

Krzysztof Chodasewicz

Warunki doboru naturalnego a ewolucyjne definicje życia*

1. DEFINIOWANIE ŻYCIA

Mimo przełomowych odkryć biologii dziewiętnastowiecznej (dzieła Darwina i Wallace'a) i dwudziestowiecznej (odkrycie struktury DNA, poznanie kodu genetycznego) wciąż nie dysponujemy uniwersalną definicją życia. Choć podjęto wiele prób jej utworzenia (dziewięćdziesiąt pięć w latach 1859-2004¹), to żadna z nich nie zyskała uznania większości badaczy. Nie oznacza to, że wszystkie są uważane za równie niewarte uwagi.

Do najczęściej przytaczanych, komentowanych, praktycznie wykorzystywanych, modyfikowanych, a także krytykowanych należy tzw. definicja darwinowska, zaproponowana przez Gerarda F. Joyce'a (1994) i uważana za roboczą definicję przez NASA (Luisi 1998, Cleland, Chyba 2002, Popa 2004, Ruiz-Mirazo, Peretó, Moreno 2004, Higgs, Attwood 2008, Benner 2010, Brack, Troublé 2010, Gayon 2010, van Hateren 2010, Tirard, Morange, Lazcano 2010, Chodasewicz 2014b). Głosi ona, że „życie jest samopodtrzymującym się układem chemicznym zdolnym do podlegania darwinowskiej ewolucji” (Joyce 1994: xi). Do jej największych rywalek zalicza się tzw. definicja autopoietyczna, sformułowana przez Humberta Maturanę i Francisca

* Artykuł powstał w ramach projektu „Implikacje wybranych aspektów teorii ewolucji dla problemu definiowania życia”. Projekt został sfinansowany ze środków Narodowego Centrum Nauki przyznanych na podstawie decyzji nr DEC-2013/11/D/HS1/04392. Chciałbym podziękować Włodzimierzowi Ługowskiemu, Andrzejowi Gecowowi, Adrianowi Stencelowi oraz anonimowym recenzentom za stymulującą dyskusję i cenne uwagi, które pozwoliły na ulepszenie tekstu.

¹ Zob. Popa 2004: 197-205. Zestawienie to z pewnością nie jest wyczerpujące (choćby dlatego, że pominięto w nim wiele propozycji w językach innych niż angielski).

Varełę (Fleischaker 1988, 1998, Luisi 1998, 2003, Boden 2000, Ruiz-Mirazo, Peretó, Moreno 2004), w myśl której życie jest układem „autopoietycznym”, czyli „siecią produkcji komponentów (1) zwrotnie uczestniczących w tej samej sieci produkcji, która je wytworzyła, oraz (2) realizujących sieć produkcji jako jednostkę w przestrzeni, w której istnieją” (Varela, Maturana, Uribe 1974: 188, por. Luisi 2003: 50-52). Obie definicje są ściśle związane z jednym z dwóch głównych nurtów w definiowaniu życia: pierwsza przyjmuje za punkt wyjścia ewolucję, druga metabolizm, rozumiany zazwyczaj szeroko jako zdolność do samopodtrzymywania.

Systematyczny przyrost kolejnych propozycji rozumienia życia nie oznacza, że na przestrzeni ostatnich kilku dziesięcioleci świat filozoficzno-naukowy poświęcał temu zagadnieniu wiele uwagi. Wręcz przeciwnie, znajdowało się ono zazwyczaj daleko poza głównym nurtem rozważań. Od niedawna można jednak zaobserwować pewien renesans tej tematyki. Prestiżowe czasopisma przyrodnicze, np. „Origins of Life and Evolution of Biospheres”, „Astrobiology”, i filozoficzne, np. „Synthese”, poświęciły całe numery kwestii definiowania życia². To wzmożone zainteresowanie związane jest niewątpliwie z kierunkiem badań zapoczątkowanym na przełomie lat osiemdziesiątych i dziewięćdziesiątych przez Christophera Langtona — tzw. sztucznym życiem (*artificial life*, *ALife*). *ALife* zakłada, że życie jest zjawiskiem abstrakcyjnym, które może się realizować (konkretyzować) w różnorodnych podłożach, np. w skrajnie odmiennych związkach organicznych. Jego istoty należy upatrywać nie we własnościach biochemicznych, lecz w określonych cechach funkcjonalnych dających się opisać formalnie (Emmeche 1992: 467-471). Głosząc tak radykalne poglądy, Langton i inni teoretycy sztucznego życia wywołali dyskusję, która znacznie wykroczyła poza tę nowopowstałą dyscyplinę.

Oczywiście, odrodzenie zainteresowania problemem definicji życia ma do pewnego stopnia charakter względny. Kilkanaście lat później Charbel N. El-Hani (2008: 147) wciąż zwracał uwagę na to, że problem ten leży „na ziemi niczyjej między biologią a filozofią” i zarówno uczeni, jak i filozofowie podchodzą do niego nad wyraz niechętnie. Nie ulega jednak wątpliwości, że w pewnych dziedzinach i poddziedzinach jest on przedmiotem ożywionych dyskusji.

Współcześnie zdefiniowaniem życia najbardziej zainteresowane są cztery dyscypliny: astrobiologia, protobiologia³, biologia syntetyczna i wspomniane już sztuczne życie. Granice między nimi są często nieostre. Pierwsza tradycyjnie kojarzy się z poszukiwaniem życia w Kosmosie poza Ziemią, ale współczesna astrobiologia nie chce odpowiadać na pytanie „Gdzie szukać życia?” bez równoczesnej refleksji nad sposobem, w jaki życie powstaje czy też powstało. Tym samym wkracza na teren protobiologii,

² Chodzi o „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 40(2), 2010, „Astrobiology” 10(10), 2010, „Synthese” 185(1), 2012.

³ Przez protobiologię (*origin of life*) rozumiem tu dziedzinę badającą biogenezę (por. Ługowski 1995: 5); nazwy tej używa się jednak niekiedy także w odniesieniu do badań nad najmniejszymi formami życia.

a w niektórych interpretacjach wręcz ją w sobie zawiera (por. Ferrari, Szuszkiewicz 2006: 5-6, Pross 2011). Podobne związki zachodzą między biologią syntetyczną a sztucznym życiem. *ALife* najczęściej kojarzymy z komputerowymi lub robotycznymi „symulacjami” życia: chodzi odpowiednio o tzw. miękkie i twarde sztuczne życie. Tymczasem istnieje jeszcze jedna odmiana tej dyscypliny — tzw. mokre sztuczne życie, którego celem jest symulacja życia w alternatywnej biochemii (Komosiński 2008: 7-8, Swan 2009: 689-690). W istocie nie jest to nic innego jak właśnie biologia syntetyczna⁴. I wreszcie, jeśli założymy, że celem protobiologii jest nie tyle wykazanie, jak dokładnie powstało życie na Ziemi, ile raczej udowodnienie, że możliwe jest naturalne powstanie systemów żywych z materii nieożywionej, to również granica między biologią syntetyczną a protobiologią przestaje być oczywista (Luisi 1998: 615-616).

Naturalnie, wspomniane cztery dyscypliny nie są jedynymi, które interesują się definicją życia. Oprócz filozofów biologii czy szerzej filozofów przyrody, dla których poszukiwanie definicji życia jest badaniem jednej z najbardziej fundamentalnych kategorii ontologicznych (Bedau 1992: 496), zagadnieniem tym zainteresowani są niekiedy również przedstawiciele innych jeszcze działów biologii, a czasem także etycy i bioetycy (Machery 2012: 147, 151). Motywacje stojące za poszukiwaniem definicji życia, jej rola i waga są jednak w „standardowych” naukach o życiu i bioetyce inne niż we wspomnianych czterech „nieklasycznych” działach biologii⁵.

Jak łatwo się domyślić, głównym impulsem do poszukiwania definicji życia jest chęć wykorzystania jej w celach diagnostycznych. Jak się okazuje, badacze nieraz popadali w poważne problemy interpretacyjne, nie mając wyraźnej definicji życia. Najbardziej znanym przypadkiem jest marsjańska misja Viking: nie można było jednoznacznie zinterpretować wyników jej badań ze względu na odmienne definicje życia *implicite* zakładane przez zespoły badawcze odpowiedzialne za różne tzw. pakiety badań misji — chemiczny i biologiczny (Cleland, Chyba 2002: 388, Chyba, Hand 2005: 33, Schultze-Makuch, Irwin 2008: 183-191, Chodasewicz 2014a: 502)⁶.

Funkcja diagnostyczna nie jest jednak jedynym powodem, dla którego poszukuje się definicji życia. Przedstawiciele standardowej biologii mają nadzieję, że definicja pozwoli usystematyzować zbiór tzw. przypadków granicznych. Chodzi zwłaszcza o wirusy, wiroidy, priony, transpozony i inne tego rodzaju byty, które biologia normalnie bada, ale których status jest niejasny (nie wiadomo, czy są ożywione, czy

⁴ Przy czym należy zaznaczyć, że biologia syntetyczna ma także inne zastosowania, niezwiązane z tworzeniem całych nowych form życia (Luisi 2006: 605, Komosiński 2008: 8).

⁵ W szczególności nie przeceniałbym znaczenia definiowania życia dla bioetyki. W większości wypadków trudno zakładać, że nasz moralny stosunek do bytów określonego rodzaju wynika wyłącznie z rozpoznawania ich jako ożywionych bądź nie. Ponadto przyjęcie „bycia ożywionym” jako wyłącznego kryterium statusu moralnego prowadzi do wielu trudności (Elliot 2000: 329-330, Warren 2000: 352).

⁶ Innym, bardziej współczesnym przykładem była analiza marsjańskiego meteorytu ALH 84001 (Schultze-Makuch, Irwin 2008: 191-198, Benner 2010: 1026-1027, Chodasewicz 2014a: 502).

nie)⁷. Dodatkowo, jeśli przyjmuje się, że definicja życia powinna zawierać w sobie także definicję żywego osobnika (lub że wręcz jest z nią tożsama), to w grę wchodziłoby także uporządkowanie problemu relacji całości do części oraz całości do grupy. Kwestie te pojawiają się w związku z organizmami modularnymi, klonalnymi, wykazującymi chimeryzm lub mozaikowość, a także w wypadku problemu tzw. superorganizmów, za które uważa się niekiedy kolonie owadów eusocjalnych⁸. W zagadnieniach tych chodzi o to, czy np. grupa klasycznie rozumianych indywidualów może być uznana za pojedynczy organizm lub odwrotnie — czy grupę fizjologicznie połączonych ze sobą bytów, np. polipów lub pędów na jednym pnieniu, można uważać za kilka osobników.

Zagadnienia związane z definiowaniem osobnika nie muszą jednak stanowić głównego problemu definiowania życia (np. Korzeniewski 2001: 280-282). Jest tak dlatego, że naukowcy i filozofowie nie są zgodni, czy definicja życia pokrywa się z definicją osobnika. Można myśleć o życiu jako zjawisku lub procesie, w którym osobniki uczestniczą, ale który nie sprowadza się do sumy ich poszczególnych trwał, lecz polega np. na występowaniu charakterystycznego wzorca przemian całego zbioru organizmów (populacji). Zbyt „osobnikocentryczne” spojrzenie może prowadzić do powstawania problemów czy wręcz błędów, np. utożsamiania ewolucji ze zmianami osobnika.

Wróćmy jednak do roli definicji życia. Do omówienia pozostaje jej funkcja heurystyczna. Definicja życia ma być inspiracją do tworzenia nowych koncepcji i scenariuszy biogenezy, które mogłyby być testowane w laboratorium lub ułatwiałyby wskazanie potencjalnych miejsc występowania życia pozaziemskiego (a także alternatywnego życia na Ziemi, por. Cleland, Chyba 2005). Wielu badaczy jest zdania, że właśnie ta funkcja czyni z definiowania życia zagadnienie wykraczające poza kwestie czysto semantyczne. Definicja życia ma być częścią programu badawczego, co nadaje jej sens empiryczny (Luisi 1998: 617, Popa 2004: 1-14, Ruiz-Mirazo, Peretó, Moreno 2004: 325-327).

Na koniec kilka uwag na temat formalnych aspektów definiowania życia⁹. Jak wynika z moich badań (Chodasewicz 2011), większość naukowców oczekuje, że definicja życia będzie definicją realną w sensie Ajdukiewicza¹⁰. Miałyby być też defi-

⁷ Bardzo obszerny przegląd przypadków granicznych przedstawiają Korzeniewski (2001: 280-284; 2005: 8-10) oraz Dupré i O'Malley (2009: 4-12).

⁸ W sprawie krytyki tej koncepcji — zob. Woyciechowski 2009: 354.

⁹ Szczegółowe analizy wymagań wobec definicji życia zawierają moje prace (Chodasewicz 2010: 78-80; 2011, rozdz. 4, 2014a: 503-504). Bardzo interesujące rozważania na ten temat można także znaleźć w artykułach Korzeniewskiego (2001, a zwłaszcza 2005) oraz Ruiza-Miraza i współpracowników (2004).

¹⁰ „Definicja realna jakiegoś przedmiotu jest to zdanie, które o tym przedmiocie wypowiada coś, co o jednym i tylko o jednym przedmiocie można zgodnie z prawdą wypowiedzieć. Innymi słowy definicja realna jakiegoś przedmiotu jest to zdanie, które o tym przedmiocie wypowiada jakąś jednoznaczną charakterystykę” (Ajdukiewicz 1974: 83).

nicją istotną (minimalną) ujmującą jedynie podstawowe własności życia, tak by pozwalała na wyprowadzenie dodatkowych cech zgodnych z naszą wiedzą z zakresu biologii i dyscyplin pokrewnych. Zakłada się przy tym raczej, że będzie to definicja projektująca lub regulująca, tj. zmieniająca lub doprecyzowująca znaczenie wyrazu „życie” w języku naturalnym¹¹. Oczekuje się także, że będzie miała charakter operacyjny (lub będzie można na jej podstawie zbudować definicje operacyjne) i uniwersalny, czyli że obejmie zarówno życie ziemskie, jak i pozaziemskie, sztuczne, spontanicznie powstałe oraz obecne i przeszłe. Warto podkreślić, że ma to być również tzw. definicja teoretyczna, tj. obudowana szerszą teorią (El-Hani 2008: 148). Jest to bardzo istotne, ponieważ w przeciwnym razie trudno byłoby oczekiwać, aby pojedyncza definicja miała sprostać opisanym zadaniom. Obudowa teoretyczna pozwalałaby też odeprzeć wiele zarzutów odwołujących się do niejasności, nieostrości czy wieloznaczności występujących w definicji terminów¹².

2. EWOLUCYJNE DEFINICJE ŻYCIA

Zgodnie ze wspomnianym już podejściem Joyce’a „życie jest samopodtrzymującym się układem chemicznym zdolnym do podlegania darwinowskiej ewolucji”. Nie sposób nie zauważyć, że definicja ta odwołuje się do własności metabolicznych — samopodtrzymywania w wyniku określonych przemian chemicznych. W sformułowaniu tym kryje się jednak mniej, niż można by oczekiwać: twierdzi się tylko, że żywy układ musi zawierać wszystkie geny niezbędne do kontroli swojej autoprodukcji (Joyce 1994: xi, Ruiz-Mirazo, Peretó, Moreno 2004: 328). Własności metaboliczne są tu więc zmarginalizowane i całkowicie wtórne względem cech ewolucyjnych. Tłumaczy to, dlaczego propozycja Joyce’a jest paradygmatyczną definicją ewolucyjnego nurtu definiowania życia.

Nie jest to oczywiście jedyne określenie, które istoty życia upatruje w ewolucji. Nic dziwnego — teoria ewolucji stanowi przecież główną integrującą teorię biologiczną (Urbanek 1973: 20-26, Rafiński 2002: 13-14). Definicja Joyce’a opierała się na wcześniejszym pomysle Horowitza i Millera z 1962 r. (Luisi 1998: 617)¹³. Czysto

¹¹ Wbrew potocznym przekonaniom nie wyklucza to realnego charakteru definicji. Np. z faktu, że fizycy posługują się projektującą definicją „prędkości”, nie wynika, że o prędkości nie można nic zgodnie z prawdą orzekać na gruncie tej nauki.

¹² Mimo stałego przyływu nowych propozycji zdefiniowania życia istnieje rozbudowany nurt sceptyczny, negujący użyteczność lub nawet sensowność dotychczasowych prób (zob. np. Cleland, Chyba 2002, Oliver, Perry 2006, Cleland 2012, Machery 2012).

¹³ Istnieje kilka konkurencyjnych rekonstrukcji pochodzenia współczesnej definicji darwinowskiej. Maynard Smith i Szathmáry (1995: 17) wskazują, że warunki dla ewolucji (multiplikacja, dziedziczność i zmienność) zostały pierwszy raz użyte do zdefiniowania życia przez Mullera w 1966 roku. Z kolei Ruiz-Mirazo i współpracownicy (2004: 327) zauważają wpływ Carla Sagana na ukanie definicji NASA. Można przypuszczać, że — jak to bywa w wielu wypadkach — sukces miał wielu ojców, a nazwisko Joyce’a stało się etykietką dla pewnego sposobu myślenia o naturze życia.

darwinowska (tj. pozbawiona dodatkowych elementów) definicja życia została wyróżniona wśród popularnych sposobów definiowania życia przez Carla Sagana (1984: 894). Definicję tego typu zamieścił także w pierwszym rozdziale swoich *Problemów biologii* John Maynard Smith (1992: 23-24)¹⁴. Johannes H. van Hateren (2013: 499) stworzył wariant definicji NASA odwołujący się do mechanizmu kontroli tempa mutacji przez komórki. Bernard Korzeniewski (2001, 2005) zaproponował zaś definicję cybernetyczną, będącą moim zdaniem alternatywnym sformułowaniem definicji darwinowskiej. Definicja utożsamiająca proces życia z ewolucją przez naturalną selekcję została zaproponowana także przez Andrzeja Gecowa (2008, 2013, 2014a). Sam również przedstawiłem pewną modyfikację ujęcia Joyce'a (Chodasewicz 2014b: 43). Z pewnymi zastrzeżeniami (bardzo ogólne, być może zbyt szerokie rozumienie adaptacji) do grona definicji ewolucyjnych można zaliczyć także propozycje Marka A. Bedau (1998). Istotny składnik ewolucyjny (choć zasadniczo definicja ta jest raczej próbą pogodzenia ujęcia *autopoiesis* z charakterystyką darwinowską) ma koncepcja Kepy Ruiza-Miraza, Julego Peretó i Alvara Morena (2004, 2010). Nie są to oczywiście jedyne przykłady (por. Popa 2004: 197-205).

Definicji standardowej stawia się wiele zarzutów, które stosują się także do większości ujęć nurtu ewolucyjnego. Zarzuca się jej, że ujmuje życie w sposób populacyjny (kolektywny), nie radzi sobie z problemem pojedynczego żywego osobnika czy też z kwestią bezpłodnych hybryd. Wysuwano przeciwko niej też argumenty natury metodologicznej: nie da się jej zoperacjonalizować, jest czasochłonna i z innych względów pozbawiona atutów praktycznych (Luisi 1998: 618, Cleland, Chyba 2002: 388-389, Benner 2010: 1022, 1024-1025)¹⁵. Analiza tych zarzutów nie jest celem mojego artykułu (zob. Chodasewicz 2014a, b, c). Przede wszystkim jednak zrozumienie wielu z nich wymaga rozstrzygnięcia, jakie są warunki ewolucji przez naturalną selekcję. Choć odpowiedź na to pytanie sprawia wrażenie prostej, okazuje się, że można w różny sposób rozumieć dobór.

3. WARUNKI DOBORU NATURALNEGO — UJĘCIE KLASYCZNE

Odkryty w XIX w. przez Charlesa Darwina i Alfreda Wallace'a dobór naturalny (naturalna selekcja) do dziś uznawany jest za podstawowy mechanizm przemian ewolucyjnych. Jego działanie obserwowane jest zarówno w warunkach naturalnych (Endler 1986, Caroll i in. 2007, Futuyma 2008), jak i laboratoryjnych (Szweykowski

¹⁴ Pod koniec książki można znaleźć subtelniejszą koncepcję życia łączącą aspekty ewolucyjne z elementami związanymi z samopodtrzymywaniem (Maynard Smith 1992: 182). Według Szathmáry'ego (2003: 159) Maynard Smith pod koniec życia powrócił jednak do czysto ewolucyjnej definicji.

¹⁵ Przykładowo, w astrobiologii łatwiej poszukiwać określonych substancji (np. kwasów nukleinowych, białek czy szerzej — związków organicznych) niż określonego mechanizmu przemian (Chyba, Hand 2005: 34).

2004, Koteja 2009). Współcześnie trwa jednak burzliwa dyskusja na temat tego, czy można podać warunki wystarczające i konieczne ewolucji drogą doboru naturalnego, a jeśli tak, to jakie mają być one dokładnie.

Co zaskakujące, spór o definiowanie życia toczy się w dużej mierze niezależnie od debaty na temat warunków definicyjnych doboru naturalnego. Naukowcy i filozofowie pracujący nad ewolucyjnymi definicjami życia na ogół nie rozwijają tego wątku, skupiając się na metodologicznych problemach definicji, jej zastosowaniu do klasyfikacji przypadków granicznych i potencjalnych kontrprzykładach. Niekiedy, jak w wypadku Maynarda Smitha, ich rozumienie doboru naturalnego jest całkowicie jasne, czasem, np. u Joyce'a, sprawa nie jest już wcale tak oczywista. O ile ten pierwszy z pewnością posługuje się klasycznym ujęciem doboru, o tyle koncepcję Joyce'a — w świetle tego, jak rozumie metabolizm — można by wiązać także z ujęciem replikatorowo-interaktorowym. Z punktu widzenia mojego artykułu nieistotna jest jednak historyczna geneza przekonań danego autora. Zależy mi przede wszystkim na pokazaniu, że gdy dwaj badacze twierdzą, iż życiem jest coś zdolnego do podlegania ewolucji przez naturalną selekcję, mogą mieć na myśli nieco odmienne rzeczy. Te różnice będą oczywiście rzutować na szczegółową treść proponowanych definicji. Postaram się więc wyjaśnić, co rozumiem przez klasyczne ujęcie warunków (ewolucji drogą) doboru naturalnego, a w kolejnych częściach omówię ujęcia replikatorowo-interaktorowe i nieklasyczne.

Do najczęściej analizowanych sformułowań warunków naturalnej selekcji należą te przedstawione przez Richarda C. Lewontina (1970), Johna A. Endlera (1986), Johna Maynarda Smitha (1992), Marka Ridleya (2003), a także Richarda Dawkinsa (2003, 2007) i Davida L. Hulla (1980). Niektórzy przekonują, że liczne sformułowania „przepisów” na dobór naturalny są równoważne (Gregory 2009: 159). Szczegółowa analiza pokazuje jednak, że jest to pewne uproszczenie (Godfrey-Smith 2007: 490-494; 2013: 18-40, Huneman 2011: 98-108, Okasha 2013: 13-18). Różnice między czterema pierwszymi podejściami są niewielkie i jak pokażę, wynikają głównie z przyczyn metodologicznych. Razem tworzą koncepcję, którą za Peterem Godfrey-Smithem (2007: 490; 2013: 19, por. Nanay 2011: 456) będę określać mianem klasycznej bądź standardowej¹⁶.

Jakie są więc warunki zachodzenia doboru zgodnie z ujęciem klasycznym? Najczęściej analizowanym zbiorem takich warunków jest propozycja Lewontina:

- (1) Osobniki w populacji różnią się pod względem morfologii, fizjologii i zachowania (zmienność fenotypowa).
- (2) Odmienne fenotypy mają różne szanse przetrwania i reprodukcji w różnych środowiskach (zróżnicowanie dostosowania).
- (3) Istnieje korelacja między rodzicami i potomstwem we wkładzie do każdego przyszłego pokolenia (odziedziczalność dostosowania).

¹⁶ Samir Okasha (2013: 15) nazywa ją natomiast ujęciem maynardowsko-lewontinowskim (*Lewontin–Maynard Smith characterization*).

Te trzy warunki ucieleśniają zasadę ewolucji przez naturalną selekcję. Kiedy są spełnione, populacja będzie podlegała zmianie ewolucyjnej (Lewontin 1970: 1).

W podobny sposób warunki doboru naturalnego zestawia Maynard Smith:

Jeżeli istnieje populacja jednostek mających właściwości rozmnażania, zmienności i dziedziczności oraz jeżeli część z tej zmienności wpływa na sukces owych jednostek w przeżyciu i rozmnażaniu, to populacja taka będzie ewoluować: czyli natura osobników wchodzących w jej skład będzie się zmieniać w czasie (Maynard Smith 1992: 19).

Z kolei według Endlera:

Jeśli populacja charakteryzuje się:

- (a) zmiennością między osobnikami w jakiejś własności lub cesze — *zmienność*,
- (b) konsekwentną relacją między tą cechą a zdolnością kojarzenia się, zdolnością zapładniania (*fertility*), płodnością (*fecundity*) i/lub szansą przetrwania — *zróżnicowanie dostosowania*,
- (c) konsekwentnym współwystępowaniem tej cechy u rodziców i ich potomstwa, które to występowanie jest co najmniej częściowo niezależne od wspólnych im oddziaływań środowiska — *dziedziczenie*,

to:

- (1) rozkład częstości tej cechy będzie się różnił między klasami wieku lub stadiami cyklu życiowego ponad to, co wynikałoby z ontogenezy,
- (2) jeśli populacja nie znajduje się w stanie równowagi, to rozkład częstości tej cechy u wszystkich potomków będzie przewidywalnie różny od rozkładu u wszystkich rodziców ponad to, co wynikałoby z samych warunków (a) i (c) (Endler 1986: 4).

Przedstawione sformułowania odwołują się do trzech warunków: zmienności, dziedziczności i zróżnicowanego dostosowania (*fitness*). To ostatnie pojęcie nie występuje jedynie w zestawieniu Maynarda Smitha, który stosuje jego opisowy równoważnik — „sukces w przeżyciu i rozmnażaniu”. Choć jest to często spotykana definicja dostosowania, to są też inne (por. Dawkins 2003: 232-248, Łomnicki 2012: 23-25). W biologii ewolucyjnej przez dostosowanie najczęściej rozumie się pewną abstrakcyjną własność organizmów, której wartość wyznacza średnia liczba płodnego potomstwa danego genotypu lub też stosunek średniej liczby potomstwa danego genotypu do genotypu, który w danych warunkach ma największą *fitness* (jest to tzw. dostosowanie względne, Łomnicki 2002: 160-161). Niekiedy stosuje się jednak inne miary dostosowania, np. łączną liczbę potomstwa wydanego na świat przez osobnika w ciągu całego życia. Możliwe są też miary oparte na parametrach, o których zakłada się, że są ściśle skorelowane z rzeczywistym dostosowaniem, np. ilość pokarmu zdobyta w jednostce czasu, liczba zapłodnionych samic w jednostce czasu, liczba przegranych walk o samicę itp. (Łomnicki 2012: 25).

Z jednej strony, z technicznymi miarami dostosowania wiążą się różnego rodzaju kontrowersje, które sprawiają, że niektórzy autorzy wolą pomijać je w trakcie wykładu podstaw ewolucji (Dawkins 2003: 230-248). W szczególności nie jest jasne, czy można znaleźć taką techniczną miarę, która będzie spójna logicznie i równie dobrze sprawdzi się przy opisie wszystkich przypadków. Z drugiej strony, posługiwanie

się jakąś miarą dostosowania wydaje się nieuniknione, jeśli chcemy opisywać i przewidywać zjawiska ewolucyjne. Ze względu na różne operacyjne sposoby mierzenia *fitness* pojęcie to bywa także uważane za wieloznaczne, a więc potencjalnie mylące (Endler 1986: 33-40, Dawkins 2003: 230 i nn.).

Jedną z najprostszych miar dostosowania jest współczynnik reprodukcji netto R . Określa on liczbę płodnego potomstwa, któremu udało się przetrwać do rozrodu. Współczynnik reprodukcji netto określa się wzorem $R = PS$, gdzie P oznacza płodność, a S szanse przetrwania. Miarę tę można zastosować do organizmów, których pokolenia nie zachodzą na siebie i mają równy czas trwania (Łomnicki 2002: 158-159; 2009: 323-324; 2012: 23-24). W wypadku organizmów, które nie spełniają tych dodatkowych warunków, konieczne są bardziej złożone wzory wyliczania dostosowania (zob. np. Kozłowski 2009: 358-360). W tej chwili istotne jest jednak to, że nawet tak proste miary dostosowania jak R , skupiające się na liczbie potomstwa (reprodukcji), zawierają element związany z przetrwaniem.

Mimo to część autorów sądzi, że znaczenie przetrwania jest w pewnych okolicznościach niedoceniane (por. Bouchard 2011, 2014a, b). Co więcej, niektórzy postulują, że szanse przetrwania mogą być w pewnych wypadkach „samodzielną miarą” dostosowania (tzn. że *fitness* można przypisać także bytom, które się nie rozmnażają). Jak pokaże, koncentracja na zdolności do przetrwania stanowi punkt wyjścia dla prób rewizji podanych trzech warunków doboru naturalnego.

Przedstawione sformułowania warunków selekcji różnią się od siebie. Ujęcia Maynarda Smitha i Lewontina są „przepisami na zmianę”, natomiast sformułowanie Endlera ma dotyczyć wszystkich możliwych wypadków¹⁷, także takich, w których mimo zachodzenia doboru naturalnego nie mamy do czynienia z ewolucją (Godfrey-Smith 2013: 173-174). Po części wynika to z zamierzeń Endlera, który dążył do wyraźnego odróżnienia ewolucji od naturalnej selekcji. Choć bowiem często się je utożsamia, to nie jest to całkowicie poprawne (Endler 1986: 4-8, por. Łomnicki 2002: 158). Ewolucja to zmiana frekwencji cech w populacji, względnie frekwencji genów w puli genowej¹⁸. Zmiana taka, szczególnie jeśli populacja jest bardzo mała, może zostać spowodowana czynnikami o charakterze losowym. Przypadkowa zmiana frekwencji genów określana jest mianem dryfu genetycznego¹⁹. Możemy mieć też do czynienia z sytuacją odwrotną: naturalna selekcja zachodzi, lecz nie następuje ewolucja. Tak może się zdarzyć, gdy działa dobór stabilizujący (eliminowane są genotypy odpowiadające za skrajne wartości danej cechy) lub gdy do puli genowej dostarczane są allele „z zewnątrz” (*gene flow*, Endler 1986: 5-7). Zatem sformułowanie

¹⁷ Zamierzenie to nie wyklucza jednak możliwości tworzenia „przepisów szczegółowych”, odnoszących się do wybranych sytuacji. Więcej na ten temat w części 7.

¹⁸ W ostatnich latach pojawiają się coraz liczniejsze prace, w których utrzymuje się, że gen nie jest jedynym nośnikiem informacji biologicznej (Jablonka, Lamb 2005, 2014, Jablonka, Raz 2009). Dlatego też mówienie o ewolucji jako zmianie frekwencji genów w puli genowej jest idealizacją pomijającą inne drogi dziedziczenia, niekiedy równie istotne (Gecow 2010: 29-30).

¹⁹ W ujęciu Endlera ma miejsce wtedy, gdy niespełniony jest warunek (b).

Endlera radzi sobie z takimi zjawiskami (dobór stabilizujący, przepływ genów), które mogłyby być uznane za kontrprzykłady dla ujęć Lewontina i Maynarda Smitha. Jeśli więc chcemy uwzględnić aspekt zmiany, lepiej mówić o *ewolucji* przez naturalną selekcję (Endler 1986: 5).

Podsumujmy. Mimo drobnych różnic w opisie warunków współcześni biolodzy są przekonani, że jeśli populacja nie znajduje się w stanie równowagi, to ewolucja przez naturalną selekcję zajdzie, gdy mamy do czynienia z populacją, której elementy cechują się:

- (1) zmiennością,
- (2) dziedzicznością,
- (3) zróżnicowanym dostosowaniem (*fitness*)²⁰.

Spełnienie tych trzech warunków powoduje, że zajdzie zmiana ewolucyjna, populacja będzie się adaptować do swojego środowiska. „Adaptacja” jest pojęciem wieloznacznym określającym zarówno proces adaptowania się populacji do środowiska, jak i określoną cechę (wiązkę cech), dzięki której organizmy wchodzące w jej skład są dobrze zaadaptowane (Endler 1986: 42, Gregory 2009: 161-163). Adaptacje są cechami o charakterze funkcjonalnym (np. umożliwiającymi w określonym środowisku zdobywanie pożywienia, partnera, obronę przed drapieżnikiem). Ważne jest tu wskazanie różnicy między adaptacją (przystosowaniem, *adaptation*) a dostosowaniem (*fitness*). Terminy te brzmią w języku polskim bardzo podobnie i z tego powodu bywają mieszane nawet przez specjalistów (jako przykład zob. Szweykowski 2004: 89 i nn.).

Aby organizm miał wysokie dostosowanie w danym środowisku, musi dysponować określonymi adaptacjami. Jednak to, co pozwala na uzyskanie wysokiego dostosowania w jednym środowisku, nie musi zapewniać (i zazwyczaj nie zapewnia) takiego samego rezultatu w innym. Biolodzy mówią przy tej okazji o ewolucyjnym koszcie określonych adaptacji (Koteja 2009: 460). Zróżnicowanie *fitness* nie jest więc dane z góry i raz na zawsze. Jak podkreśla Gregory (2009: 159), gdy analizujemy dostosowanie, musimy mieć stale na uwadze związek między rozmnażaniem, fenotypem, genotypem i środowiskiem. Wartość dostosowania zależy od relacji między tymi czynnikami. Będzie zatem odmienna dla różnych fenotypów (i odpowiadających za nie genotypów) w różnych środowiskach. Reguła doboru naturalnego nie stanowi więc tautologii, jak często błędnie wnioskowano na podstawie sloganu *su-*

²⁰ Łatwo zauważyć, że taki opis doboru wyznacza swego rodzaju prawo: „jeśli spełnione są określone warunki, to zajdzie ewolucyjna zmiana”. W istocie często mówi się o doborze jako o prawie nauki, a ujęcie klasyczne nazywane jest zasadą czy pryncypium naturalnej selekcji (Endler 1986: 4-5, Łastowski 2004: 77, Nowak 2004: 41, Huneman 2011: 94, Brandon 2014). Tutaj będę unikał tego określenia, ponieważ wyjaśnienie wszystkich problemów metodologicznych związanych z naturą doboru jako prawa nauki wykraczałoby poza cele artykułu.

rival of the fittest (na ten temat — zob. Endler 1986: 28, Nowak 2004: 28-32, Gregory 2009: 159, Chodasewicz 2014c: 54)²¹.

Jak zauważa wielu autorów, idea doboru naturalnego jest bardzo prosta (Endler 1986: 27, Gregory 2009: 163, Okasha 2013: 18). Mimo to z ujęciem klasycznym związanych jest kilka niewiadomych, np. czy każda zmiana frekwencji cech w populacji (wyłączając dryf genetyczny) jest przykładem naturalnej selekcji. W kontekście tego pytania często rozważany jest przykład „czystego uboju” (*pure culling*, Godfrey-Smith 2007: 494-495; 2013: 40). Możemy wyobrazić sobie sytuację, w której zmiana frekwencji cech w populacji zachodzi wyłącznie na skutek eliminacji części osobników o określonych cechach. Czy jest to ewolucja drogą doboru? Na pierwszy rzut oka tak, skoro została zmieniona frekwencja cech w populacji. Wielu badaczy nie jest jednak skłonnych na to przystać, ponieważ w takim wypadku nie mamy do czynienia z rozmnażaniem (Godfrey-Smith 2007: 494-495; 2013: 40). Definicję ewolucji należy uzupełnić tak, aby dotyczyła zmiany między pokoleniami. Wymusza to modyfikację podziału zjawisk na selekcje i nioselekcje. Jak jednak pokażę, nie wszyscy zgadzają się na taką korektę.

4. UJĘCIE REPLIKATOROWO-INTERAKTOROWE

Inne ujęcie zasady doboru przedstawili biolog Richard Dawkins i filozof David L. Hull. W jednym z wariantów głosi ono, że „dobór to zróżnicowane przeżywanie replikatorów względem ich alleli” (Dawkins 2003: 119). Replikator to coś zdolnego do skopiowania się, a interaktory (terminologia Hulla) lub wehikuły przetrwania (terminologia Dawkinsa) to mniej lub bardziej złożone twory, które jako zintegrowane całości oddziałują ze środowiskiem, co z kolei skutkuje zróżnicowaną replikacją replikatorów (Hull 1980, Dawkins 2003, 2007)²². Idealny replikator powinien cechować

²¹ Nieporozumienie wzięło się stąd, że Wallace'owi udało się przekonać Darwina, iż termin „dobór naturalny” może być przez niektórych uznany za zbyt antropomorficzny i że lepiej w związku z tym posłużyć się sformulowaniem Herberta Spencera „przeżycie najstosowniejszego”. Hasło „przeżycie najstosowniejszego” nie jest dobrym opisem mechanizmu doboru, ponieważ ani nie uwzględnia aspektu środowiskowego (relacja cecha–środowisko), ani czasowego (zmiana w czasie / między pokoleniami), ani nie precyzuje wymagań, które muszą być spełnione, by zjawisko to zaszło. Dało jednak asumpt do krytyki, że „najstosowniejszy” to „ten, co przeżył”, a zatem „przeżycie najstosowniejszego” to tyle co „przeżycie tych, co przeżyli”. Podstawowy mechanizm teorii ewolucji miałby więc być opisywany przez tautologię. Nieporozumienie to zostało utrwalone przez Karla Poppera (Endler 1986: 28, Chmielewski 2003: 112-116, Dawkins 2003: 230-232, Nowak 2004: 28-29, Łomnicki 2012: 17, zob. też Chodasewicz 2014c: 53-54).

²² Hull tak charakteryzuje proces doboru: „*replicator*: an entity that passes on its structures directly in replication, *interactor*: an entity that directly interacts as cohesive whole with its environment in such way that replication is differential. With the aid of these two technical terms, the selection process itself can be defined: *selection*: a process in which the differential extinction and proliferation of interactors cause the differential perpetuation of the replicators that produced them” (Hull 1980: 318).

się „długowiecznością”, „płodnością” i „wiernością”. Oznacza to, że musi być w stanie tworzyć własne kopie potomne (płodność) o wysokim podobieństwie do rodzica (wierność), zdolne do zachowania wyjściowej struktury przez wiele kolejnych pokoleń (długowieczność) (Hull 1980: 317, Dawkins 2003: 116). Idealny replikator powinien mieć też charakter czynny (sprawczy), co oznacza, że ma być zdolny do przyczynowego wpływu na częstotliwość swojego kopiowania (Dawkins 2003: 114).

Gen (replikator) jest w ujęciu Dawkinsa–Hulla podstawową jednostką doboru. Z tego względu zasadniczo nie jest tożsamy z genem w sensie cistronu — odcinka DNA kodującego określone białko. Replikatorem staje się każdy fragment DNA, którego rozerwanie w procesie rekombinacji (*crossing-over*) jest na tyle mało prawdopodobne, że może być „zauważony” przez dobór. Zbyt duże fragmenty DNA nie mogłyby spełnić postulatu długowieczności (Dawkins 2003: 120-121).

Sformułowanie Dawkinsa–Hulla już na pierwszy rzut oka różni się od ujęcia klasycznego, choć wielu autorów posługuje się nimi zamiennie (zob. Godfrey-Smith 2013: 32). Okasha wskazuje wiele powodów, dla których — mimo dużej popularności tej koncepcji — nie jest ona równie dobra (tj. nie chwytą istoty ewolucji przez naturalną selekcję) co sformułowanie lewontinowsko-maynardowskie. Po pierwsze, ujęcie standardowe jest prostsze, ponieważ posługuje się tylko jednym typem przedmiotów, a propozycja Dawkinsa–Hulla odwołuje się do dwóch — replikatorów i interaktorów. Po drugie, Okasha (za Stephenem J. Gouldem) wskazuje na historyczny paradoks: jeśli w celu opisu naturalnej selekcji konieczne jest odwołanie się do wskazanych dwóch typów przedmiotów, to jak Darwin mógł sformułować zasadę doboru naturalnego²³? Po trzecie, przekazywanie genów (rozumianych jako odcinki „kwasów nukleinowych lub jakichkolwiek innych cząsteczek”) od rodziców do potomstwa nie jest logicznie konieczne do zajścia dziedziczenia (argument Godfreya-Smitha). Po czwarte, dziedziczenie może zachodzić także na skutek epigenetyczny i/lub kulturowy. Także tą drogą mogą być przekazywane cechy, które odpowiadają za zmienność prowadzącą do selekcji (argument Evy Jablonki). Wreszcie, Okasha — podążając za Jamesem Griesemerem — podkreśla fakt, że cechy, którymi opisuje się replikator (długowieczność, wierność kopiowania itd.), same wymagają ewolucyjnego wyjaśnienia. Innymi słowy, są one dość zaawansowanym tworem darwinowskiej ewolucji i z tego powodu nie mogą stanowić dla niej warunków wstępnych (Okasha 2013: 15-16).

Zastrzeżeń tych nie należy rozumieć w ten sposób, że ujęcie replikatorowo-interaktorowe jest nieprawdziwe lub skrajnie niepoprawne (gdy rozpatrujemy znane nam formy życia). Chodzi raczej o to, że nie podaje opisu minimalnych warunków

²³ Należy jednak odnotować, że niektórzy autorzy powoływali się na argument odwrotny: teoria ewolucji Darwina *implicite* zawierała już przesłanki na temat natury dziedziczenia, z czego nie zdawał sobie sprawy sam Darwin (Küppers 1991: 169-170). Pytanie tylko, czy istotnie zakładała coś więcej niż tezę, że dziedziczenie nie może odbywać się za sprawą uśredniania wartości cech (*blending inheritance*).

doboru, ponieważ nakłada dodatkowe wymagania, które — jak się wydaje — nie są niezbędne²⁴.

5. CZY WARUNKI DOBORU WYMAGAJĄ REWIZJI?

Przewaga ujęcia klasycznego nad replikatorowym nie oznacza jednak, że jego panowanie jest całkowite. W ostatnich latach pojawili się orędownicy konkurencyjnych sformułowań. W przeciwieństwie do zwolenników wprowadzania drobnych zmian do ujęcia standardowego (zmiany stopnia idealizacji, funkcji metodologicznych) dążą oni do radykalnego ograniczenia liczby wymagań, które muszą zostać spełnione, by zaszła naturalna selekcja.

Autorem jednej z takich propozycji jest Pierrick Bourrat. Zgodnie z jego koncepcją ani rozmnażanie, ani dziedziczenie nie są konieczne do doboru. Wystarczy obecność dużej liczby jednostek, które różnią się między sobą, a różnice między nimi przekładają się na odmienne szanse przetrwania. Jeśli warunki te będą spełnione, to frekwencja cech w zbiorze (populacji) będzie się zmieniać w czasie (Bourrat 2014: 519-521). Dla Bourrata przykładem doboru jest więc „czysty ubój”, który odrzucany był przez innych teoretyków²⁵.

Wbrew temu jednak, co sądził na ten temat Godfrey-Smith, nie chodzi jedynie o spór werbalny o to, jak bardzo rozszerzyć lub zacieśnić odniesienie pojęcia doboru. Zaproponowana przez Bourrata rewizja warunków doboru ma swoje źródło w pracach Leigh Van Valena i Dawkinsa. Pierwszy zauważył, że dobór ze względu na przeżywalność może zachodzić już w świecie nieorganicznym — np. w wypadku erozji różne skupiska mineralne w obrębie skały mogą mieć odmienne szanse na przetrwanie (Bourrat 2014: 519). Drugi z kolei twierdził, że darwinowska idea przetrwania tego, co najlepiej dostosowane, jest w istocie odmianą przetrwania tego, co najstabilniejsze. W stworzonym przez Dawkinsa scenariuszu następuje jednak szybkie przejście od selekcji molekuł ze względu na stabilność do powstania pierwszego replikatora na skutek jakiegoś mało prawdopodobnego, choć możliwego zdarzenia (Bourrat 2014: 535). Połączenie tych dwóch idei pozwoliło Bourratowi stworzyć model, w którym reprodukcja i dziedziczenie są (a raczej okazują się) adaptacjami pojawiającymi się w populacji jednostek, które pierwotnie nie miały tych cech. Mo-

²⁴ W ostatnim czasie nadrzędności ujęcia replikatorowego bronił Nanay (2011). Jego argumentacja mija się jednak z celem już na samym początku, ponieważ miesza fakt, że selekcja jest procesem dwuetapowym (pierwszym etapem jest produkcja genetycznie zróżnicowanego potomstwa, drugim właściwa selekcja), z faktem, że dobór musi wymagać dwóch typów jednostek (genów i wehikułów przetrwania). W istocie pierwsze stwierdzenie wcale nie jest kontrowersyjne w ujęciu klasycznym (zob. Endler 1986: 12-15).

²⁵ Główny argument Okashy (2013: 214) dotyczył tego, że tylko rozmnażanie jest niezbędne do ewolucji kumulatywnej.

del ten nie ma charakteru wyłącznie werbalnego: potwierdzają go przeprowadzone przez autora symulacje komputerowe.

Aby możliwa była zmiana polegająca na przejściu od populacji „przeżywaczy” (*survivors*) do populacji replikatorów (w sensie zbliżonym do Dawkinsowskiego), konieczne jest, aby jednostki miały zdolność mutacji. Istnieje więc określona szansa, że jeden z przeżywaczy przekształci się w prokreatora (*procreator*) — jednostkę zdolną do reprodukcji, ale bez zdolności dziedziczenia (jakichkolwiek) cech. Kolejne etapy to przekształcenie prokreatora w zawodnego minimalnego reproducerza (*unreliable minimal reproducer*) — jednostkę zdolną do dziedziczenia zdolności rozmnażania się, ale w stopniu niemożliwym do przewidzenia. W populacji zawodnych reproducerów pojawiają się następnie niezawodni minimalni reproducerzy (*reliable minimal reproducers*), zdolni do dziedziczenia zdolności do rozmnażania w przewidywalnym zakresie, a następnie reproducerzy (*reproducers*) wykazujący przewidywalną zdolność do dziedziczenia nie tylko samej zdolności do rozmnażania, lecz także jej stopnia (Bourrat 2014: 522-530). Dalej mamy darwinowskich reproducerów (*Darwinian reproducers*), którzy charakteryzują się dodatkowo dziedzicznym dostosowaniem: „dziedziczenie jednej lub wielu cech ma konsekwencje w przeżywalności lub płodności jednostek będących nośnikami tych cech” (Bourrat 2014: 530-534). Ostatni etap to powstanie replikatorów jednostek, w wypadku których stopień odziedziczalności określonej cechy równa się 1 (100%) (Bourrat 2014: 534).

Komputerowa symulacja oparta na tym modelu ma pokazać, że taki scenariusz jest logicznie możliwy, tj. możliwa jest opisywana przezeń ewolucja nawet wtedy, gdy prawdopodobieństwa mutacji będą stosunkowo małe²⁶. W przeprowadzonych przez Bourrata symulacjach mutanty upowszechniają się w populacji. Okazuje się więc, że reprodukcja i dziedziczenie nie stanowią warunków koniecznych doboru i mogą zostać historycznie wyprowadzone z warunków bardziej fundamentalnych. Warto jednak podkreślić — czego moim zdaniem sam autor koncepcji nie czyni wystarczająco wyraźnie — że niezbędna jest zdolność jednostek do mutacji. Dla biologów jest oczywiste, że mutacje jako źródło zmienności są „paliwem doboru”. Jednak klasyczne sformułowania milczą na ten temat. Jest tak zapewne dlatego, że do pojawienia się samej selekcji (gdy nie interesuje nas, czy ewolucja ma być długotrwała i kumulatywna) wystarczy dostępna już zmienność. Okazuje się jednak, że istnienie nowej zmienności jest warunkiem zmiany sposobu ewoluowania — przejścia od swego ro-

²⁶ Modelu tego nie należy jednak traktować jako dosłownej rekonstrukcji pierwotnych etapów ewolucji życia, ponieważ wartości są w nim dobrane stosunkowo arbitralnie. Co być może warto podkreślić, kolejne etapy symulacji nie następują w sposób ciągły, lecz wychodzą od ustalonego przez badacza składu populacji złożonego z jednostek powstałych w poprzednich eksperymentach. Choć może to mieć znaczenie, gdybyśmy chcieli rozpatrywać ten model w kontekście badań nad powstaniem życia, nie wydaje się to istotne dla zilustrowania logicznej możliwości pojawienia się rozmnażania i dziedziczenia jako adaptacji w populacji niecechującej się tymi własnościami.

dzaju „protodoboru” do doboru ujmowanego standardowo (zob. też Godfrey-Smith 2013: 41-44)²⁷.

W nieco innym kierunku podążają analizy Frédérica Boucharda, który podobnie jak Bourrat zakłada, że podstawowymi warunkami są jedynie zmienność i zróżnicowana przeżywalność. Sądzi jednak, że postulowanie istnienia populacji w ogóle nie jest potrzebne. Co więcej, pojęcie populacji jest jego zdaniem nieściśle, wymaga bowiem podania kryterium przypisania do niej poszczególnych osobników, co w wielu wypadkach jest problematyczne (Bouchard 2014a: 389; 2014b: 258-261)²⁸.

Analizy Boucharda wychodzą od badania ewolucji układów wielogatunkowych, np. relacji gospodarz–symbiont, gdzie obecność lub nieobecność symbionta może w określonych warunkach w istotny sposób zmienić dostosowanie gospodarza. W pewnych sytuacjach — gdy nabycie symbionta wynika z określonych czynników zewnętrznych — może dojść też do powstania zbiorowości, która przestaje być jednorodną populacją. Wówczas, zdaniem Boucharda (2014a: 385-389), lepiej analizować ewolucję takiej zbiorowości nie w kategoriach zróżnicowanej reprodukcji poszczególnych osobników, lecz w kontekście zwiększenia przeżywalności konglomeratu jako całości. Intencją Boucharda jest nie tyle całkowita rewizja warunków doboru, ile raczej wskazanie, że w określonych wypadkach ujęcie odwołujące się wyłącznie do zmienności i zróżnicowanego przeżywania jest lepsze od koncepcji populacyjno-trójwarunkowej proponowanej przez Lewontina i innych (Bouchard 2014a: 389-390).

W podobnym kierunku, choć wychodząc od refleksji nad zupełnie innymi przykładami, podążają analizy Andrzeja Gecowa. Jest on radykalniejszy od Boucharda, ponieważ zakłada, że zmienność i eliminacja są fundamentalnymi warunkami doboru. Rozmnażanie nie należy do wymagań podstawowych — choć musi się pojawić, jeśli proces doboru ma być kumulatywny (Gecow 2013: 100-101, 105). Nad podstawową formą doboru mogą zostać jednak nadbudowane mechanizmy bardziej zaawansowane (uwzględniające np. krzyżowanie się organizmów i konkurencję między nimi, a zatem wymagające istnienia populacji — Gecow 2009: 430-435; 2013: 106). W wypadku elementarnej formy doboru istnienie populacji nie jest jednak konieczne. Gecow zauważa, że w wypadku organizmów (szczególnie jednokomórkowych), które rozmnażają się wyłącznie wegetatywnie, trudno mówić o istnieniu populacji w sensie, w którym najczęściej posługujemy się tym terminem. Jeśli bowiem

²⁷ Warto zaznaczyć, że Bourrat kontestuje użycie podobnych określeń (np. *weak evolution by natural selection*), ponieważ nie są to dla niego „upośledzone” formy selekcji (jak dla innych autorów), lecz mogą prowadzić do powstania adaptacji (którymi są także reprodukcja i dziedziczenie, Bourrat 2014: 521-522).

²⁸ Zarówno pojęcia osobnika, jak i populacji są problematyczne, zwłaszcza gdy wyjdziemy poza domenę zwierząt wyższych. Wyczerpujące opisanie tych zagadnień wykracza poza ramy tego artykułu. Na temat koncepcji i definicji osobnika — zob. Pepper, Herron 2008, Folse III, Roughgarden 2010, Clarke 2012, 2013; o pojęciu populacji — zob. Jonckers 1973, Debouzie 1999, Waples, Gaggiotti 2006. Pewne uwagi o populacji także w następnej części.

nie ma między osobnikami krzyżowania, to nie tworzą one populacji mendlowskiej. Fakt ten nie ma jednak wpływu na to, że przedstawiciele poszczególnych nitek ewolucyjnych mogą zostać wyeliminowani (w konfrontacji ze środowiskiem) ze względu na posiadane przez nich własności. Taka eliminacja może prowadzić do śmierci całej nitki.

Oczywiście, dany osobnik może mieć więcej potomków, jeśli jednak znajdą u nich mutacje, to natychmiast tworzą one „czoła” nowych nitek, których dostosowanie może być diametralnie różne od *fitness* nitki wyjściowej. Powoduje to różnice w ewoluowaniu organizmów. Inaczej ewoluują te zdolne do krzyżowania się, inaczej te rozmnażające się wyłącznie wegetatywnie (Gecow 2014a: 373-374; 2008, 2013). W pierwszym wypadku informacja kodująca określoną cechę może zostać zachowana w populacji nawet wtedy, gdy wyeliminowane zostaną wszystkie osobniki, w których fenotypach ona występowała. W drugim eliminacja nosicieli pociąga za sobą konieczność wytworzenia danej cechy od nowa. Gecow (2014a: 374) jest zdania, że powoduje to szybszą ewolucję organizmów zdolnych do krzyżowania się ze względu na większy zasób potencjalnie dostępnej zmienności.

Koncepcja Gecowa wydaje się spójna, ale przysparza pewnych problemów metodologicznych. Nie wiadomo, jak mierzyć *fitness* „czoła” nitki filetycznej w wypadku braku porównania. W genetyce populacyjnej oblicza się najczęściej dostosowanie względne, ponieważ jego bezwzględna miara prowadzi do licznych trudności i paradoksów (zob. Endler 1986: 33-38, Dawkins 2003: 230-248)²⁹. Nie zmienia to jednak faktu, że jest logicznie możliwe, by selekcja dotyczyła zbioru jednoelementowego³⁰.

6. PRZESTRZEŃ DARWINOWSKA

W odwrotnym kierunku idą natomiast rozważania Petera Godfrey-Smitha, który sądzi, że naturalna selekcja zachodzi tam, gdzie mamy do czynienia ze zbiorami rozmnażających się osobników. Rozszerzenie pojęcia naturalnej selekcji na grupy bytów niezdolnych do rozmnażania jest jego zdaniem sztucznym „naciąganiem” teorii i w dużej mierze wywołuje czysto werbalny spór (Godfrey-Smith 2013: 40). Badacz podaje jednak interesującą rację, dla której powinniśmy uznać, że ewolucja

²⁹ Jeśli przyjmiemy, że miarą dostosowania jest prawdopodobieństwo bezwzględnego wyginięcia jakiegoś allelu i/lub czas bezwzględnego wyginięcia jakiegoś allelu, to po odpowiednio długim czasie prawdopodobieństwo wyginięcia dla każdego allelu zawsze wyniesie 1 (Endler 1986: 34-35). Podobnie, jeśli przyjmiemy, że miarą dostosowania stanowi bezwzględna liczba potomków, to po wystarczająco długim okresie albo wszyscy będą moimi potomkami, albo też nikt nim nie będzie (Dawkins 2003: 236).

³⁰ Można by przekonywać jednak, że selekcja dotyczyłaby zbioru jednoelementowego w sposób wtórny, tzn. życie było początkowo i jest przede wszystkim zjawiskiem kolektywnym, a tylko niekiedy dochodzi do redukcji liczności niektórych podzbiorów do singletonów. Pierwotnie zbiorowy charakter życia został odziedziczony po masowym charakterze reakcji chemicznych, które dały początek pierwszym organizmom. Więcej na ten temat w części 9.

przez naturalną selekcję wymaga rozmnażania. Chodzi o to, że naprawdę ciekawe przypadki ewolucji to te, w których jest ona kumulatywna. Nie tylko prowadzi do zmiany frekwencji cech w populacji, lecz także do powstania u jej członków złożonych adaptacji. To zdaniem Godfreya-Smitha (2013: 40-43) jest niemożliwe w wypadku braku rozmnażania. Podobnym argumentem, jak już wspomniałem, posługiwał się Okasha (2013: 214). Z tego względu „czysty ubój” nie może być uznawany za przykład naturalnej selekcji.

Jeśli przedstawione analizy Bourrata są poprawne, to Okasha i Godfrey-Smith nie mają racji, przynajmniej gdy przedmiotem analiz jest powstanie życia. Nawet Bourrat nie odrzuca jednak koncepcji populacji jako istotnego warunku ewolucji drogą doboru naturalnego. Co jednak wiąże osobniki w populację?

Często zbyt łatwo udziela się odpowiedzi na to pytanie³¹. Sytuacja jest prosta jedynie wtedy, gdy mamy do czynienia z osobnikami, które rozmnażają się płciowo lub przynajmniej mają zdolność do krzyżowania (jak np. w wypadku orzęsków). Grupa takich osobników (populacja mendlowska) ma wspólną pulę genową. Co jednak z osobnikami, które rozmnażają się wyłącznie wegetatywnie? W tej kwestii analizy Godfreya-Smitha są niezwykle przydatne. Wskazuje on bowiem na co najmniej dwa typy powiązań przyczynowych, które konstytuują populację — wspólne pochodzenie oraz konkurencję (Godfrey-Smith 2013: 49, 51-52). Co ciekawe, konkurencja stanowiła istotny warunek selekcji dla Darwina i Augusta Weismanna, potem jednak została wyrugowana z zestawień jej podstawowych warunków (Godfrey-Smith 2013: 17-18, zob. też Nowak 2004: 22-23, Gregory 2009: 157-159, Huneman 2011: 99). Godfrey-Smith jest jednak daleki od sądu, że te kryteria pozwalają wyróżnić populację w sposób bezdyskusyjny. Twierdzi raczej, że są to jedne z wielu „powiązań przyczynowych”, które mogą posłużyć do takiego wyróżnienia (Godfrey-Smith 2013: 49). Inaczej mówiąc, z jednej strony, klasyfikowanie jednostki jako należącej do populacji nigdy nie jest do końca ostre; z drugiej — nie ma też wyłącznie konwencjonalnego charakteru.

Takie rozumowanie może wydawać się niezadowolające, jednak wpisuje się w całość rozważań Godfreya-Smitha, który — jak sam podkreśla — stara się rozwinąć myśl Ernsta Mayra wyrażoną w klasycznym artykule z 1976 r. *Typological versus Population Thinking* (Mayr 2006). Jak wiadomo, Mayr postanowił zadać tam ostateczny cios wywodzącemu się od Platona przekonaniu, że osobniki występujące w przyrodzie są realizacją pewnego określonego archetypicznego wzorca, a wszelkie odstępstwa od niego stanowią „chwilowe wypaczenia” spowodowane „negatywnym” wpływem środowiska. W rzeczywistości jest zupełnie inaczej: zmienność

³¹ Populacja bywa definiowana jako (1) zbiór osobników zamieszkujących to samo siedlisko, (2) zbiór osobników tego samego gatunku zamieszkujących dane siedlisko posiadających wspólną pulę genową (Berthet 2006: 708). W pierwszym przypadku kryteria są zbyt słabe i arbitralne, w drugim pojawia się odwołanie do pojęcia gatunku, którego najczęściej przywoływana definicja (tzw. biologiczna definicja gatunku) sama korzysta z pojęcia populacji. Problematyczne może być też to, co w danych okolicznościach należy uważać za osobnika (Clarke 2012, 2013). Było to powodem krytyki pojęcia populacji przeprowadzonej przez Boucharda.

w populacji jest normą — stanowi „paliwo” i warunek zachodzenia darwinowskiej ewolucji (Mayr 2006: 326-327, Godfrey-Smith 2013: 11). Godfrey-Smith postanawia pójść o krok dalej i pokazać, że także same warunki darwinowskiej ewolucji (jak np. rozmnażanie, dziedziczenie czy przynależność do populacji) tworzą swoiste kontinuum, w obrębie którego w różnym stopniu się przejawiają (2013: 11-15, Witteveen 2009: 207-209). Na użytek owego „kroku dalej” Godfrey-Smith tworzy koncepcję przestrzeni darwinowskiej (*Darwinian space*), czyli:

trójwymiarowego układu współrzędnych, którego osie reprezentowałyby stopień dokładności dziedziczenia, zależności dostosowania od wewnętrznych własności (*intrinsic properties*) osobników³², ciągłości/płynności (*continuity/smoothness*) tzw. *fitness landscape*³³, a w razie potrzeby także innych kluczowych parametrów układu (jak np. konkurencji reprodukcyjnej, stopnia zmienności). W takim układzie współrzędnych wartości niektórych zmiennych mogłyby być np. równe zero (np. populacja nie rozmnaża się, nie wykazuje zmienności itp.), co oddalałoby populację takich obiektów od klasycznej populacji darwinowskiej (opisywanej „z grubsza” przez ujęcie standardowe) (Chodasewicz 2015a: 364-365, patrz Godfrey-Smith 2013: 63-67).

Godfrey-Smith wyróżnia trzy podstawowe typy populacji darwinowskich: minimalną, paradygmatyczną i marginalną. Minimalna to taka, która czyni zadość wymaganiom stawianym przez klasyczne ujęcie doboru, w paradygmatycznej może zachodzić ewolucja kumulatywna i pojawiają się złożone adaptacje, natomiast określenie „populacja marginalna” odnosi się do tych zjawisk, które mają tylko częściowo darwinowski charakter (Godfrey-Smith 2013: 41-42). Przestrzeń darwinowska odgrywa rolę heurystyczną: nie tylko umożliwia klasyfikację znanych nam fenomenów biologicznych i okołobiologicznych, lecz także pozwala poszukiwać nowych, z których istnienia nie zdawaliśmy sobie dotychczas sprawy (zob. Godfrey-Smith 2013: 65-66).

³² Godfrey-Smith zdaje sobie sprawę z filozoficznych trudności związanych z bezwzględnym odróżnieniem własności wewnętrznych (*intrinsic properties*) od zewnętrznych (*extrinsic properties*). Dlatego też przez własności wewnętrzne rozumie te, które raczej nie zależą od zewnętrznych czynników (przykładem może być skład chemiczny). W kontekście biologii chodzi o własności, które są adaptacjami organizmów. Należy przy tym pamiętać, że organizmy nie funkcjonują w próżni i ich własności zewnętrzne mogą wchodzić w różne relacje z własnościami otoczenia. Mogą więc pojawić się własności zewnętrzne (relacyjne) będące konsekwencją istnienia określonych własności wewnętrznych (Godfrey-Smith 2013: 53-56).

³³ „Idea *fitness landscape* została wprowadzona przez S. Wrighta. Jest to trójwymiarowa przestrzeń reprezentująca zależność między dostosowaniem a własnościami osobników (fenotypowymi lub genetycznymi). Dostosowanie jest reprezentowane w tej przestrzeni jako wysokość. Jeśli niewielkie różnice między osobnikami wpływają na znaczne różnice dostosowania, krajobraz jest [...] [poszarpany] (*rugged*); jeśli jest przeciwnie, krajobraz jest płynny (*smooth*)” (Chodasewicz 2015a: 365, zob. Godfrey-Smith 2013: 57).

7. ENDLER KONTRA GODFREY-SMITH

Godfrey-Smith wychodzi z założenia, że nie ma takiego ujęcia doboru, które obejmowałoby wszystkie możliwe przypadki tego zjawiska. Standardowe sformułowania są podważane za pomocą różnych kontrprzykładów (Godfrey-Smith 2007: 489), np. ujęcia Maynarda Smitha i Lewontina nie radzą sobie z doбором stabilizującym (Godfrey-Smith 2007: 503-504; 2013: 25). Szczegółowa analiza poglądów Godfreya-Smitha i polemika z jego stanowiskiem (zwłaszcza analiza wszystkich argumentów metodologicznych) wykracza poza ramy tego artykułu. Chciałbym jednak omówić Godfreyowskie spojrzenie na propozycję Endlera, która zdaje się uwzględniać wszelkie możliwe detale.

Jak pisałem, Godfrey-Smith uważa, że istnieją dwie grupy naturalnojęzykowych (niematematycznych) ujęć doboru naturalnego: „przepisy na zmianę” (*recipes for change*) i podsumowania wszystkich możliwych przypadków (*summaries*). Pierwsze pozwalają przewidywać, w jakich warunkach zajdzie ewolucyjna zmiana, ale ceną za to jest idealizacja. „Przepisy” dotyczą więc określonego modelu, który nie we wszystkich przypadkach przystaje do rzeczywistości. Według Godfreya-Smitha taki charakter mają ujęcia Maynarda Smitha i Lewontina. Z kolei „podsumowania” chcą objąć wszystkie możliwe przypadki selekcji kosztem utraty mocy predykcyjnej (Godfrey-Smith 2013: 19-20, 174). Godfrey-Smith (2013: 174) twierdzi, że taki charakter ma *de facto* ujęcie Endlera, mimo że w zamyśle było przepisem na zmianę. Główny zarzut przeciwko pomysłowi Endlera zasadza się na obserwacji, że przyjęta przez niego szeroka koncepcja dostosowania („relacja między tą cechą a zdolnością kojarzenia się, zdolnością zapładniania, płodnością i/lub szansą przetrwania” — Endler 1986: 4) nie pozwala na podanie jego jednolitej miary, co uniemożliwia przewidywanie. Dlatego też, mimo że koncepcja Endlera radzi sobie z wieloma trudnościami, na które natrafiają ujęcia Lewontina i Maynarda Smitha³⁴, nie stanowi rozwiązania idealnego (Godfrey-Smith 2013: 173).

Zasadniczo jednak nie jest jasne, dlaczego o ujęciu Endlera nie mamy myśleć jako o ogólnej regule, z której wyprowadzamy prawa (konkretyzacje) na użytek różnych wypadków szczegółowych, w których *fitness* jest definiowana w określony sposób. Wygląda to tak, jakby Godfrey-Smith najpierw krytykował zwolenników ujęcia klasycznego za to, że usiłują upiec dwie pieczenie na jednym ogniu (połączyć przepisy na zmianę z ujęciem wszystkich możliwych przypadków), a następnie odrzucał koncepcję Endlera, ponieważ nie jest ona w stanie spełnić tego — wcześniej skrytykowanego — wymagania. Z punktu widzenia prowadzonych tu rozważań ewentualne trudności z operacjonalizacją ujęcia Endlera nie stanowią zasadniczego problemu. Sądzę, że jego

³⁴ Jak widzieliśmy (część 3), chodzi m.in. o to, że ujęcia Lewontina i Maynarda Smitha nie radzą sobie z sytuacjami, w których mimo istnienia doboru (spełnienia wszystkich warunków) nie następuje zmiana frekwencji cech w populacji.

definicja śmiało może być uznana za zwięźczenie podejścia klasycznego i jako taka pretendować do roli „podstawy” dla ewolucyjnych definicji życia.

8. CZEGO NIE ZAKŁADA UJĘCIE KLASYCZNE?

Zanim przejdę do porównania poszczególnych ujęć warunków doboru ze względu na ich konsekwencje dla ewolucyjnego nurtu definiowania życia, przedstawię pogłębioną analizę ujęcia klasycznego. Pozwoli mi to pokazać, jak w istocie minimalne wymagania nakłada ono na systemy zdolne do podlegania darwinowskiej ewolucji.

Warunki zajścia doboru naturalnego mają wysoce abstrakcyjny charakter³⁵. Oznacza to, że dobór zajdzie wszędzie tam, gdzie są one spełnione, niezależnie od tego, czym będą byty należące do badanej populacji (Endler 1986: 23, Jablonka, Lamb 2005: 11, Godfrey-Smith 2013: 18, Okasha 2013: 10). Używając języka filozofii nauki, można powiedzieć, że własności niezbędne do doboru (jak np. rozmnażanie) mogą być realizowane przez różne struktury fizyczne (zob. Chodasewicz 2013, 2014c). Co więcej, ujęcie klasyczne nie zawiera wielu założeń, które zazwyczaj przyjmujemy, gdy myślimy o znanym nam życiu. W szczególności nie zakłada nic na temat:

- (1) źródeł zmienności i jej charakteru — np. czy ma charakter kierunkowy³⁶,
- (2) natury dziedziczenia — np. czy ma ono charakter mendlowski; czy konieczne jest rozdzielenie fenotyp–genotyp; czy wystarczy, że potomstwo jest bardziej podobne do rodziców niż do innych losowo dobranych osobników populacji³⁷,
- (3) natury reprodukcji — np. czy istnieje fizyczna ciągłość (*material overlap*) między rodzicami a potomstwem³⁸; jaki jest stopień dokładności reprodukcji,

³⁵ Jak wspominałem (część 3, przyp. 20), często mówi się o doborze jako o prawie nauki.

³⁶ Standardowo w biologii przyjmuje się, że głównym źródłem zmienności są mutacje genowe oraz rekombinacje genetyczne (zob. Krzanowska 2002: 36–44). Mutacje mają charakter losowy (bezkierunkowy) w tym sensie, że ich wystąpienie jest niezależne od zmiany powodowanej przez nie w dostosowaniu osobnika (Krzanowska 2002: 39). Zwykle zakłada się też, że cechy dziedziczne są zapisane w genach rozumianych jako odcinki DNA/RNA, a zmiany w nich powstają na skutek działania czynników fizycznych (promieniowania, temperatury). Dwa ostatnie twierdzenia mogą być jednak traktowane jako pewne uproszczenia, okazuje się bowiem, że nie wszystkie zmiany muszą być neutralne pod względem dostosowania i nie wszystkie nośniki informacji dziedzicznej sprowadzają się do kwasów nukleinowych (Jablonka, Lamb 2005: 1, por. Jablonka, Raz 2009, Gecow 2010).

³⁷ Na to, że jedynie podobieństwo do rodziców ma zasadniczy charakter, a brak jest konieczności np. transmisji określonych molekularnych nośników dziedziczenia, wskazywał Godfrey-Smith (2007: 493–494; 2013: 33–34). Z kolei Jablonka ze współpracownikami, Gecow oraz Endler podkreślali możliwość istnienia wielu sposobów dziedziczenia (Endler 1986: 25–26, Jablonka, Lamb 2005, Jablonka, Raz 2009, Gecow 2010: 30–37).

³⁸ Konieczności istnienia tego związku dowodził Griesemer, jednak Godfrey-Smith (2013: 83–84) przekonująco pokazał, że wymaganie to jest zbędne.

- (4) charakteru czynników selekcyjnych — np. czy są biotyczne, abiotyczne; czy działają intencjonalnie³⁹,
- (5) charakteru ewolucji — np. czy jest kumulatywna; czy można wskazać jej długofalowy kierunek⁴⁰,
- (6) istnienia lub braku dodatkowych mechanizmów ewolucji, np. lamarckowskich⁴¹,
- (7) konieczności istnienia konkurencji między członkami populacji,
- (8) genezy ewoluujących bytów, tj. tego, czy mamy do czynienia z życiem powstałym w sposób spontaniczny (ewolucja chemiczna), czy sztucznym (skonstruowanym przez człowieka lub inną istotę rozumną)⁴².

Oczywiście, ustalenie, które z tych możliwości są urzeczywistnione w poszczególnych wypadkach, jest kwestią biologicznych badań empirycznych, a nie spekulacji.

9. RÓŻNE UJĘCIA DOBORU A DEFINIOWANIE ŻYCIA

Przyjrzyjmy się teraz konsekwencjom odmiennych sformułowań warunków doboru dla ewolucyjnych definicji życia (tabela 1)⁴³:

³⁹ Chociaż Darwin skonstruował swoją teorię doboru naturalnego tylko na zasadzie *analogii* do doboru sztucznego (co zakłada ich odrębność), to różnica między tymi procesami nie jest fundamentalna (Gayon 1992: 53, Gregory 2009: 160, Godfrey-Smith 2007: 493). Owszem, odróżnienie doboru naturalnego od sztucznego jest niekiedy istotne z naukowego (lub filozoficznego) punktu widzenia (Koteja 2009: 461, Chodasewicz 2015b: 67), ale na najwyższym poziomie abstrakcji oba procesy są zasadniczo tożsame, ponieważ istnienie intencji stojącej za wyborem określonych osobników wpływa co najwyżej na kierunek zmian w populacji, nie zmienia zaś samej natury procesu (nadal mamy do czynienia z populacją, w której osobniki o określonych cechach zostawiają więcej potomstwa ze względu na istnienie takiej, a nie innej relacji między tą cechą a czynnikiem selekcyjnym). Stwierdzenia tego nie należy mylić z nieweryfikowalnym przypuszczeniem o istnieniu celu procesu ewolucji jako całości.

⁴⁰ Niekiedy pojawiają się postulaty, by uznać, że ewolucja ma w tym sensie kierunek, że prowadzi do nawarstwiania się określonego typu zmian, np. wzrostu złożoności organizmów. Są to jednak poglądy wzbudzające znaczne kontrowersje (zob. Korzeniewski 2005: 22-25).

⁴¹ Często uważa się, że ewolucja darwinowska wyklucza ewolucję lamarckowską (zob. np. Cleland, Chyba 2002: 388-389). Nie jest to jednak prawda: łatwo zauważyć, że możliwość dziedziczenia cech nabytych nie wyklucza podlegania selekcji naturalnej (Chodasewicz 2014b: 44). Dodatkowo już Lamarck dostrzegł pewne znaczenie selekcji dla przemian ewolucyjnych (Łastowski 2009: 262).

⁴² Więcej na temat relacji między definicją życia (ujmowanego darwinowsko) a jego genezą — zob. Gecow 2014b, Chodasewicz 2015b.

⁴³ Propozycja Boucharda nie została uwzględniona, ponieważ (jak widzieliśmy) nie dążył on do całkowitej rewizji fundamentalnych wymagań dla doboru, a jedynie zauważył, że dobór w niektórych wypadkach nie musi uwzględniać istnienia jednorodnej populacji i zróżnicowanej reprodukcji (Bouchard 2014a: 389-390).

| Wymagania | Ujęcie | | | |
|---|---|---|------------------------|-----------------|
| | Klasyczne | Replikatorowo- interaktorowe | Nieklasyczne (wybrane) | |
| | | | Bourrat | Gecow |
| Populacja | tak | tak | tak | nie |
| Liczba jednostek | 1 | 2 | 1 | 1 |
| Rozróżnienie fenotyp–genotyp | nie | tak | nie | nie |
| Liczba wymagań (poza zróżnicowaniem dosto- sowania) | 3 (zmienność, reprodukcja, dziedziczenie) | 3 (zmienność, replikacja, dziedziczenie) | 1 (zmienność) | 1 (zmienność) |
| Składniki dostosowania | 2 (przetrwanie i reprodukcja) | 2 (przetrwanie i replikacja) | 1 (przetrwanie) | 1 (przetrwanie) |
| Natura dziedziczenia | dowolna | określona (fizyczny przekaz substancji dziedzicznej do potomnego wehikułu prze- trwania, quasi-dyskretny charakter) | dowolna | dowolna |

Tabela 1. Konsekwencje odmiennych sformułowań warunków doboru naturalnego dla ewolucyjnych definicji życia

Widać wyraźnie, że założenie, iż życie jest układem zdolnym do podlegania darwinowskiej ewolucji, będzie miało inny sens w ujęciu klasycznym, a inny w ujęciu Gecowa, który nakłada na życie najmniejsze wymagania (pamiętajmy, że cały czas poruszamy się w ewolucyjnym nurcie definiowania życia). Istnieją jednak dwa powody, dla których podejście to nie jest zadowalające. Po pierwsze, wisi nad nami groźba nadmiernego liberalizmu: jeśli wymagania względem życia są tak małe, to czy nie będziemy mieli do czynienia ze swego rodzaju „panwitalizmem”⁴⁴? Obawę tę potęguje fakt, że (gdy bierzemy pod uwagę wyłącznie przeżywalność) nie ma obiektywnych kryteriów pozwalających odróżnić jednostkowy byt, który może podlegać działaniu doboru i skutecznie mu się opiera, od bytu, który jedynie trwa.

Po drugie, istnieje przekonanie o kolektywnym, populacyjnym charakterze życia (Chodasewicz 2014b: 43-44, zob. też Davidge 1992: 449, Zhuravlev, Avetisow 2006: 163, 170-171). Dysponujemy wieloma argumentami na rzecz tego stanowiska. Łatwo zauważyć, że mikroorganizmy występują na Ziemi licznie nawet wtedy, gdy zamieszkują ekstremalne środowiska. Wydaje się więc, że możemy tego oczekiwać od życia w ogóle. Z kolei złożone wielokomórkowe organizmy mogą niekiedy występować z dala od skupisk swojego gatunku, jednak nie mogą funkcjonować poza złożoną biosferą, w której „roi się od życia” (Chodasewicz 2014b: 44). Jest to oczywi-

⁴⁴ Celowo napisałem „panwitalizm” w cudzysłowie — oczywiście nie chodzi o to, że wszystkie przedmioty (czy też ich większość) w świecie miałyby charakteryzować się siłą życiową, a jedynie o to, że na podstawie podanych kryteriów podejrzanie wiele bytów można by klasyfikować jako ożywione.

ście argument z analogii, ale wydaje się trudny do odrzucenia. Nawet rozważając hipotetyczne mikroby pozaziemskie, trudno wyobrazić sobie istnienie pojedynczego przedstawiciela gatunku, jeśli miałby on być przystosowany do życia w warunkach, w których został znaleziony (Chodasewicz 2014b: 44). Oczywiście, może się zdarzyć, że populacja zostanie zredukowana do zbioru jednoelementowego, ale taka sytuacja jest wtórna w stosunku do „zanurzenia” w biocenozie zawierającej wiele populacji innych gatunków. Warto też zwrócić uwagę na to, że nawet w kontekście powstania życia współcześni badacze nie mówią o LUCA (*Last Universal Common Ancestor*), ostatnim wspólnym przodku domen bakterii, archeonów i eukariotów, jako o pojedynczym żywym organizmie, lecz jako o tworze zbiorowym, kolektywnym (*communal* — Woese 1998: 6856, por. Kandler 1994: 167, Weiner 2009: 507-510).

Jeśli jednak kogoś nie przekonuje taka argumentacja, to może zwrócić uwagę na pewien fakt historyczny. Dla Darwina populacyjny (zbiorowy) charakter życia był oczywisty i ważny przy formułowaniu samej teorii. Trudno wyobrazić sobie, aby Darwin mógł stworzyć teorię ewolucji, obserwując pojedynczego osobnika. Wręcz przeciwnie, obserwował populacje (naturalne i hodowlane) i panującą w nich zmienność. Nie chodzi przy tym wyłącznie o kwestie epistemologiczne, o to, że Darwin zaobserwował selekcję, lecz także o to, że tylko w zbiorowościach (spełniających określone kryteria) mógł pojawić się pewien intersubiektywnie obserwowalny proces zmiany, który nie mógłby zaistnieć w wypadku pojedynczych bytów.

Z przedstawionych względów, formułując ewolucyjną definicję życia, raczej nie opowiedziałbym się za ujęciem doboru pochodzącym od Gecowa. Z nieco innych względów nie poparłbym także ujęcia replikatorowego. Jego niewątpliwą zaletą jest to, że nie prowadzi do „panwitalizmu”. Sądzę jednak, że trzeba zgodzić się z Okashą, iż nie jest to sformułowanie minimalnych warunków doboru. Skorzystanie z niego przy definiowaniu życia (zwłaszcza w wydaniu Dawkinsowskim, bardziej przywiązany do detali naszej wiedzy o znanym życiu) prowadziłoby do mocnego „geo-” i „prezentocentryzmu”. Czyniłoby to taką definicję nieprzydatną w astrobiologii i protobiologii.

W tym miejscu warto zauważyć, że istnieje również redukcjonistyczny nurt myślenia, zgodnie z którym własności układów żywych (w tym własności niezbędne, by zachodziła ewolucja) sprowadzają się do własności tworzących je makromolekuł (Monod 1970, Küppers 1991). Przyjęcie takiej perspektywy pociąga m.in. włączenie do definicji życia elementu odwołującego się do genów jako odcinków DNA (względnie RNA) oraz określonego sposobu dziedziczenia. Propozycja ta jest trudna do obrony ze względu na argumenty astrobiologów, eksperymenty *ALife*, poszukiwania alternatywnych form życia na Ziemi, a także racje podawane przez wielu biologów ewolucyjnych i molekularnych na rzecz nieutożsamiania życia z jakąkolwiek substancją chemiczną⁴⁵.

⁴⁵ Szerokie omówienie kwestii wielorakiej realizacji oraz emergencji w biologii można znaleźć w moich pracach (Chodasewicz 2013, 2014b, c, 2015b).

Warto też zauważyć, że nie jest jasne, czy mimo pewnych podobieństw w retoryce nie należy zaliczyć Dawkinsa do nurtu redukcjonistycznego. Choć twórca koncepcji samolubnego genu i rozszerzonego fenotypu nieustannie mówi o odcinkach DNA, to tak rozumiane geny są raczej tylko przykładową konkretyzacją idei czynnego replikatora generatywnego. Sam Dawkins stworzył przecież koncepcję „darwinizmu kosmicznego” i postulował istnienie alternatywnego replikatora — memu (Dawkins 2007: 253). Niewątpliwie więc zakłada możliwość wielorakiej realizacji wymagań doboru. Niemniej, poza dziedziną kultury jest bardzo mocno przywiązany do swojej konkretyzacji, o czym świadczy negowanie możliwości innych kanałów dziedziczenia (Dawkins 2003: 223-224)⁴⁶ czy teza, że dziedziczenie polega na fizycznym przekazywaniu genów (odcinków DNA) do kolejnych wehikułów przetrwania (np. Dawkins 2007: 60, 71)⁴⁷.

Jeśli odrzucimy ujęcie replikatorowo-interaktorowe, to pozostaje nam już tylko wybór między klasycznym ujęciem Lewontina–Endlera–Maynarda Smitha a podejściem „rewolucyjnym” Bourrata. Ujęcie klasyczne udowodniło już wielokrotnie swoją przewagę nad konkurencją. Z kolei Bourrat dosyć przekonująco pokazuje, że jego koncepcja może być traktowana jako uogólnienie podejścia klasycznego. Jeśli tak rzeczywiście jest, to powinno się nim zastąpić sformułowanie standardowe.

Wspomniałem już, że Okasha i Godfrey-Smith nie mają racji, krytykując uznawanie „czystego uboju” za przykład naturalnej selekcji. Bourrat zbudował bowiem model, w którym jednostki charakteryzujące się jedynie zmiennością i zróżnicowaną przeżywalności nabywają w wyniku działania doboru zdolność reprodukcji i dziedziczenia. Są to więc adaptacje będące wynikiem procesu selekcji. Uważam, że decydującą rolę odgrywa zmienność. Mimo że Okasha i Godfrey-Smith wielokrotnie podkreślali jej wagę dla kumulatywnej ewolucji (czysty ubój nie prowadzi do złożonych adaptacji, ponieważ końcowym rezultatem jest „wyczerpanie” dostępnej zmienności), to w innych kontekstach wydają się myśleć o niej wyłącznie w jej aspekcie synchronicznym (różnice cech poszczególnych osobników). Sformułowanie Bourrata bierze natomiast pod uwagę również aspekt diachroniczny (nowe mutacje), przy czym zmienność nie jest u niego ściśle związana z rozmnażaniem⁴⁸. Zasadę doboru w tym ujęciu można zrekonstruować w ten sposób:

⁴⁶ Podstawa, na której opiera się Eva Jablonka, krytykując jego koncepcję.

⁴⁷ Podstawa krytyki przeprowadzonej przez Godfreya-Smitha.

⁴⁸ Na pierwszy rzut oka wydaje się to paradoksalne. Zazwyczaj bowiem myślimy, że źródłem zmienności są rekombinacje (ściśle związane z krzyżowaniem się) oraz mutacje, co do których zakładamy, że ich rezultat (jeśli zaistniały w komórkach linii płciowej) ujawni się i zostanie przetestowany przez selekcję w następnym pokoleniu. Tymczasem w wypadku organizmów jednokomórkowych mutacja materiału genetycznego może mieć natychmiastowy wpływ na funkcjonowanie organizmu (brak jest bowiem rozdzielenia komórek linii płciowej i somy — cały organizm jest jedną komórką). Co więcej, niektóre organizmy jednokomórkowe mogą manipulować tempem mutacji tak, aby w niekorzystnych warunkach starać się „wylosować” zmianę, która mogłaby umożliwić im przetrwanie (Gecow 2010: 32-33, van Hateren 2013: 494-495). Intuicje Bourrata wcale nie są więc paradoksalne i niezgodne z wiedzą biologiczną.

Jeśli mamy do czynienia

- (1) z populacją jednostek
- (2) różniących się między sobą (zmiennosc synchroniczna),
- (3) zdolnych do mutacji (zmiennosc diachroniczna) oraz
- (4) o zróżnicowanym przeżywaniu (w określonym środowisku) ze względu na posiadanie określonych cech,

to

- (5) taka populacja będzie ewoluować (zmieniać się w czasie) i
- (6) możliwe będzie w niej powstawanie złożonych adaptacji.

Rozumowanie to jest przekonujące. Bourrat posłużył się nim w swoich sugestywnych symulacjach komputerowym. Pojawiają się jednak pewne wątpliwości, które skłaniają do przyjęcia koncepcji klasycznej jako podstawy dla darwinowskiej ewolucji życia. Problematiczny jest bowiem punkt (3), który nie precyzuje możliwego zakresu zmienności. Czy analizowane jednostki (osobniki) mogą przekształcić się w dowolny sposób, np. zmienić się w pluszowego słonia, drewnianą wannę, w prokreatora lub zawodnego minimalnego reproducera? Jeśli rozważamy byty w świecie rzeczywistym, to jest to oczywisty nonsens. Przypuszczamy, że zmiany nie mogą być dowolne, a ich zakres musi być do pewnego stopnia wyznaczany przez strukturę analizowanych bytów. Z jednej strony, gdybyśmy tego nie zagwarantowali, a zarazem posługiwali się definicją życia opartą na koncepcji Bourrata, moglibyśmy uznać za ożywione rozmaite twory, które nigdy nie miały (choćby potencjalnej) zdolności do nabywania adaptacji. Jednak z drugiej strony, jeśli założymy, że chodzi nam o struktury określonego typu (takie, które mogą stać się co najmniej prokreatorem), to z góry niejako zakładamy konieczność rozmnażania (przynajmniej części osobników populacji). Jedyna różnica w stosunku do ujęcia klasycznego polega na tym, że tutaj mówimy, iż byty mają zdolność przemiany w byty zdolne do rozmnażania, a nie że są potencjalnie zdolne do rozmnażania.

W tym tkwi zarówno słabość, jak i siła koncepcji Bourrata. Aż prosi się bowiem o doprecyzowanie, o jakie byty może chodzić. Jaka jest ich (dopuszczalna) struktura? Jaka jest dynamika ich wewnętrznych przemian? Jakie tworzywa mogą być realizatorami takich bytów? Oczywiście koncepcja Bourrata nie może na te pytania odpowiedzieć, ale wskazuje kierunek poszukiwań. Jest to podwójnie istotne ze względu na podkreślane przez niego znaczenie „zróżnicowanego przetrwania”⁴⁹. To oczywiście metabolizm jest odpowiedzialny za to, że osobnik jako integralna całość może funkcjonować w środowisku. Koncepcja Bourrata kieruje więc naszą uwagę w stronę zwią-

⁴⁹ Jak już wspominałem, niektórzy twierdzą, że w określonych okolicznościach zróżnicowane przetrwanie może być jedynym składnikiem dostosowania (Bouchard 2011: 435; 2014a: 388-389; 2014b: 258-261). Na to, że zróżnicowane przetrwanie może być pierwotnym składnikiem *fitness*, wskazuje też Gecow. W jego koncepcji rozmnażanie (a zatem i różnice dostosowania wynikające ze zróżnicowanej reprodukcji) jest koniecznym warunkiem utrzymania lub wzrostu ilości informacji biologicznej, nie jest jednak warunkiem selekcji *per se* (Gecow 2013: 98-101).

ków między ewolucją a metabolizmem. Relacje między tymi dwoma zjawiskami nie są do końca jasno określone: jedni badacze uważają, że zachodzą między nimi istotne związki, wymagające genetycznego wytłumaczenia (Maynard Smith, Szatmáry 1995: 18), a inni postulują ich logiczną i genetyczną rozłączność (Dyson 1993: 13-16). Widać to także w badaniach nad biogenezą, gdzie różne rodziny teorii postulują odmienną kolejność pojawiania się tych fenomenów (Popa 2004: 11). Według mnie koncepcja Bourrata (2014: 535) — oparta na idei „przeżycia tego, co najstabilniejsze” — wymaga poszukiwania jakiegoś silnego związku między tymi zjawiskami.

Jeśli opisany związek zostanie znaleziony, będziemy prawdopodobnie dysponować odpowiednią podstawą dla nowej definicji życia. Jak podkreśla Maynard Smith (1992: 23-24), znalezienie łącznika między obrazem życia jako samopodtrzymującej się struktury a wizją życia jako ewoluujących populacji stanowi dziś jeden z głównych problemów pojęciowych. Oczywiście, włączenie elementu metabolicznego może „narazić na szwank” darwinowski charakter definicji, jednak nie jest to szczególnie istotne, jeśli naszym celem jest coś więcej niż obrona „-izmów”. Jak pisałem, dla zaklasyfikowania definicji ważne są relacje logiczne i historyczne między tymi dwoma aspektami.

Zagadnienie metabolizmu i jego związków z ewolucją jest złożone i nie da się go tu omówić w pełnej rozciągłości. Warto jednak zwrócić uwagę na możliwe rozwiązania. Propozycja Korzeniowskiego (2001: 277-279; 2005: 2-4) dostarcza interesującego połączenia między przekazywaną z pokolenia na pokolenie i podlegającą selekcji tożsamością osobnika a zdolnością do samopodtrzymywania. W tym ujęciu tożsamość indywiduum jest konstytuowana przez sieć unikalnych dla niego ujemnych sprzężeń zwrotnych (*negative feedbacks*), będących podstawowymi mechanizmami regulatorowymi umożliwiającymi przywrócenie pożądanego stanu wyjściowego jednostki w razie zaburzeń. Sądzę, że propozycja ta mogłaby posłużyć za punkt wyjścia do poszukiwania silnego, a zarazem bardzo abstrakcyjnego związku między „dwoma obliczami” fenomenowi życia⁵⁰.

Inna droga (niewykluczająca się z poprzednią) polega na odwołaniu się do termodynamiki. Taką definicję metabolizmu zaproponował Erwin Schrödinger. Zgodnie z jego koncepcją metabolizm to zdolność organizmów żywych do obniżania własnej entropii kosztem entropii otoczenia (Schrödinger 1998: 86-91). Obniżanie to wymaga uzupełniania energii, którą organizmy cudzożywne czerpią ze spalania złożonych związków organicznych, a rośliny bezpośrednio ze światła słonecznego:

Energia niezbędna jest, aby uzupełnić nie tylko wydatek energii mechanicznej w toku rozmaitych czynności, lecz również ciepło, które stale oddajemy do otoczenia. A wydatkowanie ciepła nie jest bynajmniej czymś nieistotnym — jest to bowiem właśnie sposób, w jaki wyzbywamy się nadmiaru entropii powstającej stale w wyniku procesów życiowych (Schrödinger 1998: 91).

⁵⁰ Pewne pomysły przedstawia też Gecow (2014: 360-363).

Jak jednak połączyć takie ujęcie metabolizmu z rozważaniami na temat ewolucji? Pewnych sugestii dostarczył tu Van Valen, wskazując, że dostosowanie można definiować w kategoriach wydajności energetycznej (zob. Bouchard 2011: 427-428). Idąc dalej tym tropem, można pokusić się o stwierdzenie, że życie jako planetarny fenomen kolektywny jest układem utrzymującym się w stanie równowagi dynamicznej (czyli przeciwieństwa równowagi termodynamicznej, stanu maksymalnej entropii) dzięki działaniu doboru naturalnego, który stale selekcjonuje elementy tego procesu (organizmy) pod kątem wydajności energetycznej⁵¹. Propozycję tę należy jednak traktować jako roboczą: wymaga dalszych analiz, które nie mogą tu zostać przeprowadzone.

Pozostawmy więc dalsze pytania o naturę związku ewolucji z metabolizmem i powróćmy do członu darwinowskiej definicji ewolucyjnych, w tym i standardowej. Według mnie do wypełnienia tej przestrzeni najlepiej nadaje się *klasyczne* ujęcie doboru. Jest ono prostsze od ujęcia Dawkinsa–Hulla, co ma olbrzymie znaczenie dla protobiologii, astrobiologii i sztucznego życia. Nie stwarza takich problemów jak ujęcie Gecowa (chodzi zwłaszcza o kwestię odróżnienia bytów przeżywających od trwających). Jego przewaga nad ujęciem Bourrata bierze się zaś stąd, że dysponuje wyraźnie określonymi wymaganiami wstępnymi zajścia określonych mutacji. Ich brak dyskwalifikuje potencjalną definicję opartą na ujęciu Bourrata nie tylko ze względów teoretycznych, lecz także operacyjnych. Z kolei sama darwinowska definicja życia (oparta na ujęciu klasycznym) nie jest wcale tak słabo operacjonalizowalna, jak zazwyczaj się to przyjmuje (zob. Luisi 1998, Benner 2010, Chodasewicz 2014b). W wielu (hipotetycznych) wypadkach wystarczy analiza aparatu dziedziczenia (Luisi 1998: 618, Benner 2010: 1027-1028), choć analiza zmian zachodzących w populacji daje pewniejsze rezultaty i wiąże się z mniejszym ryzykiem, że definicja utraci uniwersalność na skutek włączenia zbyt szczegółowych wymagań dotyczących dziedziczności (Chodasewicz 2014b: 43-44). Koncepcja Bourrata może być jednak traktowana jako swego rodzaju rozszerzenie ujęcia klasycznego i opartej na nim definicji standardowej, uwzględniające pewne hipotezy dotyczące biogenezy i związków ewolucji i metabolizmu.

ZAKOŃCZENIE

Starłem się wykazać, że najlepszą kandydaturą na podstawę dla (ewolucyjnej) definicji życia jest klasyczne ujęcie doboru naturalnego. Warto jeszcze wyjaśnić zwięźle, do czego — prócz badań nad definicją życia i jego genezą — służą badania doboru *in abstracto*. Przywoływany już wielokrotnie Bourrat wskazuje dwa takie obszary (2014: 535-536). Pierwszym są badania dotyczące tzw. przełomów ewolucji (*major transitions*). Tym mianem określa się wielkie skoki jakościowe, np. powstanie komórki czy organizmów wielokomórkowych. Po dokonaniu takiego skoku byty

⁵¹ Sugestię tę zawdzięczam jednemu z anonimowych recenzentów tej pracy.

zdolne wcześniej do niezależnej reprodukcji mogą reprodukować się tylko jako część większej całości (Maynard Smith, Szathmáry 1995: 6, Clarke 2014: 2). Abstrakcyjne ujęcie warunków doboru jest tu istotne, ponieważ przypuszcza się, że powstanie nowych biologicznych indywiduów mogło wymagać działania jakiejś ponadorganizmalnej formy doboru (Okasha 2013: 17). W jej wyniku miałyby powstać mechanizmy prewencyjne zapobiegające powrotowi jednostek uprzednio względnie niezależnych do samodzielnego rozmnażania⁵². Po drugie, chodzi o badanie możliwości zachodzenia darwinowskiej ewolucji poza tradycyjną domeną biologii, np. w sferze kultury (Bourrat 2014: 535-536). Zaproponowana przez Dawkinsa (2007: 253) koncepcja darwinowskiej ewolucji kultury stała się przedmiotem wielu badań i ożywionych polemik (Wężowicz-Ziółkowska 2008, 2014).

Jest jeszcze jeden cel takich analiz — określiłbym go jako światopoglądowy. Chodzi o polemikę z ideami kreacjonistycznymi, bardzo rozpowszechnionymi, również w Polsce (por. Borczyk 2010a, b). Pokazanie, że dobór to nieskomplikowany mechanizm, którego podstawy da się zrozumieć bez konieczności posiadania szczegółowej wiedzy biologicznej i który daje się łatwo symulować np. z użyciem klocków Lego (Christensen-Dalsgaard, Kannevorff 2009), może pomóc w przełamaniu niekorzystnej tendencji do irracjonalnego negowania dorobku biologii ewolucyjnej⁵³.

BIBLIOGRAFIA

- Ajdukiewicz K. (1974), *Logika pragmatyczna*, Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe.
- Bedau M. A. (1992), *Philosophical Aspects of Artificial Life* [w:] *Towards a Practice of Autonomous Systems. Proceedings of the First European Conference on Artificial Life*, P. Bourguin, F. J. Varela (red.), Cambridge, MA: MIT Press, 494-503.
- Bedau M. A. (1998), *Four Puzzles about Life*, „Artificial Life” 4(2), 125-140.
- Benner S. A. (2010), *Defining Life*, „Astrobiolology” 10(10), 1021-1030.
- Berthet J. (2006), *Dictionnaire de Biologie*, Bruxelles: De Boeck.
- Boden M. A. (2000), *Autopoiesis and Life*, „Cognitive Science Quarterly” 1(1), 117-145.
- Borczyk B. (2010a), *Creationism and the Teaching of Evolution in Poland*, „Evolution: Education and Outreach” 3(4), 614-620.
- Borczyk B. (2010b), *Korzenie współczesnego antyewolucjonizmu*, „Lectones & Acroases Philosophicae” 3, 85-107.

⁵² Rozważania nad doбором grupowym są więc istotne dla wyjaśnienia ewolucji życia na Ziemi, nawet jeśli obecnie dobór grupowy ma jedynie znaczenie marginalne (Okasha 2013: 17). Na temat szczegółowych warunków doboru grupowego — zob. Łomnicki 2002: 203-208.

⁵³ Jeden z recenzentów zarzucił mi, że przedstawione tu analizy wywierają przeciwny skutek — wywołują wrażenie, że nie wiadomo, o co chodzi w badaniach ewolucyjnych, skoro biolodzy nie mogą się porozumieć w kwestii definicji doboru. Nie zgadzam się z taką oceną. Analiza pojęciowych podstaw jakiejkolwiek dziedziny jest naczelnym obowiązkiem racjonalistów, a gorączkowa chęć ucieczki przed filozofią często źle się kończy. Dobrze pokazują to badania przeprowadzone na ten temat przez Włodzimierza Ługowskiego (1995: 16-25). Na rolę badania i krytyki podstaw danej dyscypliny wskazuje też Stephen J. Gould (1991: 139-140).

- Bouchard F. (2011), *La fitness au-delà des gènes et des organismes* [w:] *Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*, T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein (red.), Paris: Éditions Matériologiques, 417-439.
- Bouchard F. (2014a), *Ecosystem Evolution is about Variation and Persistence, not Population and Reproduction*, „Biological Theory” 9(4), 382-391.
- Bouchard F. (2014b), *L'évolution par sélection naturelle* [w:] *Précis de philosophie de la biologie*, T. Hoquet, F. Merlin (red.), Paris: Vuibert, 251-261.
- Bourrat P. (2014), *From Survivors to Replicators. Evolution by Natural Selection Revisited*, „Biology & Philosophy” 29(4), 517-538.
- Brack A., Troublé M. (2010), *Defining Life. Connecting Robotics and Chemistry*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 40(2), 131-136.
- Brandon R. (2014), *Natural Selection* [w:] *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Spring 2014 Edition), E. N. Zalta (red.), <http://goo.gl/A0N3Zv>.
- Carroll S. P., Hendry A. P., Reznicki D. R., Fox C. V. (2007), *Evolution on Ecological Time-Scales*, „Functional Ecology” 21(3), 387-393.
- Chmielewski A. (2003), *Filozofia Poppera. Analiza krytyczna*, Wrocław: Wydawnictwo Uniwersytetu Wrocławskiego.
- Chodasewicz K. (2010), *Między optymizmem a sceptycyzmem. Rozważania nad perspektywami uniwersalnej definicji życia*, „Studia Philosophica Wratislaviensia” 5(1), 75-96.
- Chodasewicz K. (2011), *Filozoficzne trudności definiowania życia w świetle biologii współczesnej*, rozprawa doktorska, Uniwersytet Wrocławski.
- Chodasewicz K. (2013), *Wieloraka realizacja i życie*, „Filozofia i Nauka. Studia filozoficzne i interdyscyplinarne” 1, 115-135.
- Chodasewicz K. (2014a), *Definiować czy nie? Współczesne kontrowersje na temat potrzeby i sposobu definiowania życia*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 63, 501-516.
- Chodasewicz K. (2014b), *Evolution, Reproduction and Definition of Life*, „Theory in Biosciences” 133(1), 39-45.
- Chodasewicz K. (2014c), *Is the Nature of Life Unknown? The Predictions in Evolutionary Biology and Defining of Life*, „Dialogue and Universalism” 24(2), 51-61.
- Chodasewicz K. (2015a), *J.B.S Haldane i sformułowania warunków doboru*, „Filozofia i Nauka. Studia filozoficzne i interdyscyplinarne” 3, 359-367.
- Chodasewicz K. (2015b), *Ożywione artefakty? Analiza wybranych argumentów przeciwko sztucznemu życiu*, „Studia Philosophica Wratislaviensia” 10(1), 53-75.
- Christensen-Dalsgaard J., Kannevorff M. (2009), *Evolution in Lego®. A Physical Simulation of Adaptation by Natural Selection*, „Evolution: Education and Outreach” 2(3), 518-526.
- Chyba C. F., Hand K. P. (2005), *Astrobiology. The Study of the Living Universe*, „Annual Review of Astronomy & Astrophysics” 43, 31-74.
- Clarke E. (2012), *Plant Individuality. A Solution to the Demographer's Dilemma*, „Biology & Philosophy” 27(3), 321-361.
- Clarke E. (2013), *The Multiple Realizability of Biological Individuals*, „The Journal of Philosophy” 110(8), 413-435.
- Clarke E. (2014), *Origins of Evolutionary Transitions*, „Journal of Biosciences” 39(2), 303-317.
- Cleland C. E. (2012), *Life without Definitions*, „Synthese” 185(1), 125-144.
- Cleland C. E., Chyba C. F. (2002), *Defining 'Life'*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 32(4), 387-393.
- Cleland C. E., Copley, S. D. (2005), *The Possibility of Alternative Microbial Life on Earth*, „International Journal of Astrobiology” 4(3-4), 165-173.

- Davidge R. (1992), *Looking at Life* [w:] *Towards a Practice of Autonomous Systems. Proceedings of the First European Conference on Artificial Life*, P. Bourguine, F. J. Varela (red.), Cambridge, MA: MIT Press, 448-455.
- Dawkins R. (2003), *Fenotyp rozszerzony. Dalekosiężny gen*, Warszawa: Prószyński i S-ka.
- Dawkins R. (2007), *Samolubny gen*, Kraków: Prószyński i S-ka.
- Debouzie D. (1999), *La notion de population en dynamique et génétique des populations*, „Natures Sciences Sociétés” 7(4), 19-26.
- Dupré J., O'Malley M. A. (2009), *Varieties of Living Things. Life at the Intersection of Lineage and Metabolism*, „Philosophy & Theory in Biology” 1:e003, <http://goo.gl/CbjUc3>.
- Dyson F. (1993), *Początki życia*, Warszawa: Państwowy Instytut Wydawniczy.
- El-Hani C. N. (2008), *Theory-Based Approaches to the Concept of Life*, „Journal of Biological Education” 42(4), 147-149.
- Elliot R. (2000), *Etyka ekologiczna* [w:] *Przewodnik po etyce*, P. Singer (red.), Warszawa: Książka i Wiedza, 326-336.
- Emmeche C. (1992), *Life as an Abstract Phenomenon. Is Artificial Life Possible?* [w:] *Towards a Practice of Autonomous Systems. Proceedings of the First European Conference on Artificial Life*, P. Bourguine, F. J. Varela (red.), Cambridge, MA: MIT Press, 466-474.
- Endler J. A. (1986), *Natural Selection in the Wild*, Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Ferrari F., Szuszkiewicz E. (2006), *Przedmowa* [w:] *Astrobiologia. Poprzez pył kosmiczny do DNA*, F. Ferrari, E. Szuszkiewicz (red.), Szczecin: Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Szczecińskiego.
- Fleischaker G. R. (1988), *Autopoiesis. The Status of Its System Logic*, „BioSystems” 22(1), 37-49.
- Fleischaker G. R. (1998), *The Myth of the Putative 'First Organism'* [w:] *Uroboros, or Biology between Mythology and Philosophy*, W. Ługowski, K. Matsuno (red.), Wrocław: Arboretum, 121-138.
- Folse III H. J., Roughgarden J. (2010), *What is an Individual Organism? A Multilevel Selection Perspective*, „The Quarterly Review of Biology” 85(4), 447-472.
- Futuyma D. (2008), *Ewolucja*, Warszawa: Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego.
- Gayon J. (1992), *Darwin et l'après-Darwin. Une histoire de l'hypothèse de sélection naturelle*, Paris: Éditions Kimé.
- Gayon J. (2010), *Defining Life. Synthesis and Conclusions*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 40(2), 231-244.
- Gecow A. (2008), *The Purposeful Information. On the Difference between Natural and Artificial Life*, „Dialogue Universalism” 11-12, 191-206.
- Gecow A. (2009), *Algorytmy ewolucyjne i genetyczne, ewolucja sieci złożonych i modele regulacji genowej a mechanizm darwinowski*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 58, 429-442.
- Gecow A. (2010), *Ewa, jablonka i Lamarck*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 59, 27-38.
- Gecow A. (2013), *Informacja, formalna celowość i spontaniczność w podstawach definicji życia*, „Filozofia i Nauka. Studia filozoficzne i interdyscyplinarne” 1, 83-113.
- Gecow A. (2014a), *Informacja dziedziczna i jej kanały (II odcinek szkicu dedukcyjnej teorii życia)*, „Filozofia i Nauka. Studia filozoficzne i interdyscyplinarne” 2, 351-380.
- Gecow A. (2014b), *Spontaneous Order, Edge of Chaos and Artificial Life as Missing Ideas in Understanding Life*, „Dialogue and Universalism” 24(2), 63-80.
- Godfrey-Smith P. (2007), *Conditions for Evolution by Natural Selection*, „Journal of Philosophy” 104(10), 489-516.
- Godfrey-Smith P. (2013), *Darwinian Populations and Natural Selection*, Oxford: Oxford University Press.

- Gould S. J. (1991), *Niewczesny pogrzeb Darwina*, Warszawa: Państwowy Instytut Wydawniczy.
- Gregory T. R. (2009), *Understanding Natural Selection. Essential Concepts and Common Misconceptions*, „Evolution: Education and Outreach” 2(2), 156-175.
- Higgs P. G., Attwood T. K. (2008), *Bioinformatyka i ewolucja molekularna*, Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Hull D. L. (1980), *Individuality and Selection*, „Annual Review of Ecology and Systematics” 11, 311-332.
- Huneman P. (2011), *Sélection [w:] Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*, T. Heams, P. Huneman, G. Lecointre, M. Silberstein (red.), Paris: Éditions Matériologique, 93-144.
- Jablonka E., Lamb M. J. (2005), *Evolution in Four Dimensions*, Cambridge, MA: MIT Press.
- Jablonka E., Lamb M. J. (2014), *Transgenerational Epigenetic Inheritance [w:] Evolution. The Extended Synthesis*, M. Pigliucci, G. B. Müller (red.), Cambridge, MA: MIT Press, 137-174.
- Jablonka E., Raz G. (2009), *Transgenerational Epigenetic Inheritance. Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution*, „The Quarterly Review of Biology” 84(2), 131-176.
- Jonckers L. H. M. (1973), *The Concept of Population in Biology*, „Acta Biotheoretica” 22(2), 78-108.
- Joyce G. F. (1994), *Foreword [w:] Origins of Life. The Central Concepts*, D. Deamer, G. R. Fleischaker (red.), Boston, MA: Jones and Bartlett, xi-xii.
- Kandler O. (1994), *Cell Wall Biochemistry in Archea and Its Phylogenetic Implications*, „Journal of Biological Physics” 20(1-4), 165-169.
- Komosiński M. (2008), *Sztuczne życie. Algorytmy inspirowane biologicznie*, „Nauka” 4, 7-21.
- Korzeniewski B. (2001), *Cybernetic Formulation of the Definition of Life*, „Journal of Theoretical Biology” 209(3), 275-286.
- Korzeniewski B. (2005), *Confrontation of the Cybernetic Definition of Living Individual with the Real World*, „Acta Biotheoretica” 53(1), 1-28.
- Koteja P. (2009), *Ewolucja eksperymentalna*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 58, 459-474.
- Kozłowski J. (2009), *Ewolucja strategii życiowych*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 58, 357-365.
- Krzanowska H. (2002), *Zapis informacji genetycznej [w:] Zarys mechanizmów ewolucji*, H. Krzanowska, A. Łomnicki (red.), Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 17-72.
- Küppers B.-O. (1991), *Geneza informacji biologicznej. Filozoficzne problemy powstania życia*, Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Lewontin R. C. (1970), *The Units of Selection*, „Annual Review of Ecology and Systematics” 1, 1-18.
- Luisi P. L. (1998), *About Various Definitions of Life*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 28(4), 613-622.
- Luisi P. L. (2003), *Autopoiesis. A Review and a Reappraisal*, „Naturwissenschaften” 90(2), 49-59.
- Luisi P. L. (2006), *From Never Born Proteins to Minimal Living Cells. Two Projects in Synthetic Biology*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 36(5), 605-616.
- Łastowski K. (2004), *Lamarck i Darwin. U podstaw idei ewolucji [w:] Teoria i metoda w biologii ewolucyjnej*, K. Łastowski (red.), „Poznańskie Studia z Filozofii Humanistyki” 7(20), Poznań: Zysk i S-ka, 57-88.
- Łastowski K. (2009), *Dwieście lat idei ewolucji w biologii. Lamarck — Darwin — Wallace*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 58, 257-271.
- Łomnicki A. (2002), *Dobór, dryf i inne czynniki kształtujące częstość genów [w:] Zarys mechanizmów ewolucji*, H. Krzanowska, A. Łomnicki (red.), Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 154-214.
- Łomnicki A. (2009), *Dobór naturalny*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 58, 323-328.

- Łomnicki A. (2012), *Ekologia ewolucyjna*, Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Ługowski W. (1995), *Filozoficzne podstawy protobiologii*, Warszawa: Wydawnictwo IFiS PAN.
- Machery E. (2012), *Why I Stopped Worrying about the Definition of Life... and Why You Should as Well*, „Synthese” 185(1), 145-164.
- Maynard Smith J. (1992), *Problemy biologii*, Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Maynard Smith J., Szathmáry E. (1995), *The Major Transitions in Evolution*, New York, NY: Oxford University Press.
- Mayr E. (2006), *Typological versus Population Thinking* [w:] *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, E. Sober (red.), Cambridge: MIT Press, 325-328. Pierwodruk w: E. Mayr, *Evolution and Diversity of Life*, Harvard University Press, Cambridge, MA 1976, 26-29.
- Monod J. (1970), *Le hasard et la nécessité. Essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne*, Paris: Éditions du Seuil.
- Nanay B. (2011), *Replication without Replicators*, „Synthese” 179(3), 455-477.
- Nowak L. (2004), *O metodologii Karola Darwina* [w:] *Teoria i metoda w biologii ewolucyjnej*, K. Łastowski (red.), „Poznańskie Studia z Filozofii Humanistyki” 7(20), Poznań: Zysk i S-ka, 13-56.
- Okasha S. (2013), *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford: Oxford University Press.
- Oliver J. D., Perry R. S. (2006), *Definitely Life but Not Definitively*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 36(5), 515-521.
- Pepper J. W., Herron M. D. (2008), *Does Biology Need an Organism Concept?*, „Biological Reviews” 83(4), 621-627.
- Popa R. (2004), *Between Necessity and Probability. Searching for the Definition and Origin of Life*, Berlin: Springer.
- Pross A. (2011), *Toward a General Theory of Evolution. Extending Darwinian Theory to Inanimate Matter*, „Journal of Systems Chemistry” 2(1), 1-14.
- Rafiński J. (2002), *Wstęp* [w:] *Zarys mechanizmów ewolucji*, H. Krzanowska, A. Łomnicki (red.), Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Ridley M. (2003), *Evolution*, Oxford: Blackwell.
- Ruiz-Mirazo K., Peretó J., Moreno A. (2004), *A Universal Definition of Life. Autonomy and Open-Ended Evolution*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 34(3), 323-346.
- Ruiz-Mirazo K., Peretó J., Moreno A. (2010), *Defining Life or Bringing Biology to Life*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 40(2), 203-213.
- Sagan C. (1984), *Life* [w:] *The New Encyclopaedia Britannica*, Chicago, IL: Encyclopaedia Britannica, 893-911.
- Schrödinger E. (1998), *Czym jest życie?*, Warszawa: Prószyński i S-ka.
- Shultze-Makuch D., Irwin L. N. (2008), *Life in the Universe. Expectations and Constraints*, Berlin: Springer.
- Swan L. S. (2009), *Synthesizing Insight. Artificial Life as Thought Experimentation in Biology*, „Biology & Philosophy” 24(5), 687-701.
- Szathmáry E. (2003), *The Biological Significance of the Gánti's Work in 1971 and Today* [w:] T. Gánti, *The Principles of Life*, New York, NY: Oxford University Press, 157-168.
- Szweykowski J. (2004), *Mechanizm ewolucji. Spojrzenie biologa* [w:] *Teoria i metoda w biologii ewolucyjnej*, K. Łastowski (red.), „Poznańskie Studia z Filozofii Humanistyki” 7(20), Poznań: Zysk i S-ka, 89-112.
- Tirard S., Morange M., Lazcano A. (2010), *The Definition of Life. A Brief History of an Elusive Scientific Endeavor*, „Astrobiology” 10(10), 1003-1009.
- Urbaneck A. (1973), *Rewolucja naukowa w biologii*, Warszawa: Wiedza Powszechna.

- van Hateren J. H. (2013), *A New Criterion for Demarcating Life from Non-life*, „Origins of Life and Evolution of Biospheres” 43(6), 491-500.
- Varela F. G., Maturana H. R., Uribe R. (1974), *Autopoiesis. The Organization of Living Systems, Its Characterization and a Model*, „BioSystems” 5(4), 187-196.
- Waples R. S., Gaggiotti O. (2006), *What is a Population? An Empirical Evaluation of Some Genetic Methods for Identifying the Number of Gene Pools and their Degree of Connectivity*, „Molecular Ecology” 15(6), 1419-1439.
- Warren M. A. (2000), *Przerywanie ciąży [w:] Przewodnik po etyce*, Singer P. (red.), Warszawa: „Książka i Wiedza”, 347-360.
- Weiner J. (2009), *Hipotezy o powstaniu i wczesnej ewolucji życia*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 58, 501-528.
- Wężowicz-Ziółkowska D. (2008), *Moc narrativum. Idee biologii we współczesnym dyskursie humanistycznym*, Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego.
- Wężowicz-Ziółkowska D. (2014), *Jednostki pamięci kulturowej. Próba kulturoznawczej redefinicji i interpretacji hipotezy memetycznej*, „Teksty z Ulicy” 15, 11-26.
- Witteveen J. (2009), *Darwinism about Darwinism*, „Biological Theory” 4(2), 207-213.
- Woese C. (1998), *The Universal Ancestor*, „Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America” 95(12), 6854-6859.
- Woyciechowski M. (2009), *Dobór krewniaczy a ewolucja owadów eusocjalnych*, „Kosmos. Problemy Nauk Biologicznych” 58, 347-355.
- Zhuravlev Y. N., Avetisov V. A. (2006), *The Definition of Life in the Context of its Origin*, „Biogeosciences Discussions” 3(3), 155-181.