

ISSN 2299-0356

<http://www.nauka-a-religia.uz.zgora.pl/images/FAG/2018.t.15/art.08.pdf>

Filozoficzne Aspekty Genezy — 2018, t. 15

Philosophical Aspects of Origin s. 371-413

Gerd B. Müller

Dlaczego rozszerzona synteza ewolucyjna jest niezbędna *

1. Wprowadzenie

Sto lat temu w dziedzinie fizyki zauważono, że „pojęcia, które okazały się pożyteczne przy porządkowaniu, zdobywają u nas łatwo taki autorytet, że zapominamy o ich ziemskim pochodzeniu i przyjmujemy je jako dane mające charakter niezmienniej rzeczywistości. Przypisujemy im następnie miano «konieczności myślowych», «danych *a priori*» itd. Tego rodzaju błędy często przez długi czas zagradzają drogę postępowi naukowemu”.¹ Biologia ewolucyjna znajduje się obecnie w podobnej sytuacji. Mocno ugruntowany paradygmat, mający swe korzenie w unifikacji teoretycznej, której dokonano około osiemdziesiąt lat temu, nazywany nowoczesną syntezą (MS — *modern synthesis*) lub Syntetyczną Teorią Ewolucji, nadal stanowi dominujące ujęcie biologii ewolucyjnej. W międzyczasie w naukach biologicznych nastąpił znaczący rozwój. Zrozumiano materialną podstawę procesu dziedziczenia, powstały też zupełnie nowe dziedziny

GERD B. MÜLLER, PH.D. — University of Vienna, e-mail: gerhard.mueller@univie.ac.at.

© Copyright by Gerd B. Müller, *Interface Focus*, Dariusz Sagan & *Filozoficzne Aspekty Genezy*.

* Gerd B. MÜLLER, „Why an Extended Evolutionary Synthesis Is Necessary”, *Interface Focus* 2017, vol. 7, no. 5, s. 1-11, <https://royalsocietypublishing.org/doi/pdf/10.1098/rsfs.2017.0015> (18. 11.2018). W przekładzie uwzględniono korektę odnośników bibliograficznych zgodnie z plikiem dostępnym pod adresem: <https://royalsocietypublishing.org/doi/pdf/10.1098/rsfs.2017.0065> (18. 11.2018). Za zgodą Autora i Redakcji z języka angielskiego przełożył: Dariusz SAGAN.

¹ Albert EINSTEIN, „Ernst Mach”, w: Albert EINSTEIN, **Pisma filozoficzne**, przeł. Kazimierz Napiórkowski, *Arcydziela Wielkich Myślicieli*, Ediciones Altaya Polska i De Agostini Polska, Warszawa 2001, s. 55 [53-60].

badania, takie jak biologia molekularna, ewolucyjna biologia rozwoju i biologia systemowa. Opisano ponadto nowe czynniki odgrywające istotną rolę w ewolucji, na przykład dziedziczenie niegenetyczne, tendencyjność rozwojową (*developmental bias*), tworzenie nisz, ewolucję genomów i inne. Nasza wiedza o ewolucji uległa wyraźnemu poszerzeniu. Byłoby więc dziwne, gdyby te nowe empiryczne i pojęciowe ustalenia nie niosły ze sobą żadnych następstw teoretycznych, a — mimo znaczącego wzrostu wiedzy — centralna teoria łącząca różne dziedziny biologii miała zachować swoją dotychczasową postać.

Oczywiście teoretyczne ujęcie biologii ewolucyjnej nie mogło nie ulec zmianie. Nawet w najbardziej konserwatywnych kręgach akceptuje się fakt, że do pierwotnej teorii wprowadzono drobne modyfikacje i korekty. Jednak w ciągu ostatnich dziesięciu lat, co pozostało właściwie niezauważone przez ogół społeczeństwa, w różnych obszarach biologii, jak również na gruncie historii i filozofii nauki, rozpoczęła się szerszej zakrojona debata. Dotyczy ona tego, czy i jak rozwój biologii i innych nauk podważa, zmienia lub wywiera wpływ na teorię ewolucji. Jak w takich przypadkach zwykle bywa, stanowiska bardziej konserwatywne i bardziej postępowe wchodzi z sobą w konflikt. Różnice między nimi mogą być niewielkie lub bardzo duże. W coraz większej liczbie publikacji autorzy opowiadają się za wielką rewizją lub nawet zastąpieniem standardowej teorii ewolucji.² Wskazują, że nie jest to pogląd mniejszości, lecz po-

² Por. Ulrich KUTSCHERA and Karl J. NIKLAS, „The Modern Theory of Biological Evolution: An Expanded Synthesis”, *Naturwissenschaften* 2004, vol. 91, s. 255-276, doi:10.1007/s00114-004-0515-y; Eva JABLONKA and Marion J. LAMB, **Evolution in Four Dimensions**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2006; Gerd B. MÜLLER, „Evo-Devo: Extending the Evolutionary Synthesis”, *Nature Reviews Genetics* 2007, vol. 8, s. 943-949, doi:10.1038/nrg2219; Massimo PIGLIUCCI, „Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis?”, *Evolution* 2007, vol. 61, s. 2743-2749, doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00246.x; Eugene V. KOONIN, „The **Origin** at 150: Is a New Evolutionary Synthesis in Sight?”, *Trends in Genetics* 2009, vol. 25, s. 473-475, doi:10.1016/j.tig.2009.09.007; Carl R. WOESE and Nigel GOLDENFELD, „How the Microbial World Saved Evolution from the Scylla of Molecular Biology and the Charybdis of the Modern Synthesis”, *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 2009, vol. 73, s. 14-21, doi:10.1128/MMBR.00002-09; Massimo PIGLIUCCI and Gerd B. MÜLLER, „Elements of an Extended Evolutionary Synthesis”, w: Massimo PIGLIUCCI and Gerd B. MÜLLER (eds.), **Evolution — The Extended Synthesis**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2010, s. 3-17; Étienne DANCHIN, Anne CHARMANTIER, Frances A. CHAMPAGNE, Alex MESOUDI, Benoit PUJOL, and Simon BLANCHET, „Beyond DNA: Integrating Inclusive Inheritance into an Extended Theory of Evolution”, *Nature Reviews Genetics* 2011, vol. 12, s. 475-486, doi: 10.1038/nrg3028; J.A.J. Hans METZ, „Thoughts on the Geometry of Meso-Evolution: Collecting Mathematical Elements for a Post-Modern Synthesis”, w: Fabio A.C.C. CHALUB and José FRANCISCO RODRIGUES (eds.), **The Mathematics of Darwin's Legacy**, Birkhauser, Basel 2011, s. 193-

wszechne odczucie naukowców i filozofów. W niniejszym eseju skoncentruję się na argumentach i debatach inspirowanych jedną konkretną alternatywą dla teorii standardowej. Alternatywę tę określono mianem rozszerzonej syntezy ewolucyjnej (EES — *extended evolutionary synthesis*). Ta propozycja połączenia poprawionych i dodatkowych elementów teorii ewolucji w spójną ramę eksplanacyjną, w postaci opracowanej ostatnio przez zespół Kevina Lalanda,³ stanowi jedno z krystalizujących się stanowisk w toczącej się debacie. Nikt nie twierdzi, że jest to jedyny sposób dokonania rewizji struktury teoretycznej w biologii.

