

Walenty MOSKWA

## KONTROWERSJE W EWOLUCJONIZMIE

„Żaden wszechstronnie zorientowany naukowiec nie ośmieli się twierdzić, że teoria ewolucji w jej obecnej postaci nie będzie wzbudzała wątpliwości ani wymagała poprawek”.

P. Medawar i J. Medawar w „Current ideas of biology”, 1977 r.

Ewolucjonizm jest, jak dotychczas, dziedziną biologii bez praktycznego zastosowania i spełnia raczej rolę „przyrodniczego wyznania wiary”. Toteż sięga się do ewolucjonizmu po argumenty najczęściej w przypadku zaostrezenia się sporów filozoficznych bądź światopoglądowych. Niestety dzisiejszy ewolucjonizm niezbyt nadaje się do roli superarbitra naukowego, ponieważ sam jest wewnętrznie podzielony i skłócony.

W okresie powojennym przewinęło się przez fachowe czasopisma biologiczne ponad 20 zmodyfikowanych wersji teorii ewolucji. Ten zmasowany nacisk reformistyczny na klasyczną doktrynę darwinowską sprowokował M. Ruse do napisania książki pod znamienym tytułem: „Obrona darwinizmu: przewodnik po kontrowersjach ewolucyjnych”, 1982 r. [34].

Co prawda większość wspomnianych teorii alternatywnych miała charakter „propozycji racjonalizatorskich” uzupełniających tylko zasadniczą doktrynę. Jednak z spośród nich, a mianowicie tzw. „punctuacionizm” (teoria przerywanych równowag) S. Goulda i N. Eldredge’a, następnie „kładystyka” W. Henninga oraz „teoria epigenetyczna” C. H. Waddingtona oznaczają b. poważną rewizję założeń darwinizmu nawet w jego unowocześnionej postaci tzw. „Nowej syntezy”. Właśnie te trzy teorie stanowią aktualnie

---

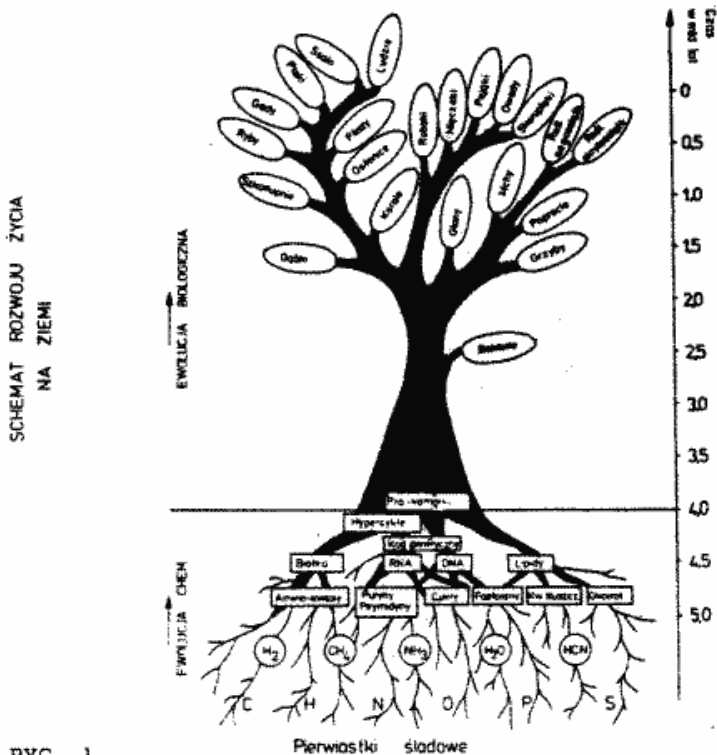
\*UWAGA: Tekst został zrekonstruowany przy pomocy środków automatycznych; możliwe są więc pewne błędy, których sygnalizacja jest mile widziana (obi@opoka.org). Tekst elektroniczny posiada odrębną numerację stron.

główny „front odmowy” wobec neo-darwinizmu [7, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 28, 41, 41].

Tymczasem napływ dalszych koncepcji bynajmniej nie ustaje, wciąż można napotkać w bieżącym piśmiennictwie spory i dyskusje na tematy ewolucyjne, a wszystko to razem świadczy o niedostatkach podstawowej teorii ewolucji [22, 23, 24, 25, 26, 31, 35, 43].

### Przebieg ewolucji wg danych paleontologii

Aby wyrobić sobie racjonalny pogląd na problematykę ewolucyjną i związane z nią kontrowersje, zrobmy mały „remanent faktów” i uprzytomnijmy sobie najpierw, jaki obraz rozwoju życia na Ziemi roztacza przed nami paleontologia, główna dostarczycielka materiału dowodowego (ryc. 1).



RYC. 1

Obraz ten ma szereg charakterystycznych cech, które można wypunktować w skrócie następująco [9, 18, 40]:

1. Zaskakująco wczesne pojawienie się pierwszych żywych jednokomórkowców typu bakterii i sinic. Wiek Ziemi szacuje się na 4, 6 miliarda lat, tymczasem najstarsze ślady działalności życiowej mikroorganizmów np. stromatolity wapienne oraz złogi węgla organicznego powstały już 4, 2 mld lat temu, zaś najstarsze rozpoznawalne mikroskopowo komórkowe twory mają wiek obliczony na 3,8–4,0 mld lat, jak uwidacznia to Tabela I, [1, 27]. Oznaczałoby to, że na prebiotyczną (chemiczną) fazę ewolucji pozostawałoby zaledwie 0,3–0,5 mld lat.
2. Pojawienie się organizmów wielokomórkowych dopiero po ok. 2 mld lat od chwili powstania życia, tj. ok. 2, 5 mld lat temu. Przez ten niesłychanie długi okres czasu Ziemia była zasiedlona wyłącznie przez mikro organizmy.
3. Wyraźna okresowość w rozwoju życia, skorelowana w znacznej mierze z okresowością geologiczną, a polegającą na kolejnych „zmianach dekoracji” na biologicznej scenie, tj. na pojawianiu się nowych dominujących grup zwierząt i roślin, a zanikaniu starych.
4. Koewolucja przyrody żywej i nieożywionej: wytworzenie się „systemu Gea”, a więc np. biogeniczne powstanie atmosfery tlenowej oraz zbiorników wodnych włącznie z oceanami — jako skutek działalności fotosyntetycznej [19]
5. Pęd do polimorfizmu tj. do wytwarzania coraz większej liczby odmiennych gatunków (z obecnie żyjącymi ok. 4 mln).
6. Raptowne pojawienie się nowych gatunków jak i nagłe wymieranie dotychczasowych (naturalnie w skali czasu geologicznego — jako przykład wyginiecie dinozaurów i rozwój ssaków przed 65 mln lat, tzw. przełom faunistyczny).
7. Wielokrotne zagrożenie życia ziemskiego przez katastrofy ekologiczne [12]. Było ich łącznie 10, po jednej w ordowiku, dewonie, permie, triasie i kredzie oraz 4, względnie 5 w czwartorzędzie. Najbardziej znana dotknęła dinozaury, lecz razem z nimi wyginęło ponad 70% innych gatunków zwierząt, a wcześniejsze bywały jeszcze groźniejsze, gdyż ubytki sięgały czasem do 90%.

8. Ścisłe przystosowanie (adaptacja) pod względem budowy i trybu życia do warunków w danym środowisku (np. płetwy i skrzela u ryb, skrzydła u ptaków, płuca i kończyny u kręgowców lądowych itd.).
9. Rzeczywista czy może pozorna kierunkowość rozwoju (ryc. 5). Każdy następny etap w ewolucji charakteryzuje się bardziej złożoną, „doskonalszą” anatomicznie i sprawniejszą funkcjonalnie budowa organizmów żywych. Na tej zasadzie np. dzielimy zwierzęta i rośliny na „wyższe” i „niższe”. Kierunkowość zaznacza się też w postępującej psychizacji zwłaszcza u człowiekowatych.
10. Podobieństwa w budowie morfologicznej jako wyraźna sugestia pochodzenia form wyżej zorganizowanych. (tj. młodszych) od form prostszych (tj. starszych). Niestety w dokumentacji kopalnej nagminnym zjawiskiem jest brak lub niekompletność stadiów przejściowych (pozytywne wyjątki to np. praptak, ryby trzonopłetwe, przodkowie konia itp.). Daje to obraz nierównomierności nieciągłości i skokowości rozwoju (ryc. 3).
11. Występowanie oprócz ewolucji progresywnej, postępowej (ku „wyższym” formom) również przykładów ewolucji wstecznej: regresji, degeneracji, inwolucji (np. u pasożytów, u fauny jaskiniowej itd.).
12. Zastoje ewolucyjne, tj. istnienie gatunków nieewoluujących od setek milionów lat, tzw. „żywych skamieniałości”, mających przedstawicieli zarówno wśród zwierząt jak i roślin (np. drzewa ginkgo i araukaria, jaszczur tuatara, ryba latimeria i wiele innych).
13. Praktyczna (choć nie absolutna) nieodwracalność ewolucji określana jako „jeden kierunek czytania”. Zdarzające się atawizmy bądź ponowne odtwarzanie narządów utraconych w ewolucji dotyczy z reguły tylko części organizmu, ale nie ustroju w całości, poza tym owe „rekonstrukcje” nie są identyczne, lecz tylko podobne do tego co było przedtem.

Niżej postaramy się skonfrontować interpretacje neo-darwinowskie przytoczonych faktów — z propozycjami teorii alternatywnych.

#### Stanowisko neo-darwinizmu

Może być przedstawione skrótowo, gdyż jest rozpropagowane przez wszystkie podręczniki [9, 18, 34, 39]. Obecna „Nowa synteza” ewolucyjna

jest mieszaniną klasycznego darwinizmu ze współczesną genetyką populacyjną.

Przeciwnicy z obozu „punctuationistów” określają to złośliwie jako sojusz „paleo-darwinistów z neo-drosofilistami”.

Wg „Modern synthesis” [9, 34, 39] tylko 2 czynniki powodują i podtrzymują ewolucję: mutacje i selekcja (lub inaczej: zmienność osobnicza i dobór naturalny). Mutacje są źródłem nowych cech osobniczych, zaś selekcja eliminuje cechy nieprzydatne, a zachowuje cechy korzystne tzn. takie, które zapewniają lepsze przystosowanie (adaptację) do środowiska, zwiększają szansę przeżycia i zostawienia potomstwa. Mutacje są najzupełniej przypadkowe, nieprzewidywalne, „ślepe” i nieukierunkowane, i dopiero selekcja wymusza chwilowy kierunek rozwoju, który może być zmienny.

Zatem charakterystyczną cechą procesu ewolucyjnego jest utylitarny i oportunistyczny adaptacjonizm, dokonywany metodą prób i błędów i prowadzący do przeżywania najsprawniejszych czyli najlepiej przystosowanych („survival of the fittest”), ale nie mający przed sobą żadnego wytkniętego celu.

Zmienność mutacyjna polega na drobnych mikromutacjach dodających się kolejno do siebie, wskutek czego rozwój jest stopniowy, płynny, powolny i bez skoków (gradualna, addytywna mikroewolucja — wg zasady „Natura non fecit saltus”). Mechanizm mutacyjny jest wspomagany przez losową rekombinację alleli, przez dryf gębowy itp. okoliczności znane z genetyki populacyjnej.

Specjacja, czyli powstawanie nowych gatunków, dokonuje się drogą zdominowania populacji przez odmianę faworyzowaną selekcyjnie. Wymieranie gatunków jest rezultatem niemożności przystosowania się do zmienionych warunków przez gatunki zbyt wyspecjalizowane. Gatunki nowe biorą początek od przodków słabiej wyspecjalizowanych.

W całości zatem ewolucja jest dziełem sił chaotycznych, działających na zasadzie przypadku i nie ma w sobie żadnych cech planowości, kierunkowości ani celowości. Podłożem makroewolucji (tj. rozwoju na dużą skalę, z wyłączeniem jednostek taksonomicznych powyżej gatunku) jest mikroewolucja wewnątrzpopulacyjna.

Trzeba zaznaczyć, że ten zasadniczy schemat neo-darwinizmu jest pod naporem krytyki ciągle (niejako w biegu) poprawiany i retuszowany. Tak np. J. Monod doszedł do wniosku, iż należy ograniczyć nieco rolę przypadku na rzecz konieczności; Mainard Smith proponuje zastąpić tradycyjny slogan o „przeżywaniu najlepiej przystosowanych” przez „przeżywanie najbardziej

skomplikowanych” [13]; zaś E. Mayr czyni ustępstwo na rzecz teleonomii, uznając procesy zaprogramowane genetycznie za celowościowe!

## Alternatywne teorie ewolucyjne

Mechanizm ewolucji w ujęciu wymienionych na wstępie teorii alternatywnych (zwl. „punctuated equilibria”, kladystyki, teorii „fenotypowej”, „typostrofizmu” i kilku innych) przedstawia się w wielu istotnych punktach zgoła inaczej niż w ortodoksyjnym darwinizmie. Oto kilka podstawowych rozbieżności:

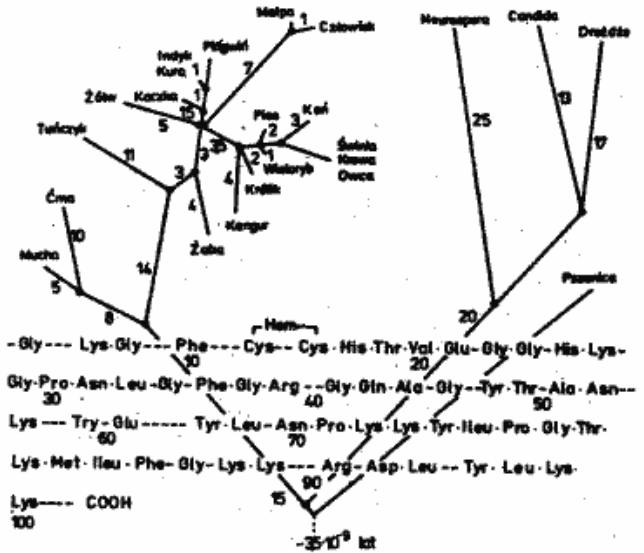
### I. Sprzeczności chronologii ewolucyjnej

Przy ustalaniu chronologii wydarzeń biologicznych można polegać bądź na tradycyjnym datowaniu geologicznym (stratygrafia, metody izotopowe), bądź skorzystać z opracowanej na początku lat 70-tych metody „zegara biologicznego” (przez R. Schwartza i M. O. Dayhoff oraz wielu innych), zwanej też „archeologią molekularną”. Ta ostatnia metoda pozwala na ustalenie, ile punktowych mutacji (tj. podstawień pojedynczych aminokwasów względnie pojedynczych nukleotydów) wydarzyło się w trakcie rozwoju filogenetycznego w cząsteczkach białka lub DNA i RNA u badanych organizmów (ryc. 2).

Liczbę mutacji przelicza się następnie na czas w milionach lat, po uprzednim „wykalibrowaniu” ich na podstawie sprawdzonego już datowania geologicznego [37].

Otóż przy rozważaniu chronologii ewolucyjnej wyłania się od razu kłopotliwy dla neo-darwinowskiej gradualnej wersji rozwoju problem krótkości czasu dla biogenezy; co unaoczni nam Tabela I [wg 27]:

Jeśli wiek kuli ziemskiej przyjmiemy na 4, 6 miliarda lat, to z tabeli wynika, iż domniemana prebiotyczna, chemiczna ewolucja musiałaby się dokończyć w ciągu 0, 3–0, 5 mld lat, co wydaje się okresem niewystarczającym. W tym czasie bowiem musiałyby się wytworzyć polimery białkowe i nukleinowe, powstać jakieś układy autokatalityczne w rodzaju Eigenowskich hipercykli ze współdziałających ze sobą matryc RNA i prymitywnych enzymów, musiałby się wykształcić obecny kod genetyczny, a następnie rozwinąć typowy dla ustrojów żywych metabolizm, który u najprostszej nawet bakterii operuje ponad 10 000 związków chemicznych, no i oczywiście musiałaby powstać pierwsze żywe protokomórki [1, 20, 27].



RYC. 2

Tabela I. Najstarsze mikrofosylia

Miejsce znalezisk	Wiek [mld. lat]
Onvervacht (Płd. Afryka) .....	3,4 – 3,5
Warawoona (Australia) .....	3,5
Isua (Grenlandia) .....	3,8 – 3,9
Aldan (Wsch. Syberia) .....	3,6 – 4,0
Fig Tree (Płd. Afryka) .....	3,3
Bulawayaya (Płd. Afryka) .....	2,7
Gunflint Chert (USA) .....	2,0
Belt (USA) .....	1,4
Katanga (Śr. Afryka) .....	0,7 – 1,0
Orgueil (meteoryty węglowe) .....	4,6

Ile na to wszystko trzeba byłoby czasu, zakładając z darwinizmem ślepa przypadkowość zdarzeń? Można to w przybliżeniu wyliczyć [1, 26, 32, 37].

Zacznijmy od DNA i RNA. Jeden gen w DNA lub jego kopia w RNA zawiera przeciętnie 1000 par nukleotydów, a ponieważ jest ich 4 rodzaje, więc jest możliwych  $4^{1000} = 10^{602}$  różnych sekwencji. Ponieważ z kolei przeciętny genom u drobnoustrojów posiada  $10^6$  (milion) par nukleotydów, więc teoretycznie będzie możliwych  $4^{1000000} = 10^{602000}$  przypadkowych ich kombinacji. Jeśliby teraz Natura wypróbowywała nawet co 1  $\mu$ sek (mikrosekundę) jedną kombinację, tzn.  $3,15 \cdot 10^{13}$ , to w ciągu 0,5 miliarda lat zostałyby wypróbowanych  $3,15 \cdot 10^{13} \cdot 0,5 \cdot 10^9 = 1,6 \cdot 10^{22}$  możliwych wariantów. Byłaby to tu zupełnie znikoma część ich ogólnej ilości (konkretnie  $1,6 \cdot 10^{22} : 10^{602000} = 1 : 10^{601977}$ !).

Jakimże więc cudem Przyroda trafiła od razu na właściwe rozwiązanie? Bo przecież przypadkowe działanie metodą prób i błędów musiałoby trwać praktycznie w nieskończoność.

Wcale nie lepsza jest sytuacja z białkami [1, 26, 32, 37]. Jeśli wziąć tylko średniej wielkości cząsteczkę białka o 100 resztach aminokwasowych i 23 różnych aminokwasach, to będzie możliwych  $23^{100}$  różnych ich uszeregować (sekwencji); lub inaczej  $10^{136}$ . Wziąwszy pod uwagę, że synteza 1 molekuly białkowej trwa przeciętnie kilka sekund (nota bene dzisiaj), to na wypróbowanie metodą loteryjną wszystkich wariantów strukturalnych potrzeba byłoby  $10^{136} : 3,15 \cdot 10^7$  sek./rok =  $10^{129}$  lat. A więc nie wystarczyłoby całego wieku Wszechświata na tę operację, gdyż nasz Kosmos trwa jak na razie  $2 \cdot 10^{10}$  lat.

Jak widać Przyroda znowu znalazła drogę „na skróty” z ominięciem przewlekłej procedury probabilistycznej — ale jak?

Stoimy przed trudnym dylematem. Czyżbyśmy mieli do czynienia z interwencją sił pozamaterialnych (co zresztą przypuszczał sam Darwin)? A może życie zostało zawleczone na Ziemię już w postaci gotowej np. przez meteoryty, jak twierdzą F. Hoyle, Ch. Wickramashinghe, H. Pflug i inni [27]? Jest jeszcze trzecia możliwość, którą wysuwają radzieccy paleontolodzy R. Balandin i W. Denisenko [1], a mianowicie, że błędnie (zbyt nisko) oceniamy wiek Ziemi i Wszechświata, sugerując się teorią Wielkiego Wybuchu (big bangu). Ich zdaniem należałoby powrócić do teorii stacjonarnego Wszechświata i koncepcji wieczności życia, a wtedy odpadałyby wszystkie matematyczne kłopoty, z biogenezą.

Skoro zabrnęliśmy już w obliczenia, to może warto nadmienić, że również dalszy przebieg ewolucji, badany metodami rachunku prawdopodobieństwa,



żadną miarą nie mieści się w ziemskich ramach czasowych — jeśli będziemy trzymali się kurczowo neo-darwinowskiego gradualnego mechanizmu ewolucji [21, 26, 32, 37].

Np. organizm człowieka posiada ok. 1 miliona ( $10^6$ ) dziedzicznych cech, czyli tyleż genów, które wytwarzały się stopniowo bądź drogą mutacji bądź powielania odcinków DNA. Jednakże mutacje dotyczące poszczególnych białek zdarzają się średnio co 4–5 milionów lat (wg. O. M. Dayhoff i wsp.), w całym organizmie raz na 1000 lat (wg. J. Haldmana) a więc już częściej, niestety korzystnych mutacji będzie wśród nich poniżej 0,1% (promila), co daje prawdopodobieństwo  $P = 10^{-4}$  (wg. R. Kaplana). Zatem proces budowania ludzkiego genotypu powinien by trwać  $10^6 \cdot 10^3 \cdot 10^4 = 10^{13}$  lat, tzn. 2000 razy dłużej niż istnieje Ziemia. A więc znowu musiało to przebiegać jakoś inaczej i szybciej.

Co prawda można spojrzeć na to zagadnienie bardziej optymistycznie, zawierzywszy M. Kimurze, który twierdzi, że mutacje mogą zdarzać się nawet co kilka lat. Jednak ma on na myśli tzw. neutralne mutacje, nie manifestujące się od razu w fenotypie, których istnienie i rola są kwestionowane. Na ogół przyjmuje się dla częstotliwości mutowania u tkankowców cyfrę  $10^{-8} - 10^{-5}$  na jeden genom i jedno pokolenie, lub inaczej  $10^{-8} - 10^{-11}$  na jeden gen na rok [21, 32], co wymaga zbyt długiego czasu, jak w przytoczonych wyliczeniach.

## II. Rozwój gradualny czy rozwój skokowy?

Dokumentacja paleontologiczna przemawia sugestywnie za ewolucją nieciągłą, przerywaną dużymi lukami w seriach wykopaliskowych, z częściowym lub zupełnym brakiem form przejściowych, owych spodziewanych ogniw pośrednich [9, 18, 22, 42]<sup>1</sup>.

Tradycyjni darwińscy nie tracą nadziei, że te brakujące ogniwa (sławetne „missing links”) zostaną kiedyś odnalezione, a na razie pawołują się na nieliczne znane formy przejściowe (jak chociażby praptak, Archeopteryx, z jaszczurzym ogonem i zębami w dziobie, jak Ichtyostega będąca łączem między rybami i płazami, czy Seymouria, która jednoczy w sobie cechy płazów i gadów itp.).

Jednak rola ewolucyjna tych form pośrednich jest niepewna, gdyż czasem pojawiają się one zbyt późno, gdy gatunki wyżej rozwinięte już od

---

<sup>1</sup>Dodatkowym kłopotem jest rewolucja w systematyce spowodowana przez kladystów, co zdezaktualizowało „drzewa filogenetyczne”, na których bazował darwinizm [10, 29].

dawna istniały (np. kopalne szczątki *Seymourii* są o 40 mln lat młodsze niż wykopaliska pierwszych gadów) [42]. Co do praptaka, to część zoologów przestaje uważać go za przodka dzisiejszych ptaków.

W filogenezie ludzkiej też ziele luka rzędu 10 mln lat pomiędzy *Ramapithek* (15 mln lat) a *Australipitekami* (3, 5 mln lat) [2, 3, 8].

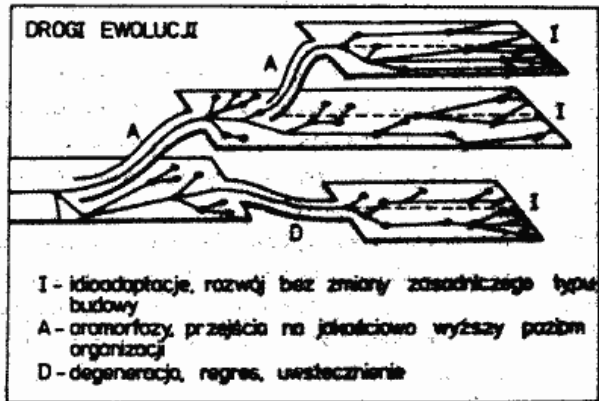
Zdaniem H. Erbena, ucznia Schindewolfa, jedyną jak na razie serią wykopaliskową bez luk, dokumentującą ciągłość rozwoju, jest historia kształtowania się muszli u kilku rodzin głowonogów — od formy wyprostowanej, poprzez hakowato zgiętą, do spiralnie zwiniętej [9].

Jest również rzeczą uderzającą, że nowe gatunki pojawiają się z reguły nagle, w dużej liczbie i różnorodności ("eksplozywnie" wg określenia Simpsona) — np. na początku kambru i na początku trzeciorzędu. Zresztą wymierają również szybko, oceniając to w skali geologicznej.

W związku z tym ewolucja przyjmuje charakter kwantowych przeskoków z niższych na wyższe poziomy organizacyjne, w sposób niespójny, z przerwami — stąd właśnie nazwa „punctuated equilibria”, co znaczy dosłownie: nieciągłe, przerywane równowagi wg terminologii S. Goulda i N. Eldredge'a [7, 11, 12, 22, 42].

„Punctuationiści” uważają, że te skoki ewolucyjne odbywają się kosztem makromutacji a nie mikromutacji i dlatego przebiegają szybko i nie pozostawiają form przejściowych (będzie jeszcze mowa o tym niżej) — co zresztą sugerowali wcześniej R. Goldschmidt i O. Schindewolf. Z kolei J. Bronowski nazywa ten proces „warstwową stabilizacją” (stratified stability) [5].

Najlepszą ilustracją tej sytuacji będzie schemat przebiegu ewolucji (ryc. 3), podany jeszcze przez A. N. Sewercowa, w formie jak gdyby prowadzących w górę schodów, gdzie każdy kolejny schodek reprezentuje nowy poziom organizacji. W obrębie każdego poziomu odbywa się jedynie rozwój ilościowy, bez większej zmiany posiadanego planu budowy i właściwości fizjologicznych ("idoadaptacje" czyli drobne przystosowania). Przejście z niższego poziomu na wyższy nazywa się tu „aromorfozą” i ma już charakter jakościowy, gdyż jest połączone bądź z zmianą zasadniczego typu budowy, bądź z nabyciem nowych właściwości biologicznych (np. przejście od jednokomórkowości do budowy wielokomórkowej, od rozmnażania wegetatywnego do rozrodu płciowego, od życia wodnego do lądowego itd.). Możliwy tu jest również regres czy degeneracja.



RYC. 3

### III. Mikromutacje czy makromutacje?

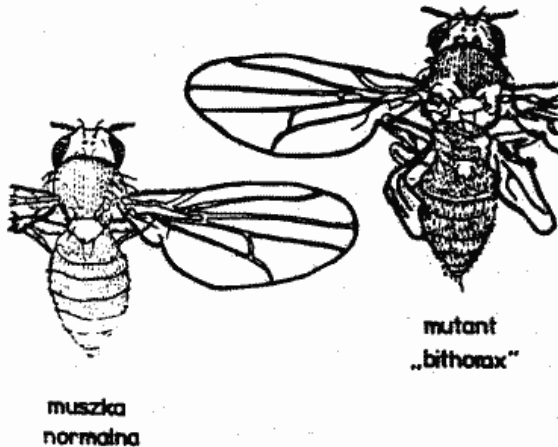
Co prawda wszyscy zgadzają się, że motorem ewolucji, jej siłą napędową są mutacje, gdyż one to wyposażają organizmy w nowe cechy, lecz panuje zasadnicza kontrowersja odnośnie charakteru tych mutacji. Drobne punktowe mutacje, dodające się w miarę upływu czasu do siebie (jeśli w ogóle okażą się selekcyjnie korzystne) wydają się mechanizmem zbyt powolnym, wymagającym zbyt długiego czasu (jak to przedstawiliśmy wyżej). Równocześnie powinny by wytwarzać mnóstwo form przejściowych, co jak wiemy nie ma miejsca.

Dlatego też w/w teorii alternatywne wypowiadają się za mechanizmem makromutacyjnym lub tzw. „positive feedback selection” [22, 30, 42, 44]. Makromutacje to najczęściej mutacje dotyczące genów regulatorowych, owych „prominentów genetycznych” decydujących o ekspresji szeregu genów podrzędnych, co daje efekt plejotropowy. Rzadziej mogą to być mutacje wielogenowe. Ich skutkiem mogą być już bardzo obszerne zmiany strukturalne, zmieniające w zasadniczy sposób budowę organizmu, ponieważ obejmują zespoły cech względnie całe programy rozwojowe w embriogenezie. Z kolei przez „Feedback selection” rozumie się dodatnie sprzężenie zwrotne pomie-

dzy nadrzędnymi genami „dyspozytorowymi” a pojedynczymi allelami, co bardzo przyspiesza proces mutowania.

Pewien szkopuł dla tej teorii stanowiła okoliczność, że eksperymentalnie jest bez porównania łatwiej uzyskiwać mikro- niż makromutacje, gdyż częstotliwość mutacji jest odwrotnie proporcjonalna do ich rozmiarów. Obecnie jednak „punctuacioniści” mogą powoływać się na spory rejestr makromutacji, wywołanych doświadczalnie zarówno na materiale roślinnym jak i zwierzęcym. Ze względu na ich wagę dowodową przytoczymy kilka przykładów takich „neomorficznych” mutacji [9, 21, 30, 32, 43].

U muszek owocowych (drosofil) otrzymano sztucznie m. in. takie mutacje jak „tetraptera” (czteroskrzydła), „tetrhaltera” (czteroprzezmiankowa), „bithorax” (o podwójnym tułowiu z podwójną parą skrzydeł i odnóży), „eyless” (bezoka) i szereg innych (ryc. 4) [21, 32].



RYC. 4

U nicieni *Cephalobellus* sp. i *Pratylenchus* sp. wywołano w warunkach laboratoryjnych mutacyjną przebudowę aparatu rozrodczego [21].

W naturze wykazano u koralowców skokowe przejście od budowy 4-cio promiennej do 6-cio promiennej droga tzw. proterogenezy [9].

Liczne neomorficzne mutacje udało się wywołać u roślin (np. u lwich pyszczków, lnicy, grochu, storczyków, lewkonii, powoju, perzu murarskiego, bobu i koniczyny). Zmiany polegały w danym razie na odmiennej budowie kielicha kwiatowego, nienormalnej liczbie i nowej formie płatków korony, nietypowej liczbie pręcików, na odmiennym rozmieszczeniu kwiatów na łodydze czyli na zmianie typu kwiatostanu, na powstaniu pełnokwiatowości u kwiatów pojedynczych, na zmianie rozdzielнопłatkowości na zrostoplatkowość lub odwrotnie, a wszystko w połączeniu ze zmianą barwy kwiatów [9, 21]. Tym przekształceniom kwiatów towarzyszyła najczęściej zmiana formy liści i pędów, całkowicie odbiegająca od właściwych danemu gatunkowi wzorów.

W/w odchylenia zdecydowanie przekraczały ramy gatunków a nawet i rodzin. Np. u mszaka wątrobowca *Marchantia* pojawiały się rozrosty tkankowe właściwe dopiero roślinom naczyniowym.

Nawet u bakterii, zmutowanych pod wpływem antybiotyków, sprawa nie ogranicza się tylko do uzyskania antybiotykoodporności, lecz następuje przebudowa błony komórkowej z przejściem od gramododatności do gramoujemności, zmienia się patogenność danego szczepu, rozmiary i kształt komórek bakteryjnych itd. [21].

Powyższe przykłady świadczą wymownie o plejotropowym i makromutacyjnym charakterze opisanych zmian i dokumentują realne występowanie makromutacji.

Do kategorii makromutacji można właściwie włączyć też tzw. ontomutacje A. Daleg'a, np. zjawisko neotenu (opóźnienie rozwoju osobniczego z zatrzymaniem go na stadium młodocianym). Neotenu odegrała przypuszczalnie decydującą rolę w ucłowieczeniu, w powstaniu rodziny ptaków strusiowatych, w rozwoju głowonogów itd. [9, 20, 43].

Dla ominięcia mitregi mikromutacyjnej Przyroda posłużyła się kilkakrotnie naszą najnowocześniejszą inżynierią genetyczną [21, 37]. Przede wszystkim dokonała się chimeryzacja komórek eukariotycznych. Obecne nasze „organelle komórkowe” (jak mitochondria, centriole, wici, chloroplasty, itd.) przeniknęły początkowo, w okresie od 1,7 do 1,1 mld lat temu, jako pasożyty wzgl. symbionty do komórek eukariotów, gdzie się zadomowiły ku ogólnemu pożytkowi. Umożliwiło to roślinom fotosyntezę, a zwierzętom cudzożywność i metabolizm oksydacyjny a więc miało istotne znaczenie ewolucyjne.

Poza tym cały czas postępowało powiększenie się ilości jądrowego DNA, bądź przez powielanie pojedynczych genów, bądź przez podwojenie czy na-

wet zwielokrotnienie całego genomu. Dokonało się to np. drogą trwałego zlepiania się chromosomów przy crossing over, drogą poliploidii, w procesie zapłodnienia z chwilą zaistnienia rozrodu płciowego, a na mniejszą skalę przez transpozycję plazmidiów, wirusów i fagów lub odcinków nici DNA.

Porównawcze badania sekwencji nukleotydów w RNA i DNA oraz aminokwasów w białkach, odzwierciedlające ich historię filogenetyczną, potwierdzają działanie takiego mechanizmu [21, 36, 37]. Np. podwojenie genomu dokumentują ferredoksyna, heksokinaza i seryno–proteazy, u których cząsteczka składa się z 2 prawie identycznych części. Potrojenie genomu jest widoczne na przykładzie paraalbuminy, zaś czterokrotnienie u aglutyniny zbożowej, u kwaśnych proteaz i immunoglobulin. Przez włączenie odcinków nici DNA powstały elastaza, trombina, cytochrom C i inne enzymy.

Ewolucyjne znaczenie tego procesu polegało na tym, że utworzone w ten sposób zlepki genów mogły dalej mutować i różnicować się, produkując mnóstwo nowych cech (o czym świadczą np. izoenzymy jako mutacyjne zбочenia od typowych enzymów).

Powyższe wywody przemawiałyby oczywiście na korzyść mechanizmów makromutacyjnych. Popiera ten wniosek również statystyka: szansę utrzymania się w genomie mutacji punktowej ocenia się nisko na  $10^{-4} - 10^{-5}$ . Jeśli jednak wystąpi kilka powiązanych ze sobą mutacji zespolonych, to ich szansa wzrastają od razu o tyleż rzędów wielkości [32, 33].

Co do częstotliwości mutowania, to u tkankowców (metazoa) szacuje się częstość mikro–mutacji na  $10^{-5} - 10^{-8}$  na jeden genom i jedno pokolenie lub  $10^{-8} - 10^{-11}$  na jeden gen na rok. Dla makro–mutacji częstotliwość nie daje się ustalić ze względu na ich rzadsze, sporadyczne występowanie [21, 32].

W ogóle trzeba tu zrobić pewne zastrzeżenie. Otóż makromutacje są bardziej ryzykowne, gdyż w większym stopniu zaburzają dotychczasową strukturę i funkcję zmienianych narządów i nie wiadomo czy organizm potrafi od razu dostosować się do tych zmian. Np. u czteroskrzydłej drosofilii dodatkowa para skrzydeł nie zawsze jest zaopatrzona w mięśnie, więc nie pomaga, a raczej przeszkadza w lataniu. Komputerowe symulowanie „strategii” mikro– i makro–mutacyjnej również ujawnia mniejszą ryzykowność mikromutacji [17, 39].

W sumie jednak skokowość ewolucji wydaje się bardziej korelować z makromutacją. Inaczej trudno byłoby np. wytłumaczyć metameryczną i segmentowaną budowę anatomiczną zwierząt (polegającą na powtarzalności takich samych elementów), jak również krańcowo odmienne plany

budowy w taksonach wyższego rzędu (porównajmy np. mięczaki, owady, kręgowce i rośliny) [32, 42, 43].

#### IV. Rozwój bezkierunkowy czy ukierunkowany?

Aczkolwiek podłożem ewolucji są procesy probabilistyczne, to jednak zaznaczają się w niej wyraźne trendy, m. in.:

- (a) zwiększanie się liczby gatunków,
- (b) komplikowanie się i doskonalenie wewnętrznej struktury,
- (c) coraz lepsze przystosowanie do zmian środowiska,
- (d) tendencja do psychizacji itp. (ryc. 5) [38].

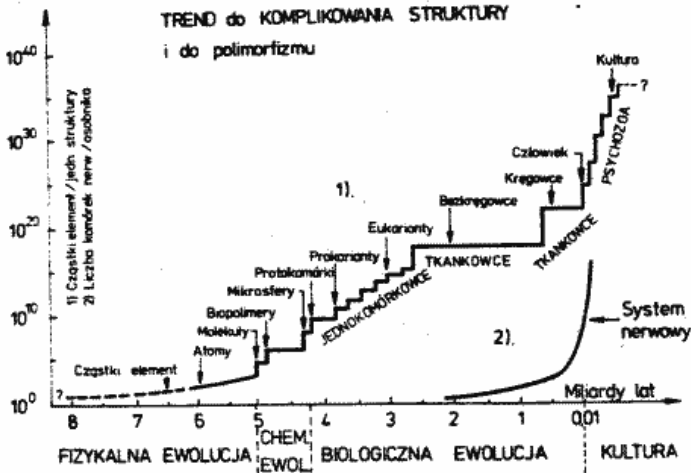
Toteż nawet w tradycyjnie darwinowskim obozie zwyciężyła świadomość, że rola przypadku w ewolucji musi być jednak ograniczona, i to nie tyle przez wpływy zewnętrzne, selekcyjne, ile przez czynniki endogenne, wewnątrzstrojowe [9, 19, 32, 41].

Proste przykłady wyjaśniają przyczynę takiego ograniczenia. Czy np. u muchy mogą przypadkowo wyrosnąć ptasie skrzydła, albo czy trawa może przypadkowo wydać kwiaty róży? Wiadomo, że nie, a to dlatego, że w ich rezerwuarze genowym nie ma do tego odpowiedniego podłoża, żadnego punktu zaczepienia ani w strukturze ani w metabolizmie, do którego proponowane mutacje mogłyby nawiązać.

Zatem mutacje jeśli mają być skuteczne, muszą nadbudowywać nad tym, co już istnieje, czyli są jak gdyby „kanalizowane” przez zaistniałe dotychczas podłoże dziedziczne [9, 21, 32]. Do tego trzeba dodać jeszcze dwa czynniki ograniczające: praktyczną nieodwracalność przebytego rozwoju ewolucyjnego, oraz plejotropowość w realizacji cech dziedzicznych. Skoro jeden gen wpływa na kilka cech, zaś każda cecha zależy od kilku genów, stwarza to wzajemną asekurację i stabilizuje cechy, utrudniając wszelkie dewiacje.

W tej sytuacji rozwój musi się toczyć z grubsza w raz obranym kierunku, a przyszłe mutacje mają coraz mniejsze „pole manewru”, prowadząc do wąskiej specjalizacji [9, 32].

To tłumaczy w dużej mierze, dlaczego ewolucja rozpatrywana globalnie wywołuje nieodparte wrażenie procesu logicznie ukierunkowanego od form prymitywniejszych do wyżej rozwiniętych, aż po obdarzone psychiką (zob. ryc. 5).



RYC. 5

Lecz nie tylko całość życia ziemskiego, ale i historia rozwoju oddzielnych gatunków prezentuje nam b. często tzw. „linie ortogenetyczne”, czyli ukierunkowane przebiegi rozwojowe. Jako przykłady mogą posłużyć [9]:

- ogólna tendencja do powiększania rozmiarów ciała aż do gigantyzmu (dinozaury, mamuty, słonie, wieloryby, konie, a nawet i człowiek);
- konsekwentna redukcja 4-ro palczastej kończyny u przodków koni do 1-no palczastej współczesnego konia;
- stopniowe zwiżanie się (spiralizacja) muszki u głowonogów, począwszy od muszki prostych u form kopalnych aż do spiralnie zwiniętych u obecnie żyjących;
- postępujące zwiększanie się objętości czaszki i mózgu u hominidów itd.



Przez dłuższy czas neo-darwinizm zaprzeczał (np. ustami Dobrzańskiego) istnieniu ortogenezy, uznając ją wyłącznie za „ortoselekcję”. Jednakże jest znanych sporo przykładów, gdzie jakaś cecha jawnie szkodliwa rozwijała się mimo to kierunkowo, wbrew naciskowi selekcyjnemu (jak np. potwornej wielkości i ciężaru rogi u jelenia irlandzkiego, czy nadmiernie długie kły u tygrysa szablozębego, lub karykaturalne kształty wielu egzotycznych owadów, itp.) [9, 32].

Obok tego jest masa cech, w których trudno dopatrzeć się jakiegokolwiek związku z przydatnością selekcyjną. Np. każda spośród 1,5 miliona gatunków roślin posiada odmienny kształt liści; jeśliby forma liści miała jakieś istotne znaczenie selekcyjne, to wszystkie rośliny przestawilyby się na najpraktyczniejszy model. Podobnie niejasna jest korzyść z trójkątnej (a nie okrągłej) muszli u kopalnych głowonogów z rodziny Clymenidae [9].

Wynika z tego, że tłumaczenie selekcyjne jest najwyraźniej niezadowalające i wymaga uwzględnienia wyszczególnionych powyżej „restrykcji wewnętrznych” [2, 9, 13, 21, 32, 33].

Wydaje się ponadto, że rozważania czysto biologiczne mogą być z pożytkiem uzupełnione tezami wysuwanymi przez teorie fizyczno-matematyczne.

Tak np. hipoteza „optymalizacji technicznej” zwraca uwagę, że ewolucja istot żywych nosi wszelkie cechy postępu technicznego w przyrodzie [4]. Podobnie, jak w technice ulepsza się ciągle modele samochodów, komputerów itd. w dążeniu do większej efektywności, tak samo organizmy żywe, będące w każdym szczególe konstrukcjami technicznymi, ulepszają budowę i funkcjonalność swych ciał wedle zasady: „oszczędność energii, zwiększenie sprawności”. Właśnie ta technologiczna zasada wyznacza generalnie kierunek ich rozwoju od form prymitywniejszych do bardziej udoskonalonych. Oczywiście „odbiór techniczny” tych żywych maszyn przeprowadza nadal dobór naturalny.

Z kolei systemowe (np. cybernetyczne i inne) teorie pozwalają na obliczenie z podstawowych parametrów dla ewoluujących systemów biologicznych [19, 29, 32]:

1. rozmiarów wzgl. zakresu uporządkowania ( $D = G \cdot a$ )
2. jakości wzgl. wartości uporządkowania ( $Q = G/a$ )  
gdzie

$G$  = złożoność indywidualnej struktury,

$a$  = liczba powtórzeń tej struktury w zespole

$D$  = zasięg uporządkowania

$Q$  = jakość tego uporządkowania

Ponieważ liczba osobników ( $a$ ) jest zawsze limitowana przez środowisko, więc dla poprawy zarówno rozmiarów uporządkowania ( $D$ ) jak i jego jakości ( $Q$ ) powyższe wzory sugerują jako najlepszą alternatywę zwiększenia złożoności indywidualnej ( $G$ ). Toteż taka właśnie drogą kroczy ewolucja. Np. genom bakterii zawiera  $10^3$  bitów  $G$ , zaś genom człowieka  $10^6$  bitów  $G$ . Jest to matematyczne uzasadnienie kierunkowości ewolucji.

Jeszcze inną koncepcję odnośnie dynamiki ewolucyjnej wysuwa C. Waddington [13, 15, 41]. W/g niego postęp odbywa się nie tyle w sensie konkretnych przystosowań (adaptation), ile w sensie łatwości przystosowywania się (adaptability). Ta elastyczność przystosowawcza umożliwia „genetyczną asymilację” stresów środowiskowych, tzn. reagowanie takimi zmianami w genotypie, jakie akurat są potrzebne w danej sytuacji. Ten mechanizm bywał błędnie rozumiany jako dziedziczenie cech nabytych, tymczasem jest to działanie 2 pętli sprzężeń zwrotnych:

$$\text{genotyp} \begin{array}{c} \rightrightarrows \\ \leftarrow \end{array} \text{fenotyp} \begin{array}{c} \rightrightarrows \\ \leftarrow \end{array} \text{środowisko}.$$

W tym modelu środowisko nie tylko selekcjonuje, ale „szkoli” 1 „trenuje” genotyp w prawidłowym zachowaniu się. Łącznie ze wspomnianą wyżej kanalizacją rozwoju stwarza to „goal-directedness”, ukierunkowanie ewolucji.

## V. Rozwój czy zastój?

Istnienie tzw. „żywych skamieniałości”, czyli gatunków konserwatywnych i nieewoluujących od setek milionów lat, zawsze było kłopotliwą sprawą dla darwinizmu, a ostatnio skłoniło S. Goulda i jego zwolenników do wygłoszenia szokującego twierdzenia, że historia życia na Ziemi to obraz zastoju a nie rozwoju [6, 12, 22]. Albowiem trwanie nawet progresywnych gatunków rozciąga się na wiele milionów lat, natomiast okresy ich powstawania i zaniku trwają b. krótko i z reguły brakuje dla nich dokumentacji wykopaliskowej.

Dla uświadomienia sobie rozmiarów zjawiska warto może wymienić kilka rekordzistów spośród „żywych skamielin”. Bez żadnych zmian przetrwały do dzisiaj: trzonopłetwa ryba *Latimeria* od 70 mln lat, jaszczur hawajski *Tuatara* od 220 mln lat, maź *Neoplina* od 350 mln lat, ślimak *Pleurotomaria* od 190 mln lat, maź *Lingula* od 450 mln lat!, raczek liścionóg *Tripos canori-formis* od 200 mln lat, należący do niższych skorupiaków ostrogon *Limulus*

od 250 mln lat, zaś drzewa miłorząb (*Gingko biloba*) i Araukaria od 300 mln lat [9, 42].

Nieprzyjemne pytanie brzmi: W jaki sposób gatunki te wymknęły się spod selekcyjnego działania zmian środowiskowych, które przecież w międzyczasie następowały? Możliwe, iż mają one wyjątkowo sprawne mechanizmy homeostatyczne, lub wyjątkowo szeroki zakres tolerancji dla zewnętrznych zakłóceń, ale to tylko domysły.

Poza tym: kto może zaręczyć, czy współczesne gatunki łącznie z człowiekiem nie staną się takimi samymi żywymi skamielinami? Jeśli chodzi o człowieka, to można przyjąć, że wymknął się on spod ewolucji. Człowieka określa się w antropologii jako „istotę protezowaną” (bo protezą sierści jest ubranie, protezą nóg samochody, tramwaje i windy, protezą skrzydeł samoloty, nawet mózg ma protezę w postaci komputerów). Obecnie człowiek ulepsza wyłącznie swoje protezy ale nie siebie — chyba, że wejdzie kiedyś w użycie inżynieria genetyczna... [9].

Do młodszych „żywych skamielin” można zaliczyć wszystkie torbate i jajorodne ssaki australijskie, oraz niektóre stawonogi, np. termyty i mrówki oraz owady znajdujące się w bursztynie. Wynika stąd, iż zjawisko stagnacji ewolucyjnej jest bardziej rozpowszechnione niż się na ogół sądzi.

W związku z całą tą sprawą zauważono, że w ogóle gatunki konserwatywne, jak i mniej wyspecjalizowane, istnieją dłużej, ale są mniej liczne i wytwarzają mniej gatunków pochodnych. Natomiast gatunki progresywne i wyspecjalizowane istnieją krócej, ale są liczniejsze i wytwarzają dużo gatunków pokrewnych. Na filogenetycznych kladogramach daje to obraz „krzywo rosnącego krzaka” (w stronę progresistów i specjalistów) [22].

Być może zbadanie częstotliwości mutowania metodą „zegara molekularnego” (analizy sekwencyjnej białek, RNA i DNA) u tych „konserwatystów” wyjaśniłoby przyczynę stagnacji. Na razie badania takie przeprowadzono tylko na kangurach.

## VI. Cui bono?

Jakież jest w końcu znaczenie i sens ewolucji, jaką rolę spełnia ona w przyrodzie? W tej sprawie panował w doktrynie darwinizmu dotychczas pogląd, który można by nazwać makroskopowym: podmiotem ewolucji i jej aktorami były osobniki oraz gatunki, i gra toczyła się o przeżycie i zachowanie gatunku.

Ponieważ obecnie przyrodoznawstwo jest zdominowane przez genetykę molekularną, więc i zapatrywania zeszyły na poziom mikroskopowy, a podmiotem ewolucji stał się nagle DNA.

W związku z tym niektórym biologiom przychodzą do głowy myśli niemal z gatunku science fiction. Tak np. P. i J. Medawerowie w książce „Current ideas of biology” (1983) cytują z aprobatą kuriozalną wypowiedź pewnego studenta, że „kura jest tylko pomocniczym urządzeniem za pomocą którego jedno jajo produkuje następne jaja”. I uzupełniają tę sentencję słowami J. Monoda, który poszedł jeszcze dalej po tej linii rozumowania i twierdzi, że właściwą treścią ewolucji jest ekspansja DNA. Albowiem fenotyp jest jedynie sposobem, przy pomocy którego jeden genom wytwarza dalsze genomy. Zaiście koszmarna wizja.

Jednak pomysły te nie wydadzą się nam aż tak zwariowane, jeśli przypomnimy sobie o istnieniu, nazwanego tak przez R. Dawkinsa, „selfish DNA” (samolubnego DNA), niekodującego, ale okupującego przeważająca część podwójnej spirali. Jedynym jego tytułem do utrzymywania się w nici DNA (wobec braku wyraźnej funkcji użytkowej) wydaje się być tylko dążenie do powielania się i dalszego egzystowania. Wysuwane są też przypuszczenia, że właśnie ten niemy czy bezużyteczny DNA stanowi o identyczności danego genomu i być może kieruje programami rozwojowymi w jakiś inny sposób niż za pomocą kodu genetycznego.

Jeśli się poza tym miało kiedyś okazać, iż nasz ziemski DNA został zawleczony przez meteoryty z innych zakątków Kosmosu (jak twierdzą Wiekramashinghe, Hoyle i inni), to teoria o ekspansji DNA uzyskałaby mocniejsze uzasadnienie.

Aczkolwiek przytoczone wyżej koncepcje egzystują na razie na marginesie „poważnych” debat ewolucyjnych, to jednak stanowią one sygnał, że teorię ewolucji czekają jeszcze niejedne perypetie, i że neo-darwinowska „Nowa synteza” będzie jeszcze przechodziła resyntezę.

Piśmiennictwo:

1. Balandin R., Denisenko W. — Wieczność życia. (tłum. A. Zubek) Nauka i Żiźń, 1982, 2; Problemy, 1982, 5:53–55.
2. Bielicki T. — Kilka uwag o przydatności teorii selekcji naturalnej do wyjaśnienia ewolucji człowieka. Kosmos A, 1983, 4:569–79.
3. Bielicki T. — Kłopoty z ewolucją człowieka: Problemy, 1984, 2:2–8.

4. Bonik R., Gutman W., Peters D. — Optimality and economy in the evolutionary theory and in phylogenetic reconstructions. *Acta Biotheoret.*, 1977, 26, 2:75119.
5. Bronowski J. — Stratified stability and unbounded plans. *Zygon*, 1970, 5:1835.
6. Castrodeza C. — Non progressive evolution, the Red Queen hypothesis and the balance of Nature. *Acta Biotheor.*, 1979, 28, 1:11–18.
7. Eldredge N., Gould S. — Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, w: J. Schopf, *Models in paleobiology*, San Franc. 1972 r.
8. Eldredge N., Tattersallz — *The myths of human evolution*. New York 1982 r.
9. Erben H. K. — *Die Entwicklung der Lebewesen*. Zürich, München 1975 r., ed. Piper. Co.
10. Funk V. A., Brooks D. R(ed) — *Advances in cladistics*. NY 1982 r.
11. Gould S. J. — Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology*, 1980, 6:119–30.
12. Gould S. J., Eldredge N. — Punctuated equilibria: tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 1977, 3:115–51 i *Natural History*, 1982, 91, 11.
13. Kai Hahlweg — Progress through evolution? an inquiry into the thought of C. H. Waddington. *Acta Biotheoretica*, 1981, 30, 2:103–.
14. Henning W., Schlee D. — *Abriss der phylogenetischen Systematik*. Stuttgart. Beitr. z. Naturkunde, 1978, Ser. A, Nr 319, s. 1–11.
15. Ho M. W., Saunders P. T. — Beyond neo-Darwinism: an epigenetic approach to evolution. *J. Theoret. Biol.*, 1979, 78:573–91.
16. Hoffman A. — Punctuated versus gradual mode of evolution. *Evol. Biol.*, 1982, 15:411–36.
17. Hoffman A., Gecew A. — Self improvement in a complex cybernetic system and its implication for biology. *Acta Biotheoret.*, 1983, 32, 1:61–71.

18. Hoffman A. — Wokół ewolucji. PWN 1983 r.
19. Jantsch E. — The self-organizing Universe. (The emerging paradigm of evolution). Pergam. Press 1980 r. Oxford, NY, Paris.
20. Kaplan R. — Lebensursprung, einmaliger Glücksfall oder regelmässiges Ereigniss? *Naturwiss. Rundsch.*, 1977, 30:197–209.
21. Kaplan R. W. — Mutationen für die Evolution. *Naturwissensch. Rundsch.*, 1984, 37, 4:125–34.
22. Lawin R. — Evolutionary theory under fire. *Science*, 1980, 211:883–80.
23. Lecker A. — Evolution und „Evolutions“ — Theorie in system — und metatheoretischer Betrachtung. *Acta Biotheoret.*, 1983, 32, 4:227–64.
24. Locker A. (ed.) — Evolution kritisch gesehen. Salzbusg 1983 r.
25. Löwtrup S. — On the falsifiability of neo-Darwinism. *Evol. Theory*, 1976, 1:267–83.
26. Moorhead P. S., Kaplan M. M. — Mathematical challenges to the neodarwinian interpretation of evolution. Philadelphia 1976 r.
27. Pflug H. — Early geological record and the origin of life. *Naturwissensch.*, 1984, 71, 3:63–68.
28. de Pracontal M. — Kladystyka — nowa metoda klasyfikacji zwierząt. (tłum. M. Bagnowska), *Problemy*, 1983, 10:.
29. Prigogine I. i wsp. — Thermodynamics of evolution. *Physics today*, 1972, 25:23–28 i 38–44.
30. Raff R., Kaufman T. — Embryos, genes and evolution. Ny 1983 r.
31. Regelmann J. P. — Die Unzulänglichkeit einer Systemtheorie der Evolution. *Acta Biotheoret.*, 1982, 31A:205–35.
32. Riedl R. — Die Ordnung des Lebendigen: Systembedingungen der Evolution. Hamburg, Berlin 1975 r., ed. P. Parey.
33. Riedl R. — A systems-analytical approach to macro-evolutionary phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 1977, 52:351–70.

34. Ruse M. — Darwinism defended: a guide to the evolution Controversies. London 1982 r., ed. Addison–Wesley Publ. Co.
35. Ryszkiewicz M. — Spisek w Muzeum Historii Naturalnej. Kosmos A. 1981, 5:475–80.
36. Saunders P. T., Ho M. W. — On the increase of complexity in evolution. J. theoret. Biol., 1976, 63:375–84.
37. Schwartz R. M., Dayhoff M. O. — Origins of procaryotes, eucaryotes, mitochondria and chloroplasts. Science, 1978, 199, 4327:395–403.
38. Schwemmler W. — The triality principle as a possible cause of the periodicity of evolving systhems. Acta Biotheoret, 1980, 29, 2:75–86.
39. Slobodkin L., Rapaport A. — An optimal strategy of evolution. Quart. Rev. Biol., 1974, 49:181–200.
40. Stebbins G. L. — Darwin to DNA, molecules to humanity. San Franc. 1982 r., ed. Freeman a. Co.
41. Waddington C. H. — Evolution of an evolutionist. Univ. Press, 1975 r., Edinburgh, NY.
42. Van Waesberghe H. — Towards and alternative Evolution model. Acta Biotheoret., 1982, 31, 1:3–28.
43. Wolsky M., Issekutz A. — The mechanisms of evolution: a naw look at old idas. Basel, NY 1976 r.
44. Wagner G. P. — Feedback selection and the evolution of modifiers. Acta Biotheoret., 1981, 30, 2:79–102.