiem. Długość trwania epok przedstawiona jest nie w skali - każdej z epok „przyznano” taki sam odcinek na schemacie, bez względu na czas jej trwania.

W oligocenie powstały małpy, które bardzo szybko zróżnicowały się na dwie grupy: **małpy szerokonose** (*Platyrrhini*) oraz **małpy wąskonose** (*Catarrhini*), od samego początku oddzielone wielką barierą geograficzną (Atlantykiem) i ewoluujące całkowicie niezależnie. Małpy szerokonose, zwane także małpami Nowego Świata, przez cały okres swego istnienia rozwijały się na obszarze Ameryki Południowej i Środkowej. W dzisiejszej faunie należą do nich wyjce, kapucynki i gerezy. Grupa ta charakteryzuje się szeroką przegrodą nosową oraz chwytym ogonem, spełniającym rolę „piątej kończyny”.

W tym samym czasie w Afryce, Azji i Europie (w tej ostatniej w okresach, kiedy panował tam ciepły klimat) ewoluowały małpy Starego Świata, czyli wąskonose. Ich przegroda nosowa jest wąska, a ogon zredukowany (niechwytne) lub też zupełnie go brak. Na przełomie oligocenu i miocenu w obrębie małp wąskonosych wyodrębniły się dwie nadrodziny: **małpy zwierzkosztatne** (*Cercopithecoidea*), takie jak rezus, makak, pawian i koczkodan oraz *Hominoidea*, w skład których w obecnej faunie wchodzi **małpy człekosztatne** (gibbon i orangutan żyjące w Azji południowo - wschodniej oraz zamieszkujące Afrykę szympan i goryl) oraz **człowiek**. Małpy człekosztatne

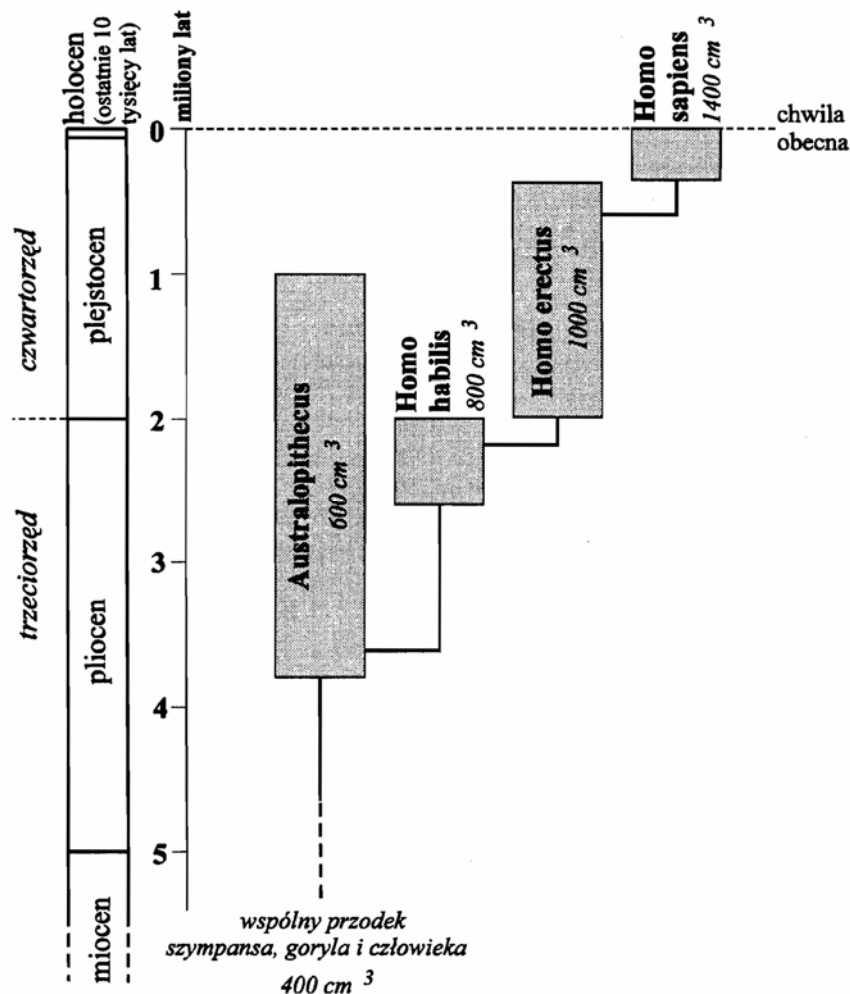
charakteryzują się zupełnym brakiem ogona oraz relatywnie dużym mózgiem. Ogólny zarys ewolucji naczelnych przedstawiony jest na rycinie 5.2.

W starszych klasyfikacjach nadrodzinę *Hominoidea* dzielono na dwie rodziny: małpy człekokształtne (*Pongidae*) i człowiekowate (*Hominidae*). Dziś już wiadomo, że podział ten jest sztuczny i nieuzasadniony. Okazało się bowiem (zobacz rycina 5.3), że afrykańskie małpy człekokształtne, szympanś i goryl bliżej są spokrewnione z człowiekiem, niż ze swoim azjatyckim kuzynem – orangutanem, inny zaś rodzaj azjatyckich małp człekokształtnych, gibbona, łączy jeszcze dalsze pokrewieństwo z całą resztą. Linia prowadząca do gibbona oddzieliła się od reszty małp człekokształtnych już w oligocenie. Rozdzielenie się linii rozwojowych człowieka oraz afrykańskich małp człekokształtnych (szympanśa i goryla) nastąpiło stosunkowo bardzo niedawno, jakieś 7 milionów lat temu (rycina 5.3). Dokładne ustalenie sekwencji zdarzeń w ewolucji małp człekokształtnych i człowieka możliwe było dzięki badaniom podobieństw pomiędzy analogicznymi sekwencjami nukleotydów w kwasach nukleinowych oraz aminokwasów w białkach u tych organizmów, na zasadzie: „im większe podobieństwo, tym bliższe pokrewieństwo” (porównaj rozdział 6). Natomiast przybliżony czas rozejścia się poszczególnych linii określono przy użyciu tak zwanego „zegara molekularnego”: jeżeli znamy przeciętną ilość mutacji w jednostce czasu oraz liczbę mutacji dzielącą dwa porównywane gatunki, to możemy łatwo obliczyć, ile jednostek czasu upłynęło od momentu istnienia ich wspólnego przodka. Jak wspomniałem, badania te doprowadziły do rewolucyjnych rezultatów - okazało się, że jesteśmy niesłychanie blisko spokrewnieni z szympansem i gorylem (podobieństwo genetyczne przekracza 95 %) oraz że nasz wspólny przodek żył stosunkowo bardzo niedawno (około 7 milionów lat temu), wyglądem przypominając zapewne coś pośredniego pomiędzy szympansem i gorylem, które ewoluowały znacznie wolniej, niż człowiek. Rycina 5.3 podsumowuje historię ewolucyjną *Hominoidea*.



RYCINA 5.3. Prawdopodobne drzewo ewolucyjne *Hominoidea* - małp człekokształtnych oraz człowieka. Należy zwrócić uwagę na bliskie pokrewieństwo człowieka z szympansem i gorylem.

Linia prowadząca do człowieka po oddzieleniu się od przodków afrykańskich małp człekokształtnych to rodzina człowiekowatych, inaczej hominidów (*Hominidae*). Jej ewolucję przedstawia rycina 5.4, na której poza czasem istnienia oraz więzami pokrewieństwa poszczególnych gatunków przedstawiono także ich przeciętną objętość mózgu w centymetrach sześciennych.



RYCINA 5.4. Drzewo ewolucyjne hominidów. Obok nazw poszczególnych form podano przeciętną objętość ich mózgu w centymetrach sześciennych. Do rodzaju *Australopithecus* należały cztery gatunki, nie wyróżnione na schemacie (patrz opis w tekście).

Okolo 7 milionów lat temu żył wspólny przodek szympansa, goryla i człowieka – spokrewniony z odkrytym niedawno rodzajem *Sahelanthropus*. Prawie 4 miliony lat temu we wschodniej Afryce pojawił się **australopitek** (rodzaj *Australopithecus*). Od małp człekokształtnych różniła go całkowicie wyprostowana postawa oraz dwunożny chód. Wiązało się to między innymi z wydłużeniem kończyn tylnych i skróceniem przednich, odmienną budową miednicy oraz częściowym zanikiem przeciwstawności palucha stopy.

Lokomocja szympansa i goryla to coś pośredniego pomiędzy poruszaniem się na dwóch i na czterech kończynach - sposób ich poruszania się zależy od okoliczności, często też małpy te wdrapują się na drzewa. Natomiast orangutan i gibbon są małpami typowo nadrzewnymi, przy czym gibbon doprowadził do perfekcji rodzaj lokomocji zwany brachiacją - polega on na rozbujuaniu ciała zwisającego z gałęzi na niewspółmiernie długich ramionach i „podczepianiu się” na przemian lewym i prawym ramieniem do kolejnych gałęzi, co powoduje szybkie przemieszczanie się pod „pułapem” gałęzi w koronach drzew. Przypuszcza się, że bezpośrednim bodźcem do skierowania ewolucji pewnej linii małp człekokształtnych na drogę prowadzącą do człowieka były zmiany klimatyczne i środowiskowe związane z powstaniem Wielkiego Rowu Wschodnioafrykańskiego - tworzy zwanego z tektoniką płyt skorupy ziemskiej. Na zachód od tego rowu na nisko położonych, wilgotnych terenach rośnie las tropikalny, w którym do dzisiaj żyją szympansy i goryle. Natomiast płaskowyże na

wschód od Wielkiego Rowu Wschodnioafrykańskiego pokrywała kilka milionów lat temu roślinność mozaikowa, składająca się z fragmentów lasu i sawanny. To właśnie otwarte przestrzenie sawanny sprzyjały rozwojowi dwunożnego chodu oraz związanej z nim wyprostowanej postawy ciała. Ten rodzaj lokomocji jest na płaskim terenie nie tylko sprawniejszy od „mieszanego” sposobu poruszania się afrykańskich małp człekokształtnych, ale także uwalnia kończyny górne, pozwalając im na pełnienie innych funkcji, takich jak zdobywanie pożywienia, jego transport, a później także wytwarzanie narzędzi i manipulacja nimi. Mózg australopiteka o objętości około 600 centymetrów sześciennych, chociaż nieco większy, niż mózg szympansa i goryla (ok. 400 cm³), był w swej budowie wciąż zasadniczo „małpi”. Świadczy to o tym, że ewolucja cech charakterystycznych dla człowieka nie przebiegała równoległe - dwunożność została osiągnięta przed intensywnym rozwojem mózgu.

Australopiteki były stworzeniami zasadniczo roślinożernymi. Spośród ich czterech gatunków dwa - *A. afarensis* i *A. africanus* były drobnej budowy i odżywiały się prawdopodobnie miękkimi częściami roślin, natomiast dwa pozostałe - *A. robustus* i *A. boisei* charakteryzowały się masywną budową oraz potężnymi szczękami i zębami trzonowymi, przystosowanymi do rozcierania twardych tkanek roślinnych. Pierwszy z powyższych gatunków pojawił się *A. afarensis* (prawie 4 miliony lat temu) i prawdopodobnie był on formą wyjściową zarówno dla rodzaju *Homo*, jak i dla bardziej wyspecjalizowanych, masywnych australopiteków, które z pewnością stanowiły boczne, wymarłe przed ponad milionem lat gałęzie ewolucji.

Około 2.5 miliona lat temu powstał rodzaj *Homo* (człowiek). W odróżnieniu od australopiteków był on w dużej mierze mięsożerny (polował lub odżywiał się padliną). Jego mózg był nie tylko większy, ale charakteryzował się już zasadniczo „ludzka” budową: wykazywał silny rozwój płata czołowego oraz asymetrię (anatomiczną i funkcjonalną) półkul mózgowych (tzw. lateralizacja). Ta ostatnia cecha wiąże się z praworęcznością człowieka - małpy są (a australopiteki prawdopodobnie były) zasadniczo oburęczne. Pierwszym przedstawicielem rodzaju *Homo* był *Homo habilis* (człowiek „zręczny”). Żył on pomiędzy 2,5 i 2 milionami lat temu, posiadał rozwinięte wały nadoczodołowe, wysuniętą do przodu szczękę i żuchwę (tzw. prognatyzm), a objętość jego mózgu wynosiła około 800 centymetrów sześciennych.

Przed mniej więcej 2 milionami lat z *Homo habilis* powstał *Homo erectus* (człowiek „wyprostowany”), który zszedł ze sceny ewolucyjnej niecałe pół miliona lat temu. Oba te gatunki były do siebie dosyć podobne (wały nadoczodołowe, prognatyzm, całkowicie wyprostowana postawa), przy czym *Homo erectus* charakteryzował się większym mózgiem (około 1 000 cm³). Jednakże, o ile do etapu *Homo habilis* ewolucja człowieka przebiegała wyłącznie w Afryce, to *Homo erectus* zasiedlił także Azję i Europę. Był on też zapewne pierwszym gatunkiem wytwarzającym bardziej zaawansowane narzędzia i rozniecającym ogień. Wreszcie, około 300 000 (trzystu tysięcy) lat temu pojawił się gatunek, do którego i my należymy - *Homo sapiens* (człowiek rozumny). Przeciętna pojemność jego mózgu wynosi 1350 centymetrów sześciennych. Na początku *Homo sapiens* występował w postaci tzw. formy „archaicznej”, charakteryzującej się szeregiem stosunkowo prymitywnych cech. Na temat miejsca powstania człowieka rozumnego panują dwie przeciwstawne teorie. Hipoteza „wieloregionalna” głosi, iż wyewoluował on równoległe z *Homo erectus* w różnych częściach Starego Świata - w Afryce, Azji i Europie, natomiast według hipotezy „pożegnania z Afryką” *Homo sapiens* powstał w Afryce na południe od Sahary i około 100 000 lat temu dokonał inwazji na inne części Starego Świata, wypierając *Homo erectus*. Zgodnie z tą drugą teorią, wszystkie istotne etapy ewolucji człowieka przebiegały w Afryce.

Hipoteza „pożegnania z Afryką” znalazła wsparcie w koncepcji „mitochondrialnej Ewy”. Ponieważ wszystkie mitochondria w zygocie pochodzą z komórki jajowej,

mitochondrialne DNA dziedziczone jest wyłącznie po matce. Na podstawie znajomości tempa mutacji w tym DNA oraz jego sekwencji nukleotydów u różnych ras ludzkich zamieszkujących obecnie Ziemię obliczono, że kobieta będąca przodkiem wszystkich obecnie żyjących ludzi a zarazem „dawczynią” wszystkich posiadanych przez populację ludzką mitochondriów wraz z ich DNA, żyła w Afryce z grubsza przed 150000 lat, a więc po powstaniu *Homo sapiens*, natomiast przed jego ekspansją poza Afrykę.

„Archaiczny” człowiek rozumny uległ zróżnicowaniu na dwa podgatunki. Jeden z nich, *Homo sapiens neanderthalensis* (neandertalczyk), istniał pomiędzy 135 a 35 tysięcy lat temu. Zamieszkiwał on przede wszystkim tereny Europy, lecz także północnej Afryki i zachodniej Azji, wykazywał przystosowania do zimnego klimatu, charakteryzował się krępą budową ciała, grubymi kośćmi czaszki, wałami nadoczodołowymi i prognatyzmem, a jego mózg był nawet nieco większy (1400 cm³), niż mózg człowieka współczesnego. Neandertalczyk był pierwszą istotą, która grzebała swoich zmarłych (pierwsze rytualne pochówki pochodzą sprzed około 100 tysięcy lat).

Wedle hipotezy „pożegnania z Afryką” około 100 000 lat temu z „archaicznego” *Homo sapiens* powstał, ponownie w Afryce (tam znaleziono najstarsze szczątki), nowoczesny człowiek rozumny (*Homo sapiens sapiens*). Cechowała go raczej smukła budowa ciała, cienkie kości czaszki, a w szczególności puszeki mózgowej, wysokie czoło, brak wałów nadoczodołowych, cofnięta trzewioczaszka (brak prognatyzmu) oraz wystający podbródek. Nowoczesny człowiek współistniał z neandertalczykiem przez około 60 tysięcy lat i w końcu wyparł go z zajmowanych przez niego terenów (niektórzy twierdzą, że się z nim po prostu skrzyżował), obecnie stanowiąc jedyną żyjącą formę człowiekowatych. Na tym zakończyła się biologiczna ewolucja człowieka. Pewne elementy ewolucji psychiki i kultury ludzkiej zostaną ogólnie przedstawione w następnym podrozdziale.

Można by postawić pytanie, czy powstanie człowieka w procesie ewolucji było z góry przesądzone lub zgoła w jakikolwiek sposób zaplanowane? Na podstawie wszystkiego, co wiemy o mechanizmach i przebiegu ewolucji, odpowiedź zdecydowanie brzmi: nie! Do pojawienia się człowieka doprowadził ciąg ogromnej ilości nieprzewidywalnych i przypadkowych zbiegów okoliczności, czyniąc powstanie gatunku *Homo sapiens* skrajnie nieprawdopodobnym. Nie znaczy to, że tak małe szanse miało w ogóle powstanie istot obdarzonych rozumem i świadomością swego istnienia, a jedynie, że znikome było prawdopodobieństwo powstania gatunku wyglądającego dokładnie tak jak człowiek. Dlaczego więc nasz gatunek w ogóle powstał, skoro zdaje się to być prawie niemożliwe? To proste. Jeżeli losujemy przypadkowo jakąś liczbę całkowitą z zakresu od jednego do miliarda, to chociaż szansa wylosowania danej konkretnej liczby, na przykład 761224389 wydaje się skrajnie niska, to przecież **któraś** liczba musi zostać wylosowana i potem, *post factum*, można się dziwić, dlaczego akurat ta, a nie inna. Podobnie, powstanie człowieka było wykorzystaniem jednej z bilionów ewolucyjnych możliwości i zapewne nigdy nie dowiemy się dokładnie, jak mogły wyglądać inne. Przypuszczalnie wiele z tych potencjalnych dróg ewolucyjnych prowadziłyby do istot rozumnych, a wiele innych - nie. Obecna nauka nie pozwala na określenie, jaka w ogóle jest szansa powstania inteligencji w procesie ewolucji biologicznej, natomiast pozwala mniemać, że jeżeli „puścilibyśmy” całą ewolucję życia na Ziemi jeszcze raz od początku, to prawie na pewno nie doprowadziłaby ona do powstania gatunku *Homo sapiens*.

Z niezliczonej ilości przypadkowych okoliczności, bez których nie doszłoby do powstania człowieka takiego, jakim go znamy obecnie, wymienię dla przykładu tylko cztery:

- gdyby, na skutek przypadku, budowa aparatu genetycznego (nośnika informacji genetycznej, kodu genetycznego, białek) pierwszych organizmów na Ziemi była nieco odmienna, niż to rzeczywiście ma miejsce, niemożliwe mogłoby być powstanie bardziej

złożonych form życia, albo też formy te miałyby zupełnie inną postać, niż znane nam organizmy;

- gdyby 65 milionów lat temu olbrzymia asteroida nie uderzyła w kulę ziemską, być może do dzisiaj panowałyby na niej dinozaury, a na pewno ewolucja ssaków miałaby odmienny przebieg;
- gdyby w czasie „eksplozji życia” w kambrze doszło do wytworzenia innego zestawu planów budowy, mogłyby w ogóle nie powstać kręgowce, a ich miejsce albo zostałyby niewypełnione, albo też zajęłyby je twory całkowicie odmienne; jako przykład może służyć Ameryka Południowa w okresie trzeciorzędu, gdzie pod nieobecność dużych ssaków drapieżnych ich rolę pełniły ogromne strusiopodobne ptaki z wielkimi dziobami - fororaki;
- gdyby Wielki Rów Wschodnioafrykański nie spowodował wysuszenia klimatu na wschód od niego i wejścia sawanny na część terenów zajmowanych przez las, do dzisiaj zamiast człowieka żyłyby tam tylko szympansy i goryle.

O ile zatem prawdopodobne jest, że na niektórych planetach we Wszechświecie rozwinie się życie, którego ewolucja w pewnej liczbie przypadków doprowadzi do powstania istot rozumnych, to możemy być pewni, że istoty te nie będą podobne do nas.

5.3 Psychiczna i kulturowa ewolucja człowieka

Biologicznej ewolucji człowieka w końcowych jej etapach towarzyszył rozwój psychiki oraz kultury. Wejście człowieka na drogę ewolucji psychicznej i kulturowej umożliwił splot wielu rozmaitych okoliczności, między innymi posiadanie określonych właściwości powstałych w wyniku ewolucji biologicznej, określanych mianem preadaptacji. Preadaptacje to cechy powstałe jako przystosowania do pełnienia pewnych funkcji, które w innych warunkach okazały się przydatne do nowych zadań. Z wielu preadaptacji występujących u przodków człowieka, stwarzających możliwości dla późniejszego rozwoju rozumu, można wymienić dwie najważniejsze:

- stosunkowo duży mózg, zdolny do sprawnej integracji, „obróbki” danych pochodzących od narządów zmysłów, gromadzenia dużej ilości informacji (pamięć, uczenie się) oraz do precyzyjnego sterowania całym ciałem, a w szczególności ruchami ręki;
- chwytne kończyna górna, umożliwiająca wykonywanie złożonych ruchów i manipulację rozmaitymi przedmiotami, zdolna do wykonywania skomplikowanych poleceń mózgu.

Jak o tym pisałem na początku tego rozdziału, większy mózg naczelnych jest prawdopodobnie pochodną ich aktywnego nadrzewnego trybu życia, wymagającego obróbki ogromnej ilości bodźców wzrokowych oraz precyzyjnego sterowania ruchami. Również nadrzewny tryb życia doprowadził do powstania chwytnej ręki z przeciwstawnym kciukiem, umożliwiającej chwytanie gałęzi i tym samym poruszanie się wśród koron drzew. Natomiast zejście przodków człowieka na ziemię (z powodu stepowienia zamieszkiwanych przez nich obszarów) i przyjęcie postawy wyprostowanej uwolniło chwytne kończynę górną od funkcji lokomocyjnych i pozwoliło na jej wykorzystanie do najrozmaitszych funkcji, takich jak zdobywanie, przenoszenie i przygotowywanie pożywienia, rozpalanie ognia i opieka nad potomstwem. Aby efektywniej spełniać niektóre z tych zadań, nasi przodkowie zaczęli używać narzędzi, a także je wytwarzać. Pierwsze z tych narzędzi, kamienne pięściaki i skrobaki, służyły zapewne do dzielenia mięsa, rozłupywania kości, oczyszczania skór i podobnych czynności.

Sprawność ręki człowieka jest pochodną zarówno jej budowy anatomicznej (układu kości i mięśni), jaki i efektywności jej „sterownika”, czyli mózgu. Wykształcenie się tych preadaptacji do późniejszego rozwoju rozumu wymagało, aby nasi przodkowie najpierw weszli na drzewa (co spowodowało powstanie większego mózgu i chwytnej ręki), a potem z

nich zesłi (przejęcie przez rękę funkcji manipulacji przedmiotami). Na drodze do osiągnięcia rozumu konieczne było zatem przejście przez stadium małpy. Często powtarzany jest nieuzasadniony slogan, że człowiek nie powstał z małpy, lecz miał wspólnego przodka z małpami. Twierdzenie powyższe nie ma najmniejszego sensu: gdyby ten przodek żył obecnie, z pewnością by go zaliczono do małp. Goryl i szympanś są bliżej spokrewnione z człowiekiem, niż z innymi małpami i przypuszczalnie nie różnią się drastycznie od wspólnego przodka ich oraz człowieka (odmienny wygląd człowieka związany jest z jego bardzo szybką ewolucją, przynajmniej początkowo wymuszoną przez zmiany środowiska). Fakt „małpiego” pochodzenia w żaden sposób nie uwłacza ludzkiej godności. Po pierwsze, preadaptacje posiadane przez małpy (skądinąd w większości bardzo sympatyczne stworzenia) były nieodzowne dla późniejszego rozwoju ludzkiej psychiki, a po drugie godność człowieka nie leży w jego pochodzeniu, lecz w tym, co on sobą reprezentuje jako istota obdarzona świadomością i współtworząca kulturę, posługująca się moralnością, rozwijająca naukę i sztukę.

Właściwe wykorzystanie możliwości układu: duży mózg plus sprawna ręka nastąpiło prawdopodobnie dopiero u rodzaju *Homo*. Australopiteki, chociaż dwunożne, miały jeszcze typowo „małpi” mózg i nie wytwarzały narzędzi. U człowieka możliwość wykorzystania kończyny górnej do najrozmaitszych, coraz bardziej skomplikowanych zadań, silnie stymulowała rozwój zawiadującego tą kończyną mózgu. Duży mózg pozwolił na rozwinięcie bogatych relacji społecznych oraz powstanie języka, które stanowiły dodatkowy czynnik dalszego rozwoju mózgu. Ewolucja mózgu była więc zapewne procesem samonapędzającym się i stanowiła przykład sprzężenia zwrotnego dodatniego: im silniej rozwinięty był mózg, tym szybciej następował jego dalszy rozwój. Cały czas głównym mechanizmem ewolucji był oczywiście dobór naturalny. Korzyści ze zdolności do precyzyjnego manipulowania przedmiotami oraz produkcji narzędzi nie trzeba przedstawiać. Bogate więzi społeczne oraz język symboliczny (tzn. operujący nazwami - symbolami przedmiotów, czynności i właściwości) umożliwiały sprawne polowania grupowe, podział pracy oraz efektywne przekazywanie wiedzy współplemieńcom i potomstwu. Pierwsi ludzie żyli zapewne w małych (kilkadziesiąt osób) względnie izolowanych genetycznie (krzyżujących się głównie we własnym obrębie) grupach, których członkowie byli blisko ze sobą spokrewnieni, a zatem podobni pod względem cech genetycznych i fenotypowych. Członkowie tych grup, w których ludzie charakteryzowali się bardziej rozwiniętymi mózgowi i bogatszymi relacjami społecznymi, a wobec tego np. produkowali lepsze narzędzia i skuteczniej polowali, mieli większe szanse na przeżycie i pozostawienie potomstwa.

W końcu jednak człowiek wytworzył takie rzeczy, jak sztuka, nauka czy filozofia, które trudno całkowicie wytłumaczyć działaniem doboru naturalnego. O ile zatem ewolucja biologiczna dostarczyła „materialnej” podstawy do powstania kultury w postaci skomplikowanego mózgu człowieka i zintegrowanych społeczeństw ludzkich, to od pewnego momentu rozpoczęła się równoległa do niej i w dużej mierze niezależna (zachodząca na „wyższym” poziomie) – ewolucja psychiczna i kulturowa.

Na zakończenie podsumujemy niektóre najważniejsze wydarzenia w historii rodzenia się kultury człowieka. Są to:

- ponad 2 miliony lat temu - pojawienie się najstarszych narzędzi, ledwo obrobionych pięściaków;
- 700 tysięcy lat temu - pierwsze ślady używania ognia;
- 100 tysięcy lat temu - pierwsze pochówki zmarłych;
- 30 tysięcy lat temu - pierwsze zabytki sztuki, malowidła naskalne w jaskiniach;
- 10 tysięcy lat temu - początek uprawy roli i hodowli;
- 5 tysięcy lat temu - pierwsze miasta.

Dowody na ewolucję

6.1 Wstęp

W większości przypadków procesu ewolucji nie da się obserwować na bieżąco - większe zmiany ewolucyjne są zbyt wolne, aby można je było zarejestrować w przeciągu trwania jednego życia ludzkiego lub choćby całej cywilizacji. Istotniejsze zdarzenia ewolucyjne potrzebują co najmniej setek tysięcy lub milionów lat do swego zajścia (tymczasem, człowiek zaczął uprawiać rolę 10 tysięcy lat temu, a pierwsze miasta pojawiły się przed 5 tysiącami lat). Czas, przez jaki przebiegała ewolucja życia na Ziemi, prawie 4 miliardy lat, jest niewyobrażalnie długi - stanowi on wszak ponad jedną czwartą wieku całego Wszechświata, który powstał w Wielkim Wybuchu przed około 13-14 miliardami lat.

Mimo iż istotnie nie jesteśmy w stanie „na własne oczy” zarejestrować większych przemian ewolucyjnych, ilość dowodów na zachodzenie ewolucji jest tak przytłaczająca, że praktycznie żaden poważny biolog nie wątpi w jej istnienie. Wedle współczesnej filozofii nauki teoria naukowa to pewien model opisujący rzeczywistość. Teoria jest tym lepsza, im większą ilość im bardziej zróżnicowanych faktów potrafi wyjaśnić. Teoria ewolucji wyjaśnia z pewnością większą ilość rozmaitych faktów, niż np. teoria Kopernika, a przecież nikt normalny nie wątpi dziś, że Ziemia krąży wokół Słońca. Nie znaleziono przy tym żadnych faktów niewątpliwie zaprzeczających istnieniu ewolucji biologicznej. Idea ewolucji stanowi ponadto oś scalającą i tłumaczącą cały ogrom obecnej wiedzy biologicznej, która bez tego byłaby jedynie zbiorem nie powiązanych ze sobą fragmentów. Bez teorii ewolucji nie można sobie po prostu wyobrazić współczesnej biologii.

Czasem spotyka się zarzut, że ewolucjonizm nie jest teorią „naukową”. Chodzi tu o kryterium „naukowości” teorii sformułowane przez wielkiego filozofa nauki **Karla Poppera**, zwane **falsyfikowalnością**. Teoria jest falsyfikowalna, jeżeli można sobie wyobrazić eksperyment (lub obserwację), który doprowadziłby do wykazania jej fałszywości (czyli do jej falsyfikacji). Natomiast teoria, której z zasady nic nie może obalić, nie jest naukowa. Na przykład, potencjalnym sposobem wykazania błędności szczególnej teorii względności Einsteina, twierdzącej między innymi, że nie jest możliwe przekroczenie prędkości światła, byłoby zaobserwowanie obiektu poruszającego się szybciej od światła. Teoria ta zatem spełnia wymogi metodologii naukowej. Natomiast fałszywości hipotezy o istnieniu duchów w żaden sposób nie dałoby się wykazać, nie daje ona bowiem żadnych sprawdzalnych przewidywań, na przykład, jakie cechy będzie posiadał duch mojej prababki, który zjawi się na Wawelu w przyszły piątek o północy. Trudno zatem uznać tę „teorię” za naukową.

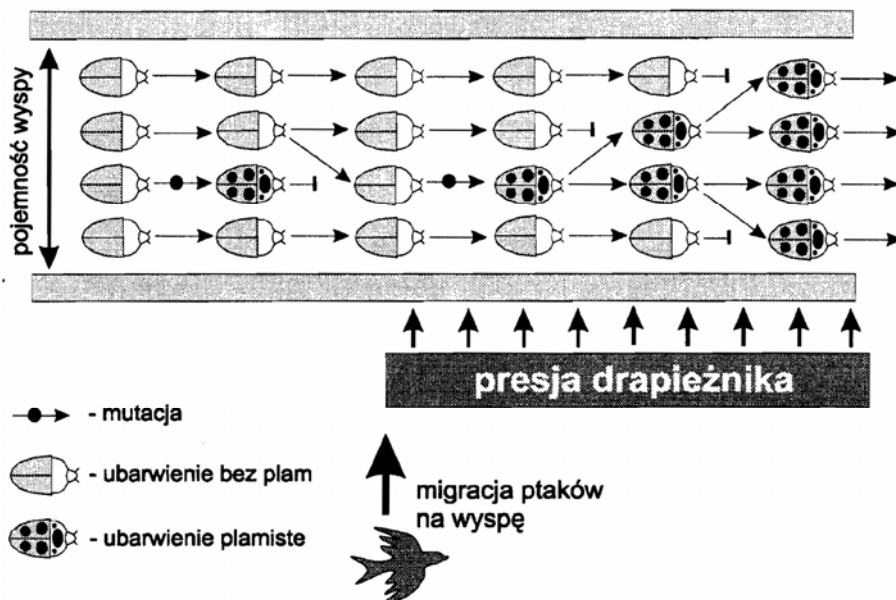
Otóż niektórzy krytycy ewolucjonizmu twierdzili, że nie spełnia on wymogu falsyfikowalności, nie daje bowiem żadnych sprawdzalnych przewidywań. Jest to jednak całkowitą nieprawdą. Obserwacją wskazującą na nieprawdziwość teorii ewolucji byłoby znalezienie kości słonia w osadach z wczesnej ery prekambryjskiej (ewolucjonizm nie dopuszcza nagłego wyewoluowania słonia z żyjących wtedy bakterii, bez stadiów przejściowych) lub też szkieletu człowieka z głową krokodyla (według teorii ewolucji konieczną cechą organizmów żywych jest funkcjonalność).

Tak więc, wobec braku dowodów przeciw, oraz ogromnej ilości dowodów za, fakt zachodzenia ewolucji biologicznej wydaje się niewątpliwy. Poniżej dokonamy przeglądu głównych grup dowodów świadczących o ewolucji organizmów żywych.

6.2 Dowód z logiki

Jak tego dowodziłem w rozdziale drugim, dobór naturalny, a więc i ewolucja biologiczna, stanowią prostą logiczną pochodną samego (niezaprzeczalnego przecież) faktu istnienia organizmów żywych oraz cech i ograniczeń otaczającego je środowiska. Zmienność genetyczna w połączeniu z rozmnażaniem się i dziedziczeniem cech oraz ograniczonymi zasobami (przestrzenią, pożywieniem itp.) powoduje „wybranie” z całej dostępnej puli genetycznej tych zestawów genów, które zapewniają „noszącym” je organizmom największe szanse na przeżycie i pozostawienie potomstwa. To już wystarczy, aby zaszła ewolucja.

Przeanalizujmy powyższe stwierdzenie na prostym przykładzie. Wyobraźmy sobie małą wysepkę, na której żyje populacja jakiegoś chrząszcza. Większość chrząszczy ma pancerzyk ubarwiony na zielono, ale czasem zdarza się mutacja powodująca występowanie czerwonych plamek na zielonym tle. Mutacja ta nie jest korzystna, na przykład ze względu na koszty energetyczne produkcji czerwonego barwnika i dlatego frekwencja (częstotliwość występowania) allelu powodującego plamistość utrzymuje się w puli genowej populacji na niskim poziomie. Załóżmy teraz, że na wyspę migrują z lądu stałego ptaki owadożerne, polujące między innymi na nasze chrząszcze. Jeżeli czerwone plamy będą odstraszać ptaki lub też sprawią, że plamiaste osobniki chrząszczy upodobnią się do czegoś niejadalnego, to cecha wytwarzania plam stanie się bardzo korzystna (zyska wysoką dodatnią wartość selekcyjną). Częstotliwość w puli genowej populacji allelu warunkującego tę cechę znacznie wzrośnie, aż w końcu całkowicie wyprze on allel alternatywny, odpowiedzialny za jednolicie zielone ubarwienie. Co więc się stało? Skład genetyczny populacji (oraz cechy fenotypowe jej osobników) uległ zmianie, a zatem właśnie zaszła ewolucja. Opisany ciąg wypadków przedstawiono na rycinie 6.1, gdzie zastosowano konwencję z rycin opisujących istotę doboru naturalnego w rozdziale 2. O ile pod nieobecność ptaków mutacja plamistości była niekorzystna, a zatem eliminowana z populacji, to po ich pojawieniu się dobór naturalny zaczął ją premiować, przez co mutacja ta (powstały w jej wyniku allel) uległa rozpowszechnieniu w puli genowej.



RYCINA 6.1. Ewolucja ubarwienia chrząszczy na wyspie. Przed pojawieniem się owadożernych ptaków mutacja plamistości jest eliminowana jako niekorzystna. Po migracji ptaków wywierana przez nie presja selekcyjna sprawia, że ta sama mutacja staje się korzystna, a powstały w jej wyniku allel odpowiedzialny za plamiste ubarwienie ulega rozpowszechnieniu się w populacji.

Powyższy przykład pokazuje, że w głównym mechanizmie odpowiedzialnym za ewolucję biologiczną, a mianowicie doborze naturalnym, nie ma nic tajemniczego czy niezrozumiałego. Co więcej, przykład ten dowodzi, że ewolucja zachodzić **musi**. Jest ona tak samo prostą logiczną konsekwencją istnienia organizmów żywych, jak spadek upuszczonego kamienia w polu grawitacyjnym wynika logicznie z istnienia praw fizyki. To, czy wszystkie procesy ewolucyjne zachodzą na drodze kumulacji drobnych zmian (podobnych do opisanej powyżej zmiany w ubarwieniu chrząszczy), jak chce syntetyczna teoria ewolucji, czy też możliwe są zmiany większe, częściowo „ukierunkowane” przez już istniejącą strukturę organizmu i jego rozwój zarodkowy, jest tutaj kwestią drugorzędą. O ile bowiem biologowie mogą mieć odmienne poglądy co do szczegółów, to właściwie wszyscy zgadzają się co do jednego - że ewolucja biologiczna jest faktem i ona to odpowiada za całe niesłychane bogactwo i skomplikowanie form żywych zamieszkujących naszą planetę.

Rzeczywistym przykładem „złapania ewolucji na gorącym uczynku”, podobnym do opisanego powyżej, jest melanizm przemysłowy, o którym mówiliśmy przy okazji ogólnych reguł przebiegu ewolucji.

6.3 Dowody z hodowli

Innym naocznym przykładem ewolucji zachodzącej w czasie porównywalnym do okresu trwania życia ludzkiego jest dobór sztuczny prowadzony przez człowieka w celu otrzymania użytkowych odmian roślin i zwierząt, omówiony w rozdziale 2. Dobór sztuczny działa z reguły szybciej, niż dobór naturalny, ponieważ człowiek jako hodowca wywiera silną i kierunkową presję na selekcję pewnej pożądanej cechy (zespołu cech), dopuszczając do rozrodu jedynie te osobniki, które posiadają tę cechę najsilniej wyrażoną. Natomiast w przyrodzie gatunki są już przystosowane do warunków, w których żyją, a więc, o ile te ostatnie nie ulegną istotnym zmianom, działa na nie raczej dobór stabilizujący, a nie kierunkowy. Stąd też, ze względu na znaczne przyspieszenie tempa przemian ewolucyjnych spowodowane doбором sztucznym, ten ostatni stanowi wygodny „poligon doświadczalny” do studiów nad ewolucją.

Na przykład, za analogię radiacji adaptatywnej może służyć wyhodowanie ogromnej różnorodności znanych obecnie ras psów z jednego wspólnego przodka (którym prawdopodobnie był wilk), przy czym poszczególne rasy „przystosowywały się” do rozmaitych estetycznych gustów hodowców, będących dla tych ras „sztucznymi warunkami środowiska”. Pomiedzy wieloma rasami zdążyła się już wykształcić izolacja anatomiczna, tak że są one na najlepszej drodze do zostania odrębnymi gatunkami. Gdyby znane obecnie rasy psów żyły w naturze, to na podstawie ich cech morfologicznych z pewnością zaliczono by je do różnych gatunków, a może rodzajów.

Nowym gatunkiem, „stworzonym” przez człowieka jest pszenżyto, powstałe w wyniku skrzyżowania żyta z pszenicą. Z dzikiej kapusty zostały wyhodowane formy tak niepodobne do siebie, jak różne odmiany kapusty użytkowej, kalafior, brukselka i kalarepa. Podsumowując więc, możemy nie tylko odkryć fakt istnienia ewolucji biologicznej, ale od stuleci sami taką ewolucję przeprowadzamy.

6.4 Dowody z paleontologii

Podstawowym dowodem na fakt zachodzenia ewolucji biologicznej, będącym zarazem dokumentacją jej przebiegu, są skamieniałości roślin i zwierząt. Znajduje się je najczęściej w

skałach osadowych (powstałych w wyniku powolnego osadzania się, warstwa po warstwie, substancji je budujących) pochodzących z różnych okresów geologicznych. Wiek poszczególnych warstw skalnych, a zatem i występujących w nich skamieniałości, można określić za pomocą tzw. metod izotopowych, polegających na badaniu proporcji zawartości w skale radioaktywnego izotopu jakiegoś pierwiastka oraz pierwiastków będących produktami rozpadu tego izotopu (im więcej jest produktów rozpadu, tym wcześniej została uformowana skała). Na przykład, wiek skał można wyznaczyć na podstawie stosunku ilości radioaktywnego izotopu potasu (^{40}K) do ilości produktu jego rozpadu - argonu. Metody izotopowe pozwalają na odtworzenie sekwencji czasowej pojawiania się i wymierania poszczególnych form żywych.

Skamieniałości są to zachowane w skale szczątki organizmów żywych lub ich części, które zostały (częściowo lub całkowicie) wtórnie wypełnione różnymi minerałami, np. krzemionką, pirydami lub węglanem wapnia. Proces wypierania pierwotnych składników, głównie organicznych, oraz zastępowanie ich przez substancje mineralne nazywamy **fosylizacją**. Czasem cała skała jest pochodzenia organicznego i wobec tego składa się ze szczątków organizmów żywych, jak na przykład wapienie zbudowane z pancerzyków morskich jednokomórkowych organizmów planktonicznych (zawierających węglan wapnia) lub też węgiel kamienny, będący przetworzonymi szczątkami drzewiastych widłaków, skrzypów i paproci, które tworzyły bagienne lasy w karbonie.

Z reguły skamieniałości powstają w wyjątkowych okolicznościach. Najlepiej, żeby zaraz po śmierci organizmu jego ciało uległo przykryciu przez jakiś osad, tak aby odcięty został dostęp tlenu, padlinożerców i mikroorganizmów rozkładających martwą materię organiczną (destruentów). Odpowiednie po temu warunki panują na dnie niektórych zbiorników wodnych. Szczątki roślin lub zwierząt mogą też zostać pokryte przez lotne piaski albo popiół wulkaniczny. Czasem zwierzęta topiły się również w dołach wypełnionych gliną, smołą itp. Z reguły największe szanse na zachowanie mają twarde tkanki i części ciała, takie jak drewno u roślin oraz kości, zęby, muszle i pancerzyki u zwierząt. Organizmy pozbawione podobnych części mają tylko niewielkie szanse na pozostawienie skamieniałości. Niektóre środowiska, na przykład wilgotna dżungla tropikalna, sprzyjają szybkiemu rozkładowi martwych organizmów, inne zaś, w tym tereny suche - nie. Ze wszystkich powyższych powodów tylko bardzo nieliczne organizmy żyjące w minionych epokach geologicznych przetrwały do naszych czasów w postaci skamieniałości.

Dość jeszcze należy, że czasem znajduje się nie tylko skamieniałe ciała roślin i zwierząt, ale także ich odciski oraz ślady działalności różnych organizmów, takie jak wspomniane wcześniej stromatolity wytwarzane przez sinice, korytarzyki wryte w mule przez robaki morskie, tropy dinozaurów czy odciski stóp australopiteków. Innym przykładem zachowania szczątków organizmów z dawnych epok mogą być zatopione w bursztynie (będącym stwardniałą żywicą) owady lub zamrożone w lodzie mamuty.

Jeżeli skamieniałości jakiegoś organizmu występują powszechnie w skałach jednego tylko, względnie krótkiego okresu geologicznego, to są one znane jako **skamieniałości przewodnie** i mogą służyć do stwierdzenia, z jakiego czasu pochodzi dana warstwa skały, bez potrzeby użycia metod izotopowych. Wystarczy bowiem raz oznaczyć bezwzględny wiek skały zawierającej daną skamieniałość metodą izotopową, aby potem określić wiek podobnych warstw skalnych na całym świecie. Szczególnie przydatne jako skamieniałości przewodnie są różne grupy bezkręgowców morskich, np. amonity.

Przejdźmy jednak do znaczenia skamieniałości dla ewolucji. Otóż kolejność pojawiania się i znikania w czasie (czyli w kolejnych warstwach geologicznych) skamieniałości rozmaitych organizmów wyraźnie świadczy o tym, że ewolucja zachodzi. Przede wszystkim, możemy bezsprzecznie stwierdzić, że w różnych okresach żyły rozmaite organizmy, a obecne gatunki nie pojawiły się od razu wraz z początkiem życia - wprost

przeciwnie, powstały one stosunkowo bardzo niedawno. Co więcej, historię zmian form żywych zamieszkujących Ziemię w różnych epokach charakteryzuje ciągłość. Oznacza to, iż dana forma poprzedzona jest przez (z reguły prostszą) podobną do niej formę, będącą jej przodkiem, natomiast po niej następuje nieco bardziej zaawansowana forma potomna. Możliwe jest też wymarcie danej linii i wtedy oczywiście ciąg stopniowo przechodzących jedna w drugą form urywa się w pewnym momencie. Nie jest natomiast tak, że podobne do siebie formy są porzucane bez ładu i składu po wszystkich erach geologicznych, ani też, że dana linia pojawia się nagle znikąd, tak jakby została w pewnym momencie „stworzona”. Oczywiście często w zapisie kopalnym występują luki spowodowane tym, że skamieniałości bardzo wielu organizmów po prostu nie zachowały się (albo nie zostały jeszcze odnalezione) i dlatego w licznych liniach stopniowe przejście jednych form w inne nie zawsze da się wyśledzić. Ciągłe jednak, na skutek odnajdywania nowych skamieniałości, luki takie są wypełniane przez to, że nowo odkryte organizmy wykazują cechy pośrednie pomiędzy znanymi już wcześniejszymi i późniejszymi formami z danej linii, dokładnie tak, jak należałoby się spodziewać, gdyby były one potomkami jednych i przodkami drugich. Szczególną rolę odgrywają tutaj **formy przejściowe**, łączące cechy dwóch dużych grup systematycznych, z których jedna dała początek drugiej. Znanymi przykładami są praptak *Archeopteryx*, forma pośrednia pomiędzy gadami (dinozaurami gadziomiednicowymi - teropodami) i ptakami oraz *Ichtyostega*, łącząca ryby trzonopłetwe z płazami (labiryntodontami).

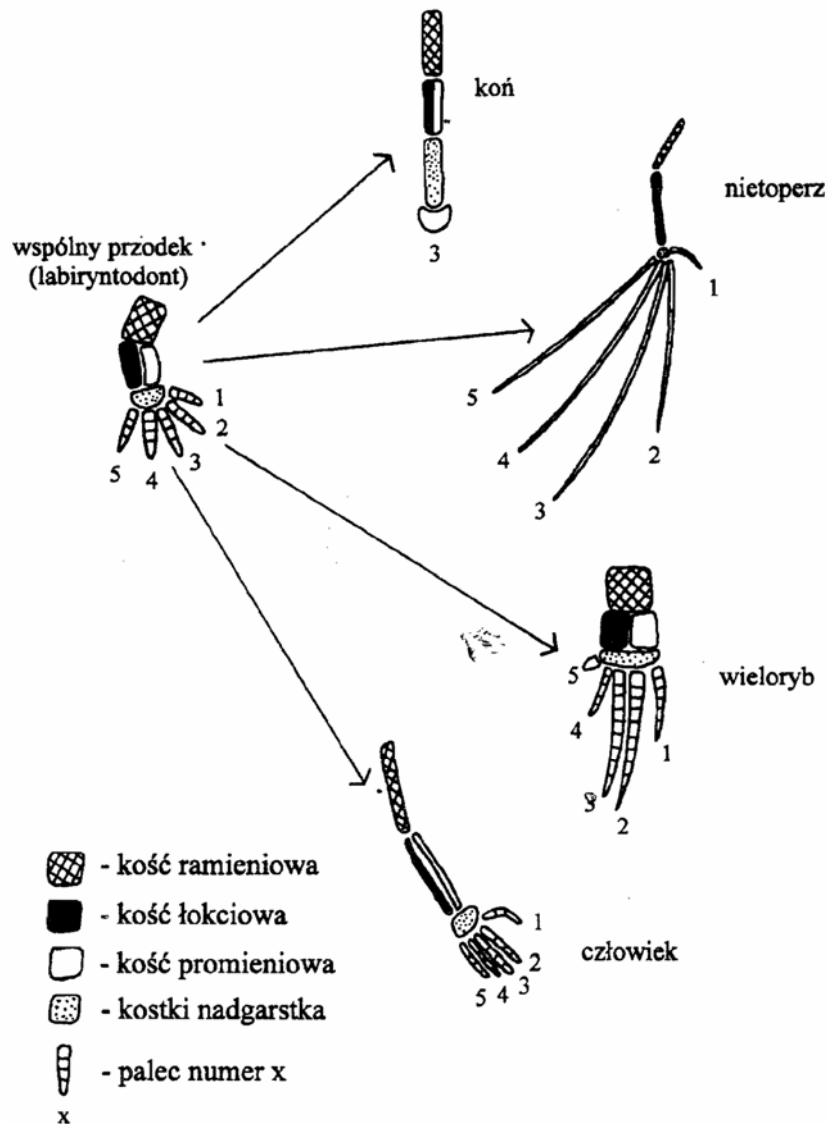
Czasowy przekrój przez odnajdywane skamieniałości potwierdza też ogólny trend do wzrostu złożoności przynajmniej w obrębie niektórych linii rozwojowych organizmów żywych, który został przedyskutowany wcześniej. Organizmy prokariotyczne poprzedziły więc jednokomórkowe formy eukariotyczne, potem pojawiły się proste, a wreszcie coraz to bardziej złożone organizmy wielokomórkowe, aż w końcu doszło do powstania człowieka, z jego niesamowicie rozwiniętym mózgiem. Stanowi to kolejny dowód, że formy złożone, w tym człowiek, nie wzięły się znikąd, lecz wyewoluowały z istniejących wcześniej form prostszych. Na przykład, cofając się wstecz wzdłuż linii ewolucyjnej prowadzącej do człowieka, napotkamy ssaki naczelne, potem ssaki owadożerne, gady ssakokształtne, kotylozaury, labiryntodonty, ryby trzonopłetwe, ryby pancerne, bezzuchowce, strunowce bezkręgowce, zwierzątka przypominające jamochłony, jednokomórkowe *Eukaryota*, *pra-Eukaryota* i bakterie będące przodkami mitochondriów, wreszcie - hipercykle białek i kwasów nukleinowych w tworach koacerwatopodobnych. Większość z tych etapów prowadzących od materii nieożywionej do człowieka znalazła udokumentowanie w postaci odnalezionych skamieniałości, reszta została odtworzona w sposób bardziej pośredni, na podstawie naszej wiedzy z innych dziedzin.

Na koniec wspomnieć należy o tak zwanych „**żywych skamieniałościach**”. To przenośne określenie dotyczy organizmów będących jedynymi żyjącymi obecnie przedstawicielami grup, których rozkwit przypadał na minione epoki geologiczne. Często, przed odnalezieniem odpowiednich „żywych skamieniałości”, grupy takie uważano za zupełnie wymarłe od dziesiątek lub setek milionów lat. Najbardziej znane z „żywych skamieniałości” to latimeria, współczesny przedstawiciel ryb trzonopłetwych, wyłowiony po raz pierwszy z głębin oceanicznych u wschodnich wybrzeży Afryki w latach pięćdziesiątych naszego wieku, mięczak *Neopilina* należący do prymitywnej grupy jednotarczowców oraz hatteria - reprezentujący wymarłą w większości grupę gad posiadający trzecie oko ciemieniowe. Organizmy będące „żywymi skamieniałościami” zmieniły się niewiele od milionów lat i dostarczają znacznie więcej informacji o wyglądzie i budowie organizmów z odległej przeszłości, niż „normalne” skamieniałości, z reguły ograniczone jedynie do szkieletów. Na przykład, szczegółowe badania anatomiczne latimerii istotnie wsparły tezę, iż ryby trzonopłetwe rzeczywiście stanowiły przodków kręgowców lądowych.

6.5 Dowody z morfologii i anatomii

W spokrewnionych grupach organizmów rozmaite narządy mają z reguły podobną ogólną strukturę, stanowiącą „wariację na temat” pewnego jednego planu budowy. Owe podobieństwo narządów polega na tym, że ich części składowe są ułożone wobec siebie w analogiczny sposób, że całe narządy są tak samo powiązane z narządami sąsiednimi oraz że charakteryzują się podobnym przebiegiem naczyń krwionośnych i nerwów (u zwierząt) lub wiązek przewodzących (u roślin). Podobny jest także ich rozwój embrionalny. Narządy te u różnych grup mogą (choć nie muszą) pełnić odmienne funkcje. Jedynym rozsądnym wyjaśnieniem faktu, że te same „rozwiązania konstrukcyjne” w budowie narządów stosowane są u grup zwierząt, które skądinąd uważamy za spokrewnione, jest przypuszczenie, że wszystkie takie narządy pochodzą od jednego narządu wspólnego przodka rozważanych grup. Takie narządy, posiadające podobny podstawowy plan budowy wynikający ze wspólnego pochodzenia ewolucyjnego, noszą nazwę **narządów homologicznych**.

Sztandarowy przykład narządów homologicznych stanowią kończyny przednie (u człowieka - górne) wszystkich kręgowców lądowych. Zawsze można w nich wyróżnić ramię z pojedynczą kością ramieniową, przedramię, którego szkielet składa się z dwóch równoległe leżących kości: łokciowej i promieniowej oraz dłoń, zawierająca liczne kostki nadgarstka, śródreżca oraz członów palców. Pierwotna liczba palców wynosi pięć. Podobny jest także ogólny schemat rozkładu mięśni oraz przebiegu nerwów i naczyń krwionośnych. Jednakże, u różnych organizmów kończyna przednia przystosowała się do pełnienia rozmaitych funkcji, co doprowadziło do różnorodnych modyfikacji tego podstawowego planu budowy. Punktem wyjścia do dalszej ewolucji była kończyna przednia wspólnych przodków wszystkich kręgowców lądowych - labiryntodontów. Wspomniane modyfikacje polegały na zmianie proporcji poszczególnych elementów (np. zmianie kształtu kości lub też względnej wielkości jednych kości w stosunku do drugich) albo na redukcji niektórych z nich (np. zmniejszeniu ilości palców lub członów palców). Jednakże wzajemny przestrzenny stosunek poszczególnych elementów pozostał taki sam. Ilustruje to rycina 6.2, na której bardzo schematycznie pokazano wyjściowy, „standardowy” szkielet kończyny przedniej oraz kilka przykładów jego modyfikacji u ssaków.



RYCINA 6.2. Szkielet kończyny przedniej kręgowców lądowych – pierwotny plan budowy u wspólnego przodka oraz kilka przykładów modyfikacji tego planu. Pomimo zmiany wielkości oraz proporcji poszczególnych części, ich wzajemne położenie przestrzenne pozostaje takie samo.

Widzimy na przykład, że w szkielecie ręki człowieka, służącej do chwytania i manipulacji, wydłużone są kości ramienia i przedramienia, a pierwszy palec (kciuk) jest przeciwstawny. W płetwie wieloryba ramię i przedramię stało się bardzo krótkie i masywne, za to wydłużyły się palce, a liczba ich członów uległa zwielokrotnieniu. Skrzydło nietoperza posiada wszystkie kości skrajnie cienkie i wydłużone, tak że z jednej strony są one lekkie, a z drugiej może być pomiędzy nimi rozpięta błona o dużej powierzchni. W przedniej nodze konia, służącej do biegania, kości są silne i wydłużone, a kość promieniowa jest zrosnięta z łokciową, co razem wzięte umożliwia udźwignięcie pokaźnej masy zwierzęcia oraz rozwinięcie dużej szybkości. W związku z rozwojem kopyta nastąpiła daleko posunięta redukcja liczby palców oraz ich członów - pozostał w zasadzie tylko jeden silnie rozwinięty człon trzeciego (środkowego) palca (palce 2 i 4 zachowały się jedynie w szczątkowej postaci).

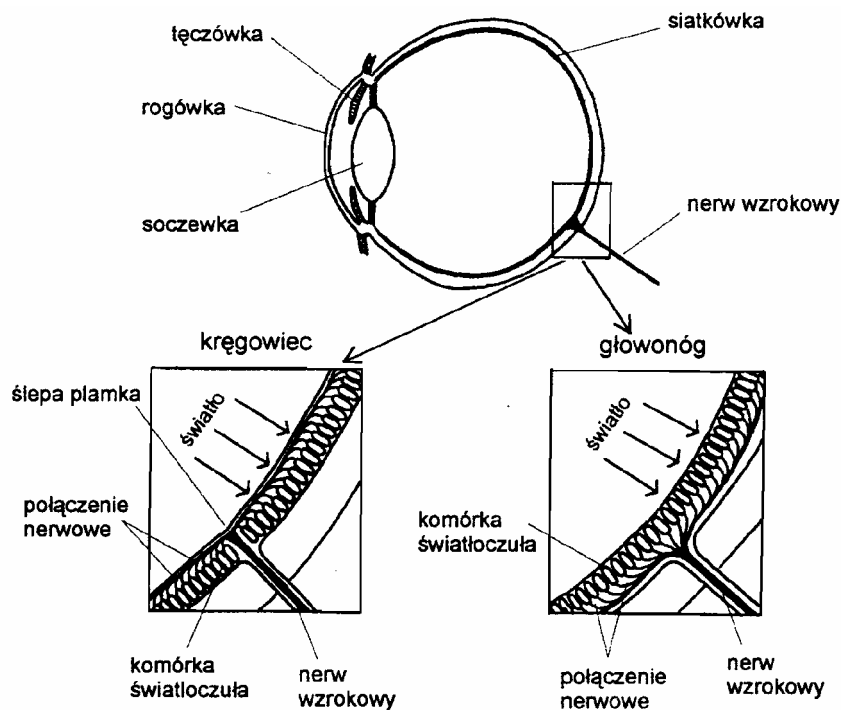
Na marginesie można dodać, że podstawowy plan budowy przedniej i tylnej kończyny kręgowców lądowych jest także taki sam (np. kończyna tylna posiada kości dokładnie odpowiadające kościom kończyny przedniej). Stanowi to kolejny przykład powielenia, a

następnie zróżnicowania w procesie ewolucji jakiegoś elementu - embrionalny rozwój kończyny przedniej i tylnej stanowi realizację tego samego planu, z niewielkimi modyfikacjami.

Inne przykłady narządów homologicznych to pęcherz pławny ryb promieniopłetwych i płuca kręgowców lądowych; szyszynka (gruczoł w mózgu) ssaków i oko ciemieniowe niektórych gadów; szkielet poszczególnych łuków skrzelowych minoga z jednej strony, a z drugiej - kości szczęki i zuchwy, kość gnykowa, kosteczki słuchowe oraz chrząstki krtani u ssaków. U roślin narządami homologicznymi są liście większości z nich, kolce kaktusów, mająca kształt dzbana pułapka na owady u dzbanecznika oraz czepne „wąsy” u roślin pnących.

Powyżej podałem głównie przykłady narządów homologicznych pełniących różne funkcje, w celu podkreślenia, że o wspólnym pochodzeniu świadczy nie funkcja właśnie, ale podstawowy plan budowy, który może być przystosowany do rozmaitych zadań. Jednakże większość narządów powstałych w procesie ewolucji ze wspólnego „narządu - przodka” nadal pełni te same funkcje – jako przykład może służyć mózg, serce, wątroba lub nerka u kręgowców.

Często powierzchowne podobieństwo narządów u różnych organizmów bierze się stąd, że narządy te, pomimo odmiennego pochodzenia, zostały przystosowane do pełnienia tej samej funkcji. Noszą one nazwę **narządów analogicznych**, natomiast zbieżną ewolucję prowadzącą do ich powstania nazywamy **konwergencją**. Narządami analogicznymi są, na przykład, skrzydła ptaków i owadów oraz oczy kręgowców i głowonogów. W tym ostatnim przypadku podobieństwo budowy, narzucone przez funkcję widzenia, jest ogromne (rycina 6.3).



RYCINA 6.3. Plan budowy oka - wspólny dla kręgowców i głowonogów (u góry). Szczegółowa budowa siatkówki (na dole) ujawnia wyraźne różnice. U kręgowców połączenia nerwowe odchodzą od komórek światłoczułych w kierunku do wnętrza gałki ocznej, przez co „przesłaniają widok” i tworzą ślepa plamkę w miejscu, gdzie łączą się w nerw wzrokowy. U głowonogów połączenia nerwowe komórek światłoczułych odchodzą w kierunku od wnętrza gałki ocznej, przez co nie leżą na drodze promieni świetlnych i nie tworzą ślepej plamki.

Możemy tu wyróżnić takie same główne elementy składowe oka (soczewka, rogówka, tęczęwka, siatkówka), tak samo wobec siebie ułożone. Na jakiej zatem podstawie twierdzimy, iż oczy u tych grup nie są narządami homologicznymi? Nie możemy używać tu argumentu, że głowonogi i kręgowce są bardzo odległe ze sobą spokrewnione, albowiem to właśnie na podstawie obecności narządów homologicznych mamy wnioskować o pokrewieństwie. Oczywiście fakt, że wszystkie inne narządy u obu tych grup są całkowicie do siebie niepodobne, daje do myślenia, ale tylko przy założeniu istnienia ewolucji, którego właśnie mamy dowieść. Decydujące jest więc kryterium wzajemnego przestrzennego rozłożenia części **nie wynikające z pełnionych funkcji** (podobny kształt i ułożenie przestrzenne gałki ocznej, soczewki, tęczęwki, siatkówki itd. wynika z praw optyki) oraz kryterium rozwoju embrionalnego. Gdyby okazało się, że oko kręgowca i głowonoga jest pod każdym względem identyczne, byłoby to zaprzeczeniem ewolucji (porównaj dyskusję o falsyfikowalności ewolucjonizmu we wstępie do tego rozdziału), wydaje się bowiem skrajnie nieprawdopodobne, aby przez czysty przypadek wszystkie nieistotne funkcjonalnie szczegóły budowy i rozwoju oka u obu tych grup były takie same.

Tak jednak nie jest - po bliższym przyjrzeniu się można stwierdzić, że zarówno rozwój embrionalny, jak i szczegóły budowy narządu wzroku kręgowców i głowonogów są odmienne. O ile u tych pierwszych oko wyodrębnia się z mózgu, stanowi jego „wypustkę”, to u drugich powstaje na drodze wpuklenia się naskórka. Odmienne są także szczegóły budowy siatkówki (rycina 6.3). Podczas gdy u kręgowców połączenia nerwowe (neurony i ich wypustki) odchodzą od komórek światłoczułych do wnętrza gałki ocznej, to u głowonogów sytuacja jest odwrotna - połączenia nerwowe kontaktują się z komórkami światłoczułymi od strony zewnętrznej. Rozwiązanie zastosowane przez głowonogi jest lepsze pod względem konstrukcyjnym, bowiem u nich połączenia nerwowe nie leżą na drodze promieni świetlnych, a zbiegając się pod warstwą komórek światłoczułych (nie zaś nad nią, jak u kręgowców) nie tworzą ślepej plamki, stanowiącej „martwy obszar” na polu widzenia siatkówki. Przykład ten pokazuje dobitnie, że będący kręgowcem człowiek, pomimo że góruje nad innymi zwierzętami złożonością swego mózgu, wcale nie jest wśród nich najlepiej zbudowany pod każdym względem.

Innym dowodem oferowanym przez anatomię i morfologię, świadczącym niezbicie na rzecz ewolucji biologicznej, są **narządy szczątkowe**. Jeżeli pewien narząd zostanie rozwinięty jako przystosowanie do jakiegoś środowiska lub trybu życia i po zmianie tego środowiska (trybu życia) przestanie być potrzebny, to proces ewolucyjny doprowadzi do jego redukcji, aby zminimalizować koszty energetyczne ponoszone podczas wytwarzania i „utrzymywania przy życiu” tego narządu. Może on jednak nie ulec zupełnemu zanikowi, albo dlatego, że ewolucja po prostu jeszcze nie „zdążyła” go całkowicie wyeliminować, albo ponieważ koszty energetyczne wytwarzania go w postaci szczątkowej są znikome. Tak czy owak, narządy szczątkowe są zupełnie niefunkcjonalne, nie można więc tłumaczyć ich obecności przydatnością dla organizmu. Przykładem takich narządów u człowieka jest wyrostek robaczkowy, owłosienie ciała, kość ogonowa i mięśnie poruszające uszami. U innych organizmów mogą to być: skrajnie zredukowana miednica i kości kończyn tylnych u wielorybów i węży lub też bardzo uproszczone oczy u kreta.

Jedynie rozsądne wytłumaczenie istnienia narządów szczątkowych oferuje teoria ewolucji. Albo bowiem przodkowie węży i wielorybów używali tylnych kończyn w celach lokomocyjnych, a przodkowie kretów nie żyli pod ziemią i posługiwali się wzrokiem, a zatem wspomniane zwierzęta na skutek zmian ewolucyjnych, które przeszły, różnią się od swoich przodków, zachowawszy „pamiętkę” po swojej przeszłości właśnie w postaci narządów szczątkowych, albo też odrzucamy ewolucję i wtedy istnienie całkowicie bezużytecznych narządów staje się pozbawione jakiegokolwiek sensu.

6.6 Dowody z embriologii

Już wcześniej zauważyliśmy, że w świecie organizmów żywych znaleźć można odpowiedniki praktycznie wszystkich najwcześniejszych stadiów rozwoju embrionalnego zwierząt. Oto przykłady organizmów reprezentujących kolejne stadia zarodkowe:

- organizmy jednokomórkowe - *Protista* (pierwotniaki, glony, drożdże) - stadium **zygoty**, czyli zapłodnionej komórki jajowej;
- *Gonium* (4 komórki), *Uva* (8 komórek), *Pandorina* (16 komórek), *Eudorina* (32 lub 64 komórki) – stadium **moruli**, czyli zbitej masy kilku do kilkudziesięciu komórek; co prawda organizmy te (a także przedstawiony w następnym punkcie *Volvox*) należą do „roślinnych” (posiadających chloroplasty) wiciowców kolonijnych, ale podobne formy mogły też występować wśród przodków zwierząt tkankowych; poza tym, rozgraniczenie na świat roślinny i zwierzęcy wśród jednokomórkowych eukariontów (*Protista*) nie jest ostre;
- toczek (*Volvox*) - stadium **blastuli**, czyli kulistej sfery zbudowanej z pojedynczej warstwy komórek, wypełnionej pustą jamą - blastocelem;
- tułbia (*Hydra*) oraz inne jamochłony - stadium gastruli, czyli dwuwarstwowego worka zbudowanego z wewnętrznej warstwy komórek (endodermy) oraz warstwy zewnętrznej (ektodermy).

Powyższe podobieństwa sugerują, że rozwój embriologiczny (ontogeneza) może do pewnego stopnia odzwierciedlać historię ewolucji (filogenezę). Przypuszczenie to wspierają inne fakty z przebiegu embriogenezy zwierząt, w tym także człowieka. We wczesnym okresie zarodek ludzki wykazuje szereg cech rybich. Posiada on mianowicie szczeliny skrzelowe, umięśniony ogon oraz serce złożone z jednego przedsionka i jednej komory. Później embriion człowieka nabiera cech płazich, gadzich, ssaczy, a wreszcie małpich (do tych ostatnich należy owłosienie ciała oraz jego proporcje). Stadium „rybie” jest wspólne dla wszystkich kręgowców. Im bliżej są ze sobą spokrewnione organizmy, tym później drogi ich rozwoju zarodkowego rozchodzą się (na tym późniejszych etapach ich zarodki zaczynają się różnić pomiędzy sobą). Na podstawie tych faktów Heackel zaproponował w roku 1866 tzw. **prawo biogenetyczne**, zwane też **rekapitulacją**. Stwierdzało ono, że rozwój zarodkowy (ontogeneza) jest powtórzeniem rozwoju ewolucyjnego (filogenezy). Dzisiaj uważamy ten pogląd za nieco uproszczony i wolimy mówić, że w rozwoju embrionalnym powtórzone zostają pewne cechy zarodków naszych przodków, nie zaś osobników dorosłych. Poza tym, zarodki wytwarzają wiele przystosowań służących im wyłącznie do przeżycia i rozwoju, takie jak błony płodowe, które nie mają nic wspólnego z cechami przodków.

Analogia pomiędzy przebiegiem rozwoju embrionalnego i ewolucyjnego świadczy o dwóch rzeczach. Po pierwsze, bardzo silnie wspiera tezę o istnieniu ewolucji. Jeżeli człowiek został w jakiś sposób z góry jednorazowo „zaplanowany”, to po co miałby w swoim rozwoju przechodzić przez stadium ze szczelinami skrzelowymi i ogonem? Nikt przecież nie zaczyna obecnie budowy samochodów od stadium bryczki! (pierwsze samochody wyglądały po prostu jak bryczka z wstawionym do niej silnikiem). Dzieje się tak, ponieważ każdy nowy model samochodu można zaprojektować od samego początku. Natomiast rozwój organizmów żywych sugeruje, że ich plany budowy nie zostały utworzone zupełnie niezależnie, ale że „receptury” konstrukcyjne jednych organizmów powstały poprzez modyfikację i wzbogacenie o pewne nowe elementy „receptur” konstrukcyjnych innych (wcześniejszych) organizmów. Tak się bowiem „przypadkiem” składa, że skrzela i ogon występują u organizmów, które skądinąd uważamy za naszych przodków, a mianowicie u ryb. Drugim wnioskiem płynącym z podobieństwa ontogenezy i filogenezy jest potwierdzenie dyskutowanej wcześniej cechy kumulatywności ewolucji, polegającej właśnie na dobudowywaniu nowego na bazie tego, co już jest.

Logicznym wnioskiem z ewolucji byłoby, że jeśli jakaś cecha powstała u dwóch grup niezależnie, to doszło do tego już po rozdzieleniu się linii ewolucyjnych tych grup. Jak widzieliśmy wcześniej, pierwo- i wtórouste ewoluowały oddzielnie już od stadium gastruli, ponieważ w sposób odmienny (a zatem musiało się to odbyć niezależnie) „rozwiązały” one problem „przebicia” drugiego otworu w worku gastruli i utworzenia „drożnego” przewodu pokarmowego - u pierwoustych prągnęła przekształcić się w otwór gębowy, zaś u wtóroustych - w odbył. Jeżeli ewolucja rzeczywiście zachodzi, to wszystkie cechy, które u tych grup wykształciły się później, także powinny powstać niezależnie. Mamy wiele dowodów, że tak rzeczywiście było. Już trzeci listek zarodkowy (mezoderma) i jama ciała tworzy się odmiennie w rozwoju zarodkowym pierwo- i wtóroustych, co świadczy, że powstały one u nich niezależnie w czasie filogenezy. U tych pierwszych mezoderma pochodzi od grupy komórek wyodrębnionych w bardzo wczesnej fazie embriogenezy, zaś jama ciała (coeloma) tworzy się przez rozwarstwienie mezodermy. U drugich, mezoderma powstaje jako parzyste pęcherzyki, które „odpączkują” od ścian przewodu pokarmowego; wewnątrz tych pęcherzyków wypełnia jama ciała. U pierwoustych serce powstaje powyżej przewodu pokarmowego, a układ nerwowy - poniżej, podczas gdy u wtóroustych jest dokładnie odwrotnie (układ nerwowy tworzy się po stronie grzbietowej, a serce - brzusznej). Układy te zatem, a nawet trzeci listek zarodkowy - mezoderma, nie są u wymienionych grup zwierząt tworami „homologicznymi”, ponieważ powstały niezależnie później, niż żył ich ostatni wspólny przodek. Choć może się to wydać dziwne, z takimi organizmami pierwoustymi, jak owady czy mięczaki, nie mamy wspólnego nic, co byłoby późniejsze od stadium gastruli. Wszystkie przytoczone wyżej fakty znajdują doskonałe wyjaśnienie w obrębie teorii ewolucji, zaś bez niej pozostałyby całkowicie niezrozumiałe.

6.7 Dowody z *biochemii*

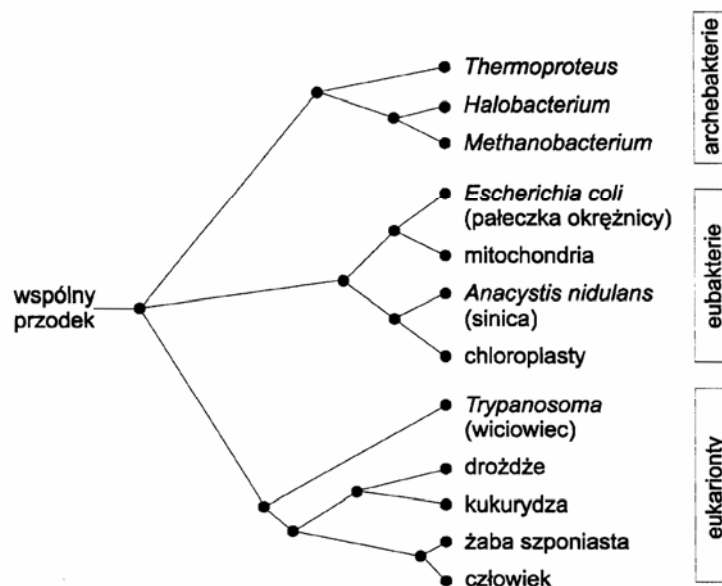
W rozdziale 2 omówione zostały mutacje, które zachodzą w genomach wszystkich organizmów żywych, w wyniku czego ulega zmianie sekwencja nukleotydów w DNA. Prowadzi to często (choć nie zawsze, ze względu na cechę degeneracji kodu genetycznego) do zmiany sekwencji aminokwasów w białkach kodowanych przez odcinki DNA (geny), w których zaszła mutacja. Ponieważ częstotliwość mutacji w jednostce czasu jest dla określonych genów z grubsza stała, istnieje proporcjonalna zależność pomiędzy czasem, jaki upłynął, a ilością nagromadzonych mutacji. Od momentu rozejścia się linii ewolucyjnych prowadzących od wspólnego przodka do jakichś dwóch organizmów, w każdej z tych linii mutacje będą się gromadziły zupełnie niezależnie i przypadkowo. W wyniku tego, z czasem sekwencje nukleotydów w DNA i aminokwasów w białkach tych organizmów zaczną się coraz bardziej różnić, zarówno od odpowiednich sekwencji ich wspólnego przodka, jak i pomiędzy sobą. Zatem, jeżeli teoria ewolucji jest słuszna, podobieństwo składu genów i białek dwóch dowolnych organizmów powinno odzwierciedlać ich pokrewieństwo (organizmy uważamy za tym bardziej spokrewnione, im później rozeszły się ich drogi ewolucyjne).

Podstawą powyższego rozumowania jest założenie, iż mutacje gromadzą się w sposób przypadkowy. Uważamy tak, ponieważ większość mutacji "tolerowanych" przez ewolucję to mutacje neutralne, a więc nie posiadające znaczenia funkcjonalnego (np. dlatego, że zmieniają skład aminokwasowy w mało ważnych partiach białek). Mutacje szkodliwe są eliminowane, natomiast mutacje korzystne występują bardzo rzadko, jako że sekwencje aminokwasów w istotnych regionach białek (np. centrach aktywnych) są już z reguły prawie optymalne i trudno byłoby tam coś ulepszyć. Gdyby przeważały mutacje korzystne, istniałoby niebezpieczeństwo, że podobieństwo pomiędzy DNA i białkami różnych organizmów będzie

skutkiem zbieżnej ewolucji (konwergencji), „ulepszającej” funkcję poszczególnych białek, a nie wynikiem rzeczywistego pokrewieństwa. Znamienne wydaje się, że ważne funkcjonalnie regiony białek cechuje z reguły duża „konserwatywność” ewolucyjna i przez to są one bardzo podobne u różnych organizmów.

Współczesna biologia molekularna pozwala na określanie sekwencji nukleotydów w DNA oraz aminokwasów w białkach, tak że powyższe przewidywanie teorii ewolucji mogło zostać sprawdzone. W razie stwierdzenia istotnych rozbieżności pomiędzy tym, czego należałoby oczekiwać, a stanem faktycznym, teoria ewolucji zostałaby sfalsyfikowana.

Jednakże stało się inaczej. Drzewa rodowe odtworzone na podstawie porównania sekwencji nukleotydów w DNA i aminokwasów w białkach pokrywają się praktycznie idealnie z drzewem ewolucyjnym zbudowanym wcześniej na podstawie cech morfologicznych, anatomicznych, embriologicznych itd. Jako przykład może służyć rycina 6.4, przedstawiająca pokrewieństwa kilku przedstawicieli głównych grup całego świata żywego oparte na sekwencji nukleotydów w genie kodującym jeden z trzech rodzajów rybosomalnego RNA, a mianowicie 16SrRNA.



RYCINA 6.4. Drzewo rodowe organizmów żywych sporządzone na podstawie podobieństwa sekwencji nukleotydów w genach kodujących ich 16SrRNA. Cały świat żywy dzieli się na trzy wyraźne grupy: archebakterie i eubakterie (razem zaliczane do prokariotów) oraz eukarionty. Mitochondria i chloroplasty łączy zdecydowanie bliższe pokrewieństwo z eubakteriami (do których należą także sinice), niż z eukariontami, których obecnie są częścią.

Widoczny jest tu wyraźny podział świata żywego na trzy główne grupy (archebakterie, eubakterie i eukarionty), przy czym mitochondria i chloroplasty, zgodnie ze swoim pochodzeniem, wykazują największe podobieństwo do eubakterii (do których należy większość bakterii oraz sinice). Z kolei, w obrębie np. eukariontów, zwierzęta są najbliższej spokrewnione z innymi zwierzętami, kręgowce z kręgowcami itd.. Bardzo podobne drzewa ewolucyjne, obejmujące dużo większą liczbę gatunków, zbudowano na podstawie badania sekwencji aminokwasów w cytochromie c i globinach. Pokazały one, że na przykład ssaki łączy bliższe podobieństwo biochemiczne z innymi ssakami, niż z jakimkolwiek innymi organizmami. Dotyczy to w równym stopniu także wszystkich pozostałych badanych jednostek systematycznych.

Metody określania pokrewieństwa różnych organizmów oparte na porównywaniu sekwencji nukleotydów w DNA oraz aminokwasów w białkach są o wiele bardziej

obiektywne od innych metod. Przy badaniu podobieństw anatomicznych i morfologicznych istnieje niebezpieczeństwo arbitralnego, dowolnego podziału przez badacza cech na bardziej i mniej ważne oraz przecenienia podobieństw powierzchniowych, wynikających z konwergencji. Nie ma natomiast „mniej lub bardziej ważnych” mutacji neutralnych, a przy ich użyciu „odległość ewolucyjną” dzielącą dwa gatunki można wyrazić w sposób ścisły i ilościowy, po prostu podając liczbę podstawień nukleotydów lub aminokwasów, którymi różnią się rozpatrywane gatunki. Oczywiście, im większa liczba genów i białek zostanie użyta do konstrukcji drzewa rodowego, tym wierniej drzewo to będzie odzwierciedlało rzeczywisty przebieg ewolucji.

6.8 Dowody z biogeografii

Biogeografia jest nauką zajmującą się rozmieszczeniem rozmaitych form żywych na kuli ziemskiej, zasięgiem występowania poszczególnych gatunków, zróżnicowaniem populacji danego gatunku na całym terenie jego występowania oraz podobnymi problemami. Również ta dziedzina byłaby bezradna bez teorii ewolucji - mogłaby jedynie opisywać fakty, lecz nie potrafiłaby ich wyjaśniać.

Pamiętamy z rozdziału 2, jak istotną rolę w procesie specjacji (powstawania nowych gatunków) odgrywała izolacja geograficzna. Bariery geograficzne, ograniczające przepływ genów pomiędzy dwoma populacjami tego samego gatunku, nie pozwalają na ich genetyczne ujednoczenie, co sprzyja rozbieżnej ewolucji. Dodatkowo, ewolucja przebiega zdecydowanie szybciej w bardzo małych populacjach, co jest efektem dryfu genetycznego. Z tego powodu należałoby oczekiwać, że ilość gatunków na terenach zróżnicowanych środowiskowo, podzielonych na szereg małych, częściowo lub całkowicie izolowanych od siebie enklaw, powinna być generalnie rzecz biorąc większa, niż na terenach monotonych, mało urozmaiconych (oczywiście biorąc poprawkę na względną powierzchnię tych obszarów).

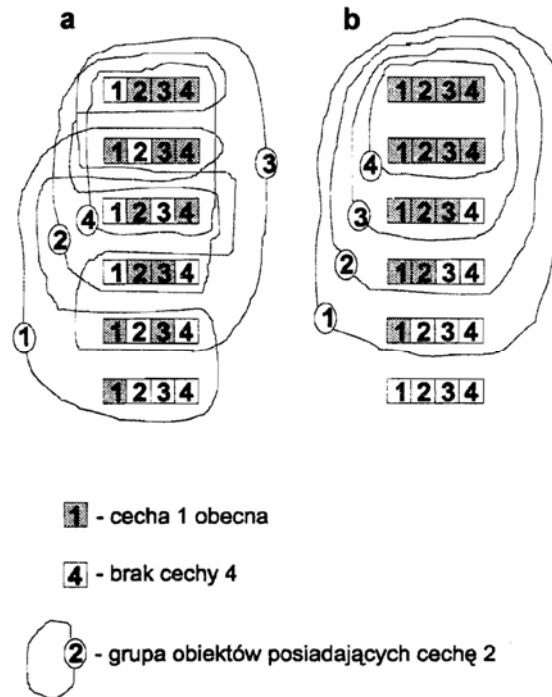
Tezę tę zdecydowanie potwierdzają dane biogeograficzne. Liczba gatunków roślin i zwierząt w terenach górskich (doliny poprzedzielane grzbietami) jest, uwzględniając względną powierzchnię, znacznie większa, niż na równinach, na archipelagach wysp - niż na lądzie stałym, zaś w wodach słodkich (składających się z wielu jezior, rzek i strumieni) - niż w morzach i oceanach.

Zasięgu geograficznego wielu grup roślin i zwierząt nie można byłoby wytłumaczyć bez przyjęcia, że powstały one w pewnym konkretnym miejscu i czasie, a ich nieobecność na innych obszarach, na których potencjalnie mogłyby świetnie egzystować, wynika z istnienia różnych barier geograficznych. Stekowce oraz torbacze do dziś żyją w Australii, ponieważ kontynent ten oddzielił się od innych, zanim zdążyły go zasiedlić ssaki łożyskowe, które, jako ogólnie sprawniejsze, skutecznie wyparły wymienione grupy z innych kontynentów. Izolacja Australii musiała więc nastąpić przed powstaniem zaawansowanych ssaków łożyskowych, co potwierdzają dane geologiczne. O tym, że ssaki łożyskowe rzeczywiście mają zdecydowaną przewagę, świadczą przywiezione do Australii przez człowieka króliki, które rozmnożyły się na niespotykaną skalę, wygrywając rywalizację z miejscowymi torbaczami. Podobnie, małpy wąskonosy występują w Afryce i Azji Południowo-Wschodniej, ponieważ każda z tych grup tam właśnie powstała, gdzie żyje obecnie i Atlantyk okazał się dla nich zbyt trudną barierą do przebycia. Wreszcie, fakt występowania magnolii i aligatorów jedynie w Ameryce Północnej i w Chinach można wyjaśnić tym, że lądy te były kiedyś ze sobą połączone, a później (kiedy już powstały wspomniane organizmy) rozdzieliły się na skutek dryfu kontynentów.

6.9 Dowody z taksonomii

Jak to się dzieje, że poklasyfikowanie całego świata żywego w obrębie jednego, zwartego systemu, czym zajmuje się taksonomia, jest w ogóle możliwe? Dlaczego tak łatwo i naturalnie da się łączyć grupy bardzo podobnych gatunków w rodzaje, te zaś w rodziny, rzędy, gromady i typy? Dlaczego wieloryba zaliczamy do ssaków razem z człowiekiem, chociaż ze względu na wodny tryb życia jest on zewnętrznie podobny do ryby? Z jakiego powodu najrozmaitsze cechy mają silną skłonność do współwystępowania u organizmów razem z innymi cechami, jak na przykład pokrycie ciała sierścią zawsze związane jest ze stałocielnością, posiadaniem trzech kosteczek słuchowych, obecnością gruczołów mlecznych, brakiem jąder komórkowych w erytrocytach (czerwonych ciałkach krwi) oraz zróżnicowaniem zębów na siekacze, kły przedtrzonowce i trzonowce (są to oczywiście wszystkie cechy ssaków)? Gdyby rozmaite cechy były wymieszane bezładnie u różnych organizmów, te ostatnie można by klasyfikować na nieskończoną ilość różnych sposobów, ale żaden z nich nie wydawałby się najlepszy. Na przykład domy możemy podzielić na drewniane i murowane, duże i małe, ze spadzistym lub płaskim dachem, ale wybór odpowiedniego kryterium wydaje się całkowicie dowolny. Nigdy nie dałoby się „z całą pewnością” rozstrzygnąć, czy drewniany dom jest bardziej podobny do murowanego domu, czy też do drewnianej stodoły. Dlaczego nie mamy takich problemów z określeniem wzajemnego pokrewieństwa wieloryba, ryby i człowieka?

Oczywiście, odpowiedzią na wszystkie postawione pytania jest ponownie teoria ewolucji. Cechy organizmów żywych nie są wymieszane bezładnie, ponieważ cechy wspólne organizmy dziedziczą po wspólnych przodkach. Im bliżej współczesności żył przodek jakiejś grupy, tym więcej cech wspólnych mają należące do niej organizmy. Linie ewolucyjne rozgałęziały się, lecz nigdy nie łączyły na powrót - nie istnieje przepływ genów pomiędzy różnymi gatunkami lub wyższymi jednostkami systematycznymi; jeżeli dane dwa gatunki raz już sobie powiedziały: „do widzenia”, ich geny nigdy więcej się nie spotkają (nie jest to do końca prawdą u drobnoustrojów, gdzie istnieje tak zwany „horyzontalny transfer genów”). Dlatego wspólne cechy gromady są bardziej ogólne, niż wspólne cechy rzędu, jeszcze więcej cech wspólnych mają organizmy w obrębie jednej rodziny, rodzaju, aż wreszcie - gatunku. Im później dane dwa organizmy powiedziały sobie „do widzenia” w porozgałęzianej historii życia, tym więcej cech je łączy. Dlatego też cechy (homologiczne, choć niekoniecznie analogiczne) organizmów w naturalnym systemie klasyfikacji układają się z reguły w sposób hierarchiczny, a nie chaotyczny. Oznacza to, że jeżeli wszystkie organizmy posiadające jakąś cechę umieścimy wewnątrz kręgu oznaczającego tę cechę, tak jak na rycinie 6.5, to kręgi dla poszczególnych cech nie będą się przecinać, lecz jeden będzie zawsze leżał wewnątrz drugiego (porównaj także dyskusję o taksonomii kladystycznej w rozdziale 3 oraz rycinę 3.6).



RYCINA 6.5. Dwa rodzaje rozkładu czterech przykładowych cech (1, 2, 3, 4) w zbiorze sześciu obiektów (A, B, C, D, E, F), (np. organizmów żywych, domów, etc.): a - rozkład chaotyczny, b - rozkład hierarchiczny. Zamknięte linie oznaczone numerami ograniczają grupy obiektów posiadających cechę o danym numerze. Chaotyczny rodzaj rozkładu cech nie rządzi się żadnymi regułami; w tym przypadku linie ograniczające grupy obiektów posiadających poszczególne cechy wielokrotnie się przecinają. W rozkładzie hierarchicznym, gdy obiekt posiada cechę o niższym numerze (np. 2), to zawsze posiada cechę o wyższym numerze (np. 3), przez co grupy o niższych numerach zawierają w sobie grupy o wyższych numerach, a ograniczające je linie nie przecinają się.

Na przykład, wszystkie zwierzęta posiadające kręgosłup są także wtórouste (choć oczywiście relacja odwrotna nie zachodzi - szkarłupnie, które są wtórouste, nie posiadają kręgosłupa), zatem zbiór zwierząt kręgowych będzie się zawierać w zbiorze organizmów wtóroustych. Właściwości tej nie będą wykazywać na przykład cechy domów. Domy bowiem powstały inaczej, niż organizmy żywe - często są one mieszanką rozmaitych stylów, materiałów, pomysłów itd. Projektant domów może dowolnie mieszać ich cechy, o ile dopuszczają to wymogi funkcjonalności, lecz poza tym nic go nie ogranicza. Natomiast organizmy żywe są w dużej mierze ograniczone swoją historią, sięgającą prawie 4 miliardy lat wstecz, aż do samych początków życia na Ziemi. Każda z istot żywych, w tym także człowiek, do dzisiaj nosi tę historię w sobie. „Pamiętkami” po przeszłości ewolucyjnej człowieka, zarówno tej najstarszej, jak i całkiem niedawnej, jest kod genetyczny, wspólny dla całego świata żywego, skład biochemiczny, budowa komórkowa, wtóroustość, cztery kończyny czy też wysoko rozwinięty mózg. W przeszłości nasz gatunek przeciwstawiano całej reszcie świata żywego, jako coś całkowicie odmiennego i nieporównywalnego. Dzisiaj wiemy, że z biologicznego punktu widzenia szympan jest znacznie bliższy człowiekowi, niż koniowi, ten ostatni ma o wiele więcej wspólnego z człowiekiem, niż z ziemniakiem, ziemniak zaś jest z nami bardziej skoliigacony, niż z bakterią. Ta ogromna zmiana naszego światopoglądu na temat miejsca człowieka w świecie możliwa była przede wszystkim dzięki teorii ewolucji naturalnej.

Zakończenie

Mam nadzieję, że niniejsza książka, a w szczególności jej ostatni rozdział, zdołały przekonać Czytelnika, że teoria ewolucji istotnie stanowi główną oś całej biologii, scalającą inne dziedziny tej nauki w jedną spójną całość. W istocie, ewolucja jest wszechobecna w nauce o życiu do tego stopnia, że jakiegokolwiek problemu byśmy nie poruszyli, zawsze będzie on posiadał jakiś istotny aspekt ewolucyjny i domagał się naświetlenia w kontekście teorii ewolucji. Ta ostatnia jest w stanie zaoferować jedyne naukowe wyjaśnienie całego ogromnego zróżnicowania organizmów żywych, a także charakterystycznych dla nich cech, zarówno tych stanowiących „celowe” przystosowania do ich środowiska oraz trybu życia, jak i pozostałych, nie znajdujących żadnego racjonalnego uzasadnienia poza ewolucyjną przeszłością. Żeby raz jeszcze uzmysłowić, jak bardzo cała biologia przesiąknięta jest historią świata żywego, przypomnę kilka z tych stanowiących ewolucyjne dziedzictwo cech:

- cały skomplikowany system powielania i odczytu informacji genetycznej (DNA, RNA, białka, kod genetyczny, rybosomy itd.) jest wspólny dla wszystkich znanych nam organizmów żywych;
- zawartość jonów nieorganicznych we wszystkich żywych komórkach (także u organizmów słodkowodnych i lądowych) odzwierciedla skład wody morskiej, w której miały najprawdopodobniej miejsce narodziny życia;
- rozwój zarodka człowieka przechodzi przez stadium zygoty, moruli, blastuli i gastruli, a później wykazuje kolejno cechy zarodka ryby, płaza, gada, ssaka, a w końcu małpy;
- ogólny plan budowy narządów homologicznych jest zbliżony; istnieją narządy szczątkowe, nie pełniące obecnie żadnych funkcji;
- podobieństwo immunologiczne, określane przy pomocy wyników prób serologicznych, odzwierciedla pokrewieństwo pomiędzy różnymi gatunkami; przeciwciała osobnika jednego gatunku tym silniej rozpoznają białka osocza krwi innego gatunku jako obce antygeny, im dalej oba gatunki są spokrewnione (mówimy, że obce antygeny rozpoznawane są tym silniej, im niższe ich stężenie wystarczy do ich strącania przez przeciwciała);
- to samo dotyczy relacji pomiędzy pokrewieństwem organizmów a ich podobieństwem biochemicznym, wyrażonym zbieżnością sekwencji nukleotydów w DNA i aminokwasów w białkach;
- obecne rozmieszczenie geograficzne roślin i zwierząt sugeruje, że powstały one w pewnym miejscu i czasie w przeszłości.

To tylko bardzo nieliczne z przykładów (w większości omówione zresztą wcześniej na kartach tej książki). Dlatego proponuję Czytelnikowi, by zapoznając się z pozostałymi działami biologii (w ramach nauki lub po prostu z ciekawości) spróbował zrozumieć je właśnie pod kątem ewolucji organizmów żywych. Jeżeli książka ta spowoduje, że choć czasem uda mu się dostrzec pewną zrozumiałą całość, racjonalny przyczynowo-skutkowy porządek tam, gdzie przedtem widział tylko zespół suchych faktów, jej zadanie zostanie spełnione. Intelktualne piękno teorii ewolucji bierze się przede wszystkim stąd, że pokazuje ona, jak „celowość”, czy nawet „mądrość” przyrody ożywionej wyłania się jako efekt współgrania ślepych sił, nie posiadających żadnego celu lub sensu, opartych na kilku podstawowych mechanizmach oraz na przypadku. Gdyby udało mi się zaszczepić Czytelnikowi bakcyła tego piękna, byłoby to dla mnie nie mniejszą satysfakcją, niż pomoc w opanowaniu określonego zakresu wiedzy.