Teoria ewolucji stanowi podstawową ramę pojęciową biologii, z którą wszystkie naukowe wyjaśnienia zjawisk w przyrodzie ożywionej muszą być zgodne. Teoria ta nie opisuje powszechnych praw dotyczących jakichś poszczególnych zjawisk, takich jak grawitacja, lecz zasady rządzące zmianami organizmów w czasie, za podstawę biorąc bardzo złożone skutki i oddziaływania wielu różnych czynników. Ze względu na to teoria ewolucji nie może być statyczna, lecz ulega zmianom w miarę gromadzenia nowych danych empirycznych. Jest to normalny proces rozwoju nauki, nie zaś — jak niekiedy się to postrzega — jakaś heretycka praktyka. Wyjaśnienia różnorodności organizmów były w dużej mierze modyfikowane w okresach przed- i podarwinowskim. Nie powinno więc dziwić, że nowe metodologie i rozszerzony zakres współczesnych badań biologicznych umożliwiają formułowanie nowych idei. Ostatnio pojawia się coraz więcej nowych wyzwań dla klasycznego modelu ewolucji, na przykład w ra-

231; James A. SHAPIRO, *Evolution*, FT Press, Upper Saddle River, New Jersey 2011; Patrick BATESON, „New Thinking About Biological Evolution”, *Biological Journal of the Linnean Society* 2014, vol. 112, s. 268-275, doi:10.1111/bij.12125; Kevin N. LALAND, Tobias ULLER, Marc W. FELDMAN, Kim STERELNY, Gerd B. MÜLLER, Armin MOCZEK, Eva JABLONKA, and John ODLING-SMEE, „Does Evolutionary Theory Need a Rethink?: Yes, Urgently”, *Nature* 2014, vol. 514, s. 161-164, doi:10.1038/514161a; Manfred D. LAUBICHLER and Jürgen RENN, „Extended Evolution: A Conceptual Framework for Integrating Regulatory Networks and Niche Construction”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2015, vol. 324, s. 565-577, doi:10.1002/jez.b.22631.

³ Pof. Kevin N. LALAND, Tobias ULLER, Marc W. FELDMAN, Kim STERELNY, Gerd B. MÜLLER, Armin MOCZEK, Eva JABLONKA, and John ODLING-SMEE, „The Extended Evolutionary Synthesis: Its Structure, Assumptions and Predictions”, *Proceedings of the Royal Society B* 2015, vol. 282, no. 1813, s. 1-14, doi:10.1098/rspb.2015.1019.

mach ewolucyjnej biologii rozwoju,⁴ epigenetyki,⁵ fizjologii,⁶ genomiki,⁷ ekologii,⁸ badań plastyczności,⁹ genetyki populacyjnej,¹⁰ badań ewolucji sieci regulatorowych,¹¹ ujęć sieciowych,¹² badań w zakresie powstawania nowych cech,¹³ biologii behawioralnej,¹⁴ mikrobiologii¹⁵ i biologii systemowej.¹⁶ Pojawiają się również stosowne argumenty w dziedzinach kulturoznawstwa,¹⁷ nauk społecznych¹⁸ i filozofii.¹⁹ Żadna z tych (niezgodnych z klasycznym modelem ewolucji) idei nie jest nienaukowa — wszystkie mają mocne oparcie w zasadach ewolucyjnych i potwierdza je wiele danych empirycznych.

⁴ Por. Manfred D. LAUBICHLER, „Evolutionary Developmental Biology Offers a Significant Challenge to Neo-Darwinian Paradigm”, w: Francisco J. AYALA and Robert ARP (eds.), **Contemporary Debates in Philosophy of Biology**, Blackwell Publishing Ltd., Hoboken 2010, s. 199-212.

⁵ Por. Eva JABLONKA and Gal RAZ, „Transgenerational Epigenetic Inheritance: Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution”, *Quarterly Review of Biology* 2009, vol. 84, s. 131-176, doi:10.1086/598822.

⁶ Por. Denis NOBLE, „Physiology Is Rocking the Foundations of Evolutionary Biology”, *Experimental Physiology* 2013, vol. 98, s. 1235-1243, doi:10.1113/expphysiol.2012.071134.

⁷ Por. James A. SHAPIRO, „A 21st Century View of Evolution: Genome System Architecture, Repetitive DNA, and Natural Genetic Engineering”, *Gene* 2005, vol. 345, s. 91-100, doi:10.1016/j.gene.2004.11.020.

⁸ Por. Kevin N. LALAND, John ODLING-SMEE, and Marc W. FELDMAN, „Evolutionary Consequences of Niche Construction and Their Implications for Ecology”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 1999, vol. 96, s. 10242-10247, doi:10.1073/pnas.96.18.10242.

⁹ Por. Mary Jane WEST-EBERHARD, **Developmental Plasticity and Evolution**, Oxford University Press, Oxford, UK 2003.

¹⁰ Por. Michael LYNCH, „The Frailty of Adaptive Hypotheses for the Origins of Organismal Complexity”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 2007, vol. 104 (Supplement 1), s. 8597-8604, doi:10.1073/pnas.0702207104.

¹¹ Por. Karl J. NIKLAS, Sarah E. BONDOS, A. Keith DUNKER, and Stuart A. NEWMAN, „Rethinking Gene Regulatory Networks in Light of Alternative Splicing, Intrinsically Disordered Protein Domains, and Post-Translational Modifications”, *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 2015, vol. 3, no. 8, doi:10.3389/fcell.2015.00008.

¹² Por. LAUBICHLER and RENN, „Extended Evolution...”.

¹³ Por. Tim PETERSON and Gerd B. MÜLLER, „Phenotypic Novelty in Evo-Devo: The Distinction Between Continuous and Discontinuous Variation and Its Importance in Evolutionary Theory”, *Evolutionary Biology* 2016, vol. 43, s. 314-335, doi:10.1007/s11692-016-9372-9.

¹⁴ Por. BATESON, „New Thinking About Biological Evolution...”.

¹⁵ Por. WOESE and GOLDENFELD, „How the Microbial World Saved Evolution...”.

Wspomniane wyzwania spotykają się czasem z dogmatyczną wrogością związaną z przekonaniem, że każda krytyka tradycyjnej ramy pojęciowej jest nonsensowna.²⁰ Znacznie częściej obrońcy tradycyjnego ujęcia argumentują jednak, że z teorią ewolucji w jej aktualnej postaci „wszystko jest w porządku”. Według nich uległa ona „koewolucji” z metodologicznymi i empirycznymi osiągnięciami, które znalazły już należyte miejsce w obecnej biologii ewolucyjnej.²¹ Niemniej wielokrotnie podkreślany fakt, że o innowacyjnych mechanizmach ewolucyjnych wspomniano w niektórych starszych i nowszych publikacjach, nie przemawia za tym, że dostosowano do nich formalną strukturę teorii ewolucji. Wręcz przeciwnie, rozbieżności między obecnym zastosowaniem pojęć ewolucyjnych a przewidywaniami wyprowadzonymi z modelu klasycznego są coraz większe. Wskażmy więc niektóre różnice między teorią MS a proponowanymi względem niej rozwiązaniami alternatywnymi.

¹⁶ Por. Denis NOBLE, „Biophysics and Systems Biology”, *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 2010, vol. 368, s. 1125-1139, doi:10.1098/rsta.2009.0245.

¹⁷ Por. Melinda A. ZEDER, „Evolutionary Biology and the Emergence of Agriculture: The Value of Co-Opted Models of Evolution in the Study of Culture Change”, w: Anna Marie PRENTISS, Ian KULT, and James C. CHATTERS (eds.), **Macroevolution in Human Prehistory**, Springer, New York 2009, s. 157-210.

¹⁸ Por. Marion BLUTE, „Modes of Variation and Their Implications for an Extended Evolutionary Synthesis”, w: Jonathan H. TURNER, Richard MACHALEK, and Alexandra MARYANSKI (eds.), **Handbook on Evolution and Society Toward an Evolutionary Social Science**, Routledge, Abingdon, UK 2014, s. 59-75.

¹⁹ Por. Daniel R. BROOKS, „The Extended Synthesis: The Law of the Conditions of Existence”, *Evolution: Education and Outreach* 2011, vol. 4, s. 254-261, doi:10.1007/s12052-011-0328-3; Michel MORANGE, „What Will Result from the Interaction Between Functional and Evolutionary Biology?”, *Studies in History and Philosophy of Science C* 2011, vol. 42, s. 69-74, doi:10.1016/j.shpsc.2010.11.010; David J. DEPEW, „Adaptation as Process: The Future of Darwinism and the Legacy of Theodosius Dobzhansky”, *Studies in History and Philosophy of Science C* 2011, vol. 42, s. 89-98, doi:10.1016/j.shpsc.2010.11.006; Telmo PIEVANI, „How to Rethink Evolutionary Theory: A Plurality of Evolutionary Patterns”, *Evolutionary Biology* 2016, vol. 43, s. 446-455, doi:10.1007/s11692-015-9338-3.

²⁰ Por. John WHITFIELD, „Biological Theory: Postmodern Evolution?”, *Nature* 2008, vol. 455, s. 281-284, doi:10.1038/455281a.

²¹ Por. Gregory A. WRAY, Hopi E. HOEKSTRA, Douglas J. FUTUYMA, Richard E. LENSKI, Trudy F.C. MACKAY, Dolph SCHLUTER, and Joan E. STRASSMANN, „Does Evolutionary Theory Need a Rethink?: No, All Is Well”, *Nature* 2014, vol. 514, s. 161-164, doi:10.1038/514161a.

2. Zarys problemów

Podjmując próbę zdefiniowania zagadnień będących obecnie przedmiotem debaty, należy pamiętać o tym, co teoria ewolucji musi wyjaśnić. Biologia ewolucyjna, w swojej aktualnej postaci, nie jest jednym, spójnym ujęciem, lecz obejmuje zespoły różnych tematów i programów badawczych. Przedmiotem jej zainteresowania mogą być na przykład wzorce pokrewieństwa filogenetycznego i procesy tworzenia gatunków. W tym wypadku nacisk kładzie się na rekonstrukcję związków między organizmami i odkrywanie zasad rządzących oddziaływaniem się i dywersyfikacją wyższych kładów taksonomicznych, a zajmuje się tym filogenetyka. W ramach kolejnego podejścia bada się genetyczną i fenotypową zmienność w populacjach w celu ustalenia reguł powstawania zmian w czasie. Najbardziej drobiazgowo analizuje się to zagadnienie w ramach genetyki populacyjnej i ilościowej. Jeszcze innym ujęciem jest badanie pochodzenia złożonych cech organizmów, na przykład morfologicznych, fizjologicznych lub behawioralnych. Ma to na celu wyjaśnienie ewolucji procesów tworzących te cechy oraz tego, jak — z kolei — procesy te wpływają na przebieg ewolucji. Kwestie te badane są w ramach ewolucyjnej biologii rozwoju (evo-devo), biologii systemowej i nauk behawioralnych. Wreszcie, można badać ewolucję umysłu, języka, społeczeństwa i kultury, jak również ich zwrotne oddziaływanie na ewolucję biologiczną, co znajduje się w obszarze badań biologii poznawczej, lingwistyki, antropologii i niektórych dziedzin nauk społecznych.

Podczas analizy zasad teorii ewolucji w jej obecnej postaci stale należy mieć na uwadze wielką różnorodność tego, co wymaga wyjaśnienia, a także postępy dokonane w ramach wyżej wspomnianych dziedzin. W większości współczesnych podręczników na temat ewolucji, dokumentujących liczne ustalenia o charakterze empirycznym i teoretycznym, w warstwie podstawowych założeń wciąż proponowana jest rama pojęciowa opierająca się w głównej mierze na opracowanej w latach trzydziestych i czterdziestych dwudziestego wieku nowoczesnej syntezy. Mimo że MS nigdy nie stanowiła całościowej formalnej syntezy, ²² połączyła ona podstawowe neodarwinowskie zasady zmienności, dziedzic-

²² Por. Richard G. DELISLE, „What Was Really Synthesized During the Evolutionary Synthesis?: A Historiographic Proposal”, *Studies in History and Philosophy of Science C* 2011, vol. 42, s. 50-59, doi:10.1016/j.shpsc.2010.11.005.

czenia, zróżnicowanej reprodukcji i doboru naturalnego z genetyką mendlowską, eksperymentalną i populacyjną, a także z zapewnianymi przez paleontologię, botanikę i systematykę koncepcjami i danymi dotyczącymi wzorców ewolucji. Sformalizowanym jądrem teorii MS była — i nadal jest — genetyka populacyjna,²³ matematyczne ujęcie dynamiki częstości genów w populacjach organizmów. Empiryczną podstawą i głównym przedmiotem zainteresowania genetyki populacyjnej jest pomiar zmienności cech w populacjach, a to, co wymaga wyjaśnienia, to zmienność adaptacyjna, specjacja i stopień dostosowania. Ożywienie wprowadziło zastosowanie coraz bardziej wyrafinowanych algorytmów do badań wyjaśniających kształtowanie wartości fitness.

Mimo iż twierdzono, że klasyczna biologia ewolucyjna stale wcielała elementy nowych dziedzin w swoje ramy pojęciowe,²⁴ większość zasad i wyjaśnień wymienianych w opisach aktualnej teorii wciąż wywodzi się z ujęcia MS oraz zasad genetyki populacyjnej.²⁵ Oto zarys tych zasad: (i) wymogiem każdego wyjaśnienia ewolucjonistycznego jest badanie populacji organizmów; (ii) w populacjach występuje genetyczna zmienność, która powstaje w sposób losowy za sprawą mutacji i rekombinacji; (iii) populacje ewoluują poprzez zmiany w częstościach genów, za które odpowiadają dobór naturalny, przepływ genów i dryf genetyczny; (iv) warianty genetyczne wywołują niewielkie skutki na poziomie fenotypu, a powstająca tak zmienność fenotypowa ma charakter stopniowy i ciągły; (v) za przekazywanie zmian podlegających selekcji odpowiada wyłącznie dziedziczenie genetyczne; (vi) nowe gatunki powstają dzięki zatrzymaniu przepływu genów między populacjami, które ewoluują następnie w odmienny sposób; (vii) różnice na poziomie fenotypów, na podstawie których wyodrębnia się wyższe taksony, są wynikiem stopniowej kumulacji zmian genetycznych; (viii) dobór naturalny stanowi jedyny ukierunkowujący czynnik w ewolucji. Obszerniejsze omówienie tych zasad można znaleźć w podręczniku Douglasa Fu-

²³ Por. John BEATTY, „The Synthesis and the Synthetic Theory”, w: William BECHTEL (ed.), **Integrating Scientific Disciplines**, Springer, Dordrecht, The Netherlands 1986, s. 125-135.

²⁴ Por. WRAY, HOEKSTRA, FUTUYMA, LENSKI, MACKAY, SCHLUTER, and STRASSMANN, „Does Evolutionary Theory Need a Rethink...”; Douglas J. FUTUYMA, „Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution?”, w: Emanuele SERELLI and Nathalie GONTIER (eds.), **Macroevolution**, Springer, Cham, Switzerland 2015, s. 29-85.

²⁵ Por. Douglas J. FUTUYMA, **Ewolucja**, przekł. pod red. Jacka Radwana, Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa 2008.

tuymy.²⁶

Jak wskazują powyższe zasady, teoria ewolucji jest obecnie zorientowana głównie na wyjaśnianie zmienności na podstawie genetyki i — poza kilkoma niewielkimi semantycznymi modyfikacjami — nie uległo to zmianie przez ostatnie siedemdziesiąt lub osiemdziesiąt lat. Pomimo deklaracji, że pod uwagę brane są również inne czynniki, a nie tylko te przyjmowane tradycyjnie, stwierdzamy, że teoria ta — zważywszy na to, jak przedstawia się ją w aktualnych publikacjach — koncentruje się na ograniczonym zbiorze tego, co w procesie ewolucji wymaga wyjaśnienia, pomijając większość wspomnianych wyżej problemów. Teoria ewolucji sprawdza się dobrze w odniesieniu do tych zagadnień, na jakich się skupia. Dostarcza testowalnych i w bardzo wielu przypadkach potwierdzonych przewidywań dotyczących dynamiki zmienności genetycznej w ewoluujących populacjach, stopniowo powstającej zmienności i adaptacji cech fenotypowych, a także genetycznego podłoża specjacji. Gdyby proces wyjaśniania na tym się zatrzymywał, nie byłoby żadnej kontrowersji. Charakterystyczne dla biologii ewolucyjnej jest jednak przekonanie, zgodnie z którym genetyka populacyjna dostarcza uprzywilejowanego typu wyjaśniania *wszystkich* zjawisk ewolucyjnych. W ten sposób neguje się to, że — z jednej strony — nie wszystkie jej przewidywania da się potwierdzić w każdych warunkach i — z drugiej — że wykluczane jest całe mnóstwo różnych zjawisk ewolucyjnych. Teoria ta w dużej mierze unika na przykład pytania o to, jak naprawdę w procesie ewolucji powstają złożone organizacje struktury, fizjologii, rozwoju lub zachowania organizmów. Nie umożliwia też należytego uwzględniania czynników, które nie wchodzą w zakres ramy teoretycznej genetyki populacyjnej, na przykład czynników rozwojowych, systemowych, ekologicznych czy kulturowych.

Wskazywanie mankamentów ramy pojęciowej MS ma długą historię. Jeden z głosów krytycznych dotyczy ściśle gradualistycznej koncepcji odziedziczonej przez MS po darwinowskim ujęciu ewolucji. Darwin postrzegał drobną, stopniowo powstającą i kumulatywną zmienność jako *zasadniczy* wymóg, bez którego jego „teoria musiałaby absolutnie upaść”.²⁷ Thomas Huxley uznał to za „niepo-

²⁶ Por. FUTUYMA, *Ewolucja...*

²⁷ Karol DARWIN, *O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego, czyli o utrzymaniu się doskonalszych ras w walce o byt*, tekst polski na podstawie przekładu Szymona Dicksteina

trzebną trudność”.²⁸ Później tę domniemaną konieczność powolnie płynącego, nieprzerwanego strumienia zmian zdawały się potwierdzać niezliczone badania ukazujące odpowiednie zachowania zmienności cech w populacjach naturalnych lub w warunkach doboru sztucznego. Koncepcję drobnych, następujących po sobie przekształceń wzmocniło następnie molekularne ujęcie zmienności genetycznej. Kiedy jako główne źródło zmienności potraktowano mutacje pojedynczych genów lub nawet mniejszych części DNA, to wydawało się, że modyfikacje fenotypów muszą być małe. Uznawano bowiem, że większe zmiany są destrukcyjne i jest mało prawdopodobne, by mogły prowadzić do adaptacyjnych skutków. Ważną rolę odegrało też przekonanie o losowości zmian genetycznych. Obecnie wszystkie te wysoko cenione opinie muszą ulec rewizji, zwłaszcza w świetle genomiki, która ukazuje wyraźnie niegradualistyczny obraz ewolucji.²⁹ Należy też mieć świadomość, że wszystkie modele stopniowego powstawania zmienności opierają się na empirycznym badaniu tego właśnie rodzaju zmian, podczas gdy inne formy zmienności są pomijane. Skoro dobiera się przypadki stopniowego powstawania zmienności, poddaje się je analizie ilościowej i na tej podstawie opracowuje się modele teoretyczne, to nie jest niczym niespodziewanym, że to właśnie taki rodzaj zmienności uzyskuje wyjaśnienie.

Z gradualistycznym wymogiem teorii MS powiązane jest głęboko zakorzenione pojęcie adaptacji. Również ten aspekt klasycznej teorii wielokrotnie krytykowano w przeszłości, zarówno na gruncie empirycznym, jak i teoretycznym,³⁰ ale także na podstawie aktualnych ustaleń genetyki.³¹ Różne formy adaptacjonizmu dostrzegalne są na przykład w brytyjskich i amerykańskich trady-

i Józefa Nusbauma opracowały Joanna Popiołek i Małgorzata Yamazaki, Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa 2009, s. 178.

²⁸ Por. Leonard HUXLEY, *Life and Letters of Thomas H. Huxley*, Cambridge University Press, Cambridge, UK 2011.

²⁹ Por. Eugene V. KOONIN, „Ewolucjonizm darwinowski w świetle genomiki”, przeł. Dariusz Sagan, *Filozoficzne Aspekty Genezy* 2018, t. 15, s. 283-370, <http://www.nauka-a-religia.uz.zgora.pl/images/FAG/2018.t.15/art.03.pdf> (10.12.2018).

³⁰ Por. DEPEW, „Adaptation as Process...”; Stephen Jay GOULD and Richard C. LEWONTIN, „The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme”, *Proceedings of the Royal Society of London B* 1979, vol. 205, s. 581-598, doi:10.1098/rspb.1979.0086.

³¹ Por. LYNCH, „The Frailty of Adaptive Hypotheses...”.

cjach badawczych,³² ale w dalszym ciągu najczęściej spotykane jest pojęcie zespołu cech składających się na organizm, z których każda jest specjalnie przystosowana do pełnienia określonej funkcji w sposób najlepiej przyczyniający się do przetrwania organizmu. Nazwano to „pakietami dyskretnych adaptacji”. Poglądu tego nie wyeliminował ani alternatywny pogląd Theodosiusa Dobzhansky’ego, który interpretował populacje jako stany względnej adaptacyjności,³³ ani wykazanie częstego występowania cech nieadaptacyjnych. Już w latach siedemdziesiątych dwudziestego wieku Stephen Jay Gould i Richard Lewontin³⁴ uznali, że wierność wszechogarniającemu adaptacjonizmowi to „stary zwyczaj”, ale pomimo intensywnych dyskusji naukowych na ten temat, zwyczaj ten nadal jest kultywowany.

Koncepcja doboru naturalnego, stanowiąca kamień węgielny teorii MS, ściśle związany zarówno z gradualizmem, jak i adaptacjonizmem, również była dość intensywnie krytykowana. W tym wypadku kwestionowana była nie tyle sama zasada, ile wyjątkowy charakter działania przyczynowego, jaki jej przypisywano. Czy wszystkie cechy organizmów biologicznych są z konieczności wytworem doboru naturalnego i czy stanowi on jedyny czynnik w procesie ewolucji, który nadaje ukierunkowanie zmianom organizmów? Wielu badaczy uznało, że dobór naturalny nie jest wyjątkową „siłą” ewolucyjną, a inni zastanawiali się, czy jedynym i właściwym „przedmiotem” selekcji jest osobnik, czy też w selekcyjnych scenariuszach należy uwzględnić również inne poziomy selekcji — znajdujące się powyżej i poniżej poziomu osobniczego.³⁵ Ta klasyczna krytyka również stanowiła jądro licznych debat toczonych w przeszłości,³⁶ ale problem, jak zwykle, nadal nie ma rozwiązania.

Wreszcie, to oczywiste, że niemal wszystkie istotne przewidywania formułowane w ramach teorii MS opierają się na zasadach genetycznych i przekona-

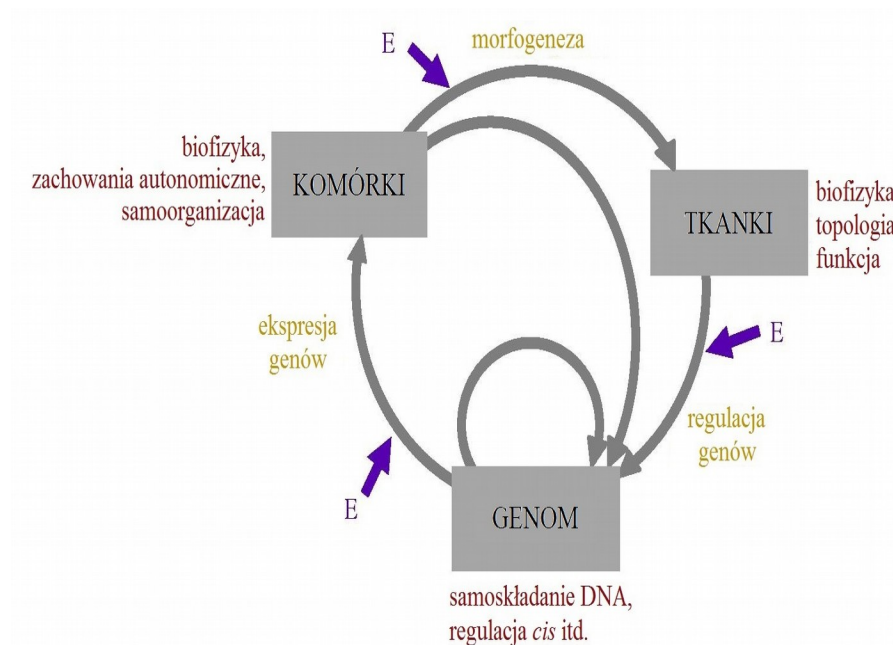
³² Por. DEPEW, „Adaptation as Process...”.

³³ Por. DEPEW, „Adaptation as Process...”.

³⁴ Por. GOULD and LEWONTIN, „The Spandrels of San Marco...”.

³⁵ Por. Stephen Jay GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 2002; Samir OKASHA, *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford University Press, Oxford, UK 2008; Andy GARDNER, „The Genetical Theory of Multilevel Selection”, *Journal of Evolutionary Biology* 2015, vol. 28, s. 305-319, doi:10.1111/jeb.12566.

³⁶ Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory*....



Rys. 1. Oddziaływania zwrotne między różnymi poziomami organizacji w układach rozwojowych. Kolorem fioletowym oznaczono przykłady autonomicznych właściwości na każdym poziomie (E, wpływy środowiskowe).

niach związanych z determinizmem genetycznym. Idea programu genetycznego, która leży u podstaw teorii MS, nie uległa zmianie, pomimo że długo utrzymywane przekonanie, iż geny to jedyne wyznaczniki formy biologicznej w procesie rozwoju i ewolucji, było podważane przez wielu komentatorów.³⁷ To samo dotyczy mechanizmów dziedziczenia transpokoleniowego. Koncepcję dziedziczenia wyłącznie genetycznego sfalsyfikowano wielokrotnie,³⁸ a mimo to istot-

³⁷ Por. WEST-EBERHARD, **Developmental Plasticity...**; NIKLAS, BONDOS, DUNKER, and NEWMAN, „Rethinking Gene Regulatory Networks...”; Stuart A. NEWMAN, „Developmental Mechanisms: Putting Genes in Their Place”, *Journal of Biosciences* 2002, vol. 27, s. 97-104, doi:10.1007/BF02703765; Lenny MOSS, **What Genes Can't Do**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2004; Denis NOBLE, „Neo-Darwinism, the Modern Synthesis and Selfish Genes: Are They of Use in Physiology?”, *Journal of Physiology* 2011, vol. 589, s. 1007-1015, doi:10.1113/jphysiol.2010.201384; Sheldon KRIMSKY and Jeremy GRUBER (eds.), **Genetic Explanations: Sense and Nonsense**, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 2013.

³⁸ Por. JABLONKA and LAMB, **Evolution in Four Dimensions...**

nym składnikiem teorii MS wciąż pozostaje genocentryzm. Współczesna postać tego stanowiska — koncepcja ewolucji sieci regulatorowych genów — stanowi jedynie rozszerzenie poglądu, zgodnie z którym „geny determinują fenotyp”.

Ograniczenia teorii MS ukazuje nie tylko krytyka skierowana pod adresem pewnych jej tradycyjnych zasad, ale także jej niezdolność do rozwiązania niektórych najważniejszych zjawisk ewolucji organizmów. Teorie populacyjne pomijają na przykład problem sposobu powstawania złożonych organizacji fenotypów w procesie ewolucji, podobnie jak kwestię dwustronnego wpływu tych cech organizacji wyższego rzędu na proces ewolucji. MS w istocie nie dysponuje teorią organizacji, która potrafiłaby wyjaśnić charakterystyczne aspekty ewolucji fenotypów, takie jak powstawanie nowych cech, modularność, homologia, homoplazja czy pochodzenie planów budowy ciał określających linie rodowe. Jak pokażę poniżej, potencjał do rozwiązania przynajmniej niektórych aspektów tych problemów, z którymi nie radzi sobie teoria klasyczna, mają między innymi takie obszary badań jak evo-devo, tworzenie nisz czy biologia systemowa.

Mimo iż omawiam tutaj tylko najważniejsze zagadnienia, ten krótki przegląd uzmysławia, że lista problemów, z jakimi boryka się teoria MS, jest długa. obrońcy ortodoksji twierdzą, że problemy te były już wcześniej poruszane, ale nie znaczy to, że je rozwiązano. Obecny paradygmat ewolucjonistyczny nadal zdominowany jest przez te same podstawowe założenia, które przyjęto w trakcie formułowania nowoczesnej syntezy. Mimo że w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat mocno je krytykowano na gruncie wielu różnych obszarów biologii, rzadko skutkowało to pojawieniem się propozycji alternatywnych. Na przykład w swoim, opublikowanym w 2002 roku, wyczerpującym opracowaniu historii sporów o ewolucję³⁹ Gould podjął większość głosów krytycznych i zaproponował idee zastępcze, ale nie stworzył alternatywnego ujęcia ogólnej *struktury* teorii ewolucji, na co mógłby wskazywać tytuł jego książki. Żadna z intensywnych dyskusji, jakie prowadzono na przestrzeni wielu lat, nie przyczyniła się do modyfikacji dominującego stanowiska, które pozostaje wierne takim klasycznym założeniom wstępnym jak gradualizm, adaptacjonizm, selekcjonizm i genocentryzm. Podstawą przewidywań formułowanych w ramach teorii MS nadal są te właśnie założenia, ignoruje się natomiast wszystkie przewidywania wynikające z modeli

³⁹ Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*

alternatywnych. Zapewnienie o ciągłym wcielaniu nowych elementów pojęciowych do teorii MS jest więc przekłamywaniem rzeczywistości.

3. Pojęciowe innowacje

Dziś biologia ewolucyjna ukazuje bardzo odmienny krajobraz. Od czasu sformułowania teoretycznego ujęcia syntezy populacyjnej powstało wiele nowych pojęć, a niektóre z nich podważają przyjętą teorię lub nie wcielono ich do powszechnie obowiązującej ramy pojęciowej. W tym artykule możliwy jest jedynie krótki przegląd najważniejszych innowacji pojęciowych. Bardziej rozbudowane omówienia można znaleźć w książce pod redakcją moją i Massimo Pigliucciego⁴⁰ lub w artykule zespołu Kevina Lalanda.⁴¹

3.1. Ewolucyjna biologia rozwoju

Zespołu nowych pojęć dostarczyła evo-devo, dziedzina badań, która powstała na początku lat osiemdziesiątych dwudziestego wieku z powodu niezadowolonia z tego, że biologię rozwoju wykluczono z teorii ewolucji.⁴² Kiedy później pojawiły się nowe molekularne metodologie analizy porównawczej regulacji genów, ogromnie wzrosła nasza wiedza o ewolucji procesów rozwojowych. W warstwie teoretycznej ujęcie evo-devo wychodzi od przesłanki, że relacja między genotypem a fenotypem nie stanowi jedynie korelacji statystycznej, lecz że reguły kierujące procesami rozwojowymi rządzą skutkami na poziomie fenotypu, zależąc jednocześnie od wpływu czynników spoza genomu. Jest aż nazbyt jasne, że proces rozwoju nie polega na liniowym odczytywaniu kodu lub programu, lecz jest systemowym procesem oddziaływań zwrotnych między schematami genetycznymi i niegenetycznymi, a także komórkami i tkankami. Proces ten

⁴⁰ Por. PIGLIUCCI and MÜLLER (eds.), *Evolution...*

⁴¹ Por. LALAND, ULLER, FELDMAN, STERELNY, MÜLLER, MOCZEK, JABLONKA, and ODLING-SMEE, „The Extended Evolutionary Synthesis...”

⁴² Por. Stephen Jay GOULD, *Ontogeny and Phylogeny*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 1977; Pere ALBERCH, Stephen Jay GOULD, George F. OSTER, and David B. WAKE, „Size and Shape in Ontogeny and Phylogeny”, *Paleobiology* 1979, vol. 5, s. 296-317, doi:10.1017/S0094837300006588; John Tyler BONNER (ed.), *Evolution and Development*, Springer, Berlin, Germany 1982; Brian C. GOODWIN, „Development and Evolution”, *Journal of Theoretical Biology* 1982, vol. 97, s. 43-55, doi:10.1016/0022-5193(82)90275-2.

obejmuje cechy fizyczne i autonomiczne w różnych skalach i jest zależny zarówno od środowisk lokalnych, jak i globalnych (por. rysunek 1).⁴³ W związku z tym proces rozwoju to relacja systemowa, której żaden składnik nie ma przewagi informacyjnej. Na podstawie prowadzonych w ramach evo-devo badań takich relacji sformułowano wiele pojęć ewolucyjnych. Wspomnę tutaj o trzech z nich.

Po pierwsze, zmienność fenotypowa podlegająca selekcji, możliwa do wytworzenia przez system rozwojowy danego typu, nie jest ani nieskończona, ani losowa. Proces rozwoju zarówno ją ogranicza,⁴⁴ jak i ułatwia.⁴⁵ Zanim dobór naturalny będzie mógł działać, system rozwojowy wykazuje preferencje dla pewnych rozwiązań, co nazwano tendencyjnością rozwojową.⁴⁶ Po drugie, podobnie jak w przypadku większości układów wielopoziomowych, procesy rozwojowe mają własności emergentne. Szeroki wachlarz takich zachowań znamy w wypadku organizacji komórek i tkanek.⁴⁷ Na przykład procesy reakcji-dyfuzji w embrionach wpływają na ułożenie komórek w morfogenezie kończyn.⁴⁸ Po

⁴³ Por. John MAYNARD-SMITH, Richard BURIAN, Stuart A. KAUFFMAN, Pere ALBERCH, John H CAMPBELL, Brian C. GOODWIN, Russell LANDE, David M. RAUP, and Lewis WOLPERT, „Developmental Constraints and Evolution: A Perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution”, *Quarterly Review of Biology* 1985, vol. 60, s. 265-287, doi:10.1086/414425.

⁴⁴ Por. MAYNARD-SMITH, BURIAN, KAUFFMAN, ALBERCH, CAMPBELL, GOODWIN, LANDE, RAUP, and WOLPERT, „Developmental Constraints and Evolution...”.

⁴⁵ Por. John GERHART and Marc KIRSCHNER, „The Theory of Facilitated Variation”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 2007, vol. 104 (Supplement 1), s. 8582-8589, doi:10.1073/pnas.0701035104.

⁴⁶ Por. Paul M. BRAKEFIELD, „The Power of Evo-Devo to Explore Evolutionary Constraints: Experiments with Butterfly Eyespots”, *Zoology* 2003, vol. 106, s. 283-290, doi:10.1078/0944-2006-00124; Sean PSUEK and Randall D. BEER, „Developmental Bias in Evolution: Evolutionary Accessibility of Phenotypes in a Model Evo-Devo System”, *Evolution and Development* 2008, vol. 10, s. 375-390, doi:10.1111/j.1525-142X.2008.00245.x.

⁴⁷ Por. Alexander V. BADYAEV, „Origin of the Fittest: Link Between Emergent Variation and Evolutionary Change as a Critical Question in Evolutionary Biology”, *Proceedings of the Royal Society B* 2011, vol. 278, s. 1921-1929, doi:10.1098/rspb.2011.0548.

⁴⁸ Por. Stuart A. NEWMAN and Ramray BHAT, „Activator-Inhibitor Dynamics of Vertebrate Limb Pattern Formation”, *Birth Defects Research C* 2008, vol. 81, s. 305-319, doi:10.1002/bdrc.20112.

trzecie, systemy rozwojowe przejawiają bistabilność i zachowania progowe.⁴⁹ Jest tak w dobrze znanym przypadku tworzenia segmentów, gdzie dostrzegalny jest związek wzajemnej inhibicji receptorów FGF i RA, w którym dwa stabilne stany oddzielone są stanem niestabilnym,⁵⁰ jak również w przypadku zachowań progowych przy tworzeniu palców kręgowców.⁵¹ Gdy dobór naturalny oddziałuje na takie rodzaje układów, biorąca się stąd zmienność fenotypowa nie musi być stopniowa i ciągła. W istocie symulacje dynamicznych zachowań sieci regulatorowych genów w procesie ewolucji wskazują, że bistabilne zmiany są prawdopodobniejsze niż przejścia stopniowe.⁵²

Ponadto ujęcie badawcze evo-devo dopuszcza rozważanie procesów odpowiedzialnych za ewolucję organizacji fenotypów, co jest zupełnie pomijane przez teorię syntetyczną. Problemu tego nie można sprowadzać do kwestii ewolucji regulacji genów, ponieważ — z jednej strony — wysoce utrwalone rozwojowe geny kontrolne, na przykład geny homeotyczne, mogą cechować się niehomologicznymi domenami ekspresji genów w embrionach blisko spokrewnionych linii filogenetycznych i — z drugiej strony — homologiczne struktury mogą być kodowane przez niehomologiczne geny. Jest to charakterystyczna relacja między genotypem a fenotypem opisywana przez dryf systemów rozwojowych.⁵³ Oparte na evo-devo koncepcje organizacji strukturalnej kładą nacisk na integracyjną stabilność zapewnianą przez wspólne szlaki rozwojowe⁵⁴ i modu-

⁴⁹ Por. Albert GOLDBETER, „Zero-Order Switches and Developmental Thresholds”, *Molecular Systems Biology* 2005, vol. 1, E1-E2, doi:10.1038/msb4100042.

⁵⁰ Por. Albert GOLDBETER, Didier GONZE, and Olivier POURQUIÉ, „Sharp Developmental Thresholds Defined through Bistability by Antagonistic Gradients of Retinoic Acid and FGF Signaling”, *Developmental Dynamics* 2007, vol. 236, s. 1495-1508, doi:10.1002/dvdy.21193.

⁵¹ Por. Axel LANGE, Hans L. NEMESCHKAL, and Gerd B. MÜLLER, „Biased Polyphenism in Polydactylous Cats Carrying a Single Point Mutation: The Hemingway Model for Digit Novelty”, *Evolutionary Biology* 2014, vol. 41, s. 262-275, doi:10.1007/s11692-013-9267-y.

⁵² Por. Johannes JAEGER, David IRONS, and Nick MONK, „The Inheritance of Process: A Dynamical Systems Approach”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2012, vol. 318, s. 591-612, doi:10.1002/jez.b.22468.

⁵³ Por. John R. TRUE and Eris S. HAAG, „Developmental System Drift and Flexibility in Evolutionary Trajectories”, *Evolution and Development* 2001, vol. 3, s. 109-119, doi:10.1046/j.1525-142x.2001.003002109.x.

⁵⁴ Por. Günter P. WAGNER, „The Biological Homology Concept”, *Annual Review of Ecology and Systematics* 1989, vol. 20, s. 51-69, doi:10.1146/annurev.es.20.110189.000411.

larność procesów rozwojowych.⁵⁵ Schematy morfologiczne będące skutkiem działania sił fizycznych uznaje się za podstawowe motywy organizacyjne u zwierząt⁵⁶ i roślin,⁵⁷ ulegające zintegrowaniu dzięki hierarchizacji sieci regulatorowych i utrwalane jako wzorce tworzenia fenotypów.⁵⁸ Coraz to bardziej wyrafinowane układy regulatorowe genów służą do powielania schematów morfologicznych, a bliskie odwzorowanie między genotypem a morfologicznym fenotypem nie musi wskazywać na przyczynę, lecz na skutek ewolucji.⁵⁹ Dlatego opisywane w ramach evo-devo mechanizmy organizacji fenotypów mogą być odpowiedzialne nie tylko za złożoność wyższego rzędu, ale też wpływać na dalszą ewolucję organizmów.⁶⁰ Potwierdzają to wyniki eksperymentów⁶¹ i modele teoretyczne.⁶²

Ogólnie rzecz biorąc, rezultaty uzyskiwane w ramach badań evo-devo wskazują na to, że zmienność fenotypowa nie jest z konieczności ani stopniowa, ani losowa. Niezależnie od tego, czy systemy rozwojowe zakłócane są przez oddziaływanie selekcji, mutacji lub warunków eksperymentalnych, przejawiają

⁵⁵ Por. Alessandro MINELLI, „Molecules, Developmental Modules, and Phenotypes: A Combinatorial Approach to Homology”, *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1998, vol. 9, s. 340-347, doi:10.1006/mpev.1997.0490.

⁵⁶ Por. Stuart A. NEWMAN, Gabo F. FORGACS, and Gerd B. MÜLLER, „Before Programs: The Physical Origination of Multicellular Forms”, *International Journal of Developmental Biology* 2006, vol. 50, s. 289-299, doi:10.1387/ijdb.052049sn.

⁵⁷ Por. Karl J. NIKLAS, *Plant Evolution*, University of Chicago Press, Chicago, Illinois 2016.

⁵⁸ Por. Isaac SALAZAR-CIUDAD, Ricard V. SOLÉ, and Stuart A. NEWMAN, „Phenotypic and Dynamical Transitions in Model Genetic Networks II: Application to the Evolution of Segmentation Mechanisms”, *Evolution and Development* 2001, vol. 3, s. 95-103, doi:10.1046/j.1525-142x.2001.003002095.x.

⁵⁹ Por. Stuart A. NEWMAN and Gerd B. MÜLLER, „Epigenetic Mechanisms of Character Origination”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2000, vol. 288, s. 304-317, doi:10.1002/1097-010X(20001215)288:4,304::AIDJJEZ3.3.0.CO;2-G.

⁶⁰ Por. MÜLLER, „Evo-Devo...”.

⁶¹ Por. Alan C. LOVE and Rudolf A. RAFF, „Larval Ectoderm, Organizational Homology, and the Origins of Evolutionary Novelty”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2006, vol. 306B, s. 18-34, doi:10.1002/jez.b.21064.

⁶² Por. Isaac SALAZAR-CIUDAD and Jukka JERNVALL, „A Gene Network Model Accounting for Development and Evolution of Mammalian Teeth”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 2002, vol. 99, s. 8116-8120, doi:10.1073/pnas.132069499.

one zachowania emergentne i prowadzą do skutków nieliniowych. Znaczy to, że zmienność genetyczna tylko pośrednio wpływa na tworzony fenotyp, a mimo to jest on przewidywalny. Innymi słowy, zakres zmian populacji nie jest określany wyłącznie przez zmienność genetyczną, lecz również przez system rozwojowy jako całość, co stanowi podstawę tendencyjności fenotypów i ich nowych cech.⁶³ Możliwe jest już ustalenie względnego znaczenia doboru naturalnego oraz genetycznych i rozwojowych determinantów różnorodności życia.⁶⁴

3.2. Plastyczność fenotypów

O populacyjnym kontekście rozwoju dowiadujemy się w głównej mierze z badań plastyczności rozwojowej, czyli składnika plastyczności fenotypów. Plastyczność rozwojowa to zdolność organizmów do modyfikowania fenotypów w reakcji na różne warunki środowiskowe. Pośród jej skutków ewolucyjnych dobrze udokumentowany jest wpływ na zmienność odpowiedzi populacji na selekcję i przyspieszenie kolonizacji nowych środowisk,⁶⁵ jak również zmiany stopnia dostosowania związane z zależnymi od procesów rozwojowych wpływami rodzicielskimi.⁶⁶ Plastyczność może też odgrywać kluczową rolę w określaniu, które warianty genetyczne wytworzą podlegające selekcji różnice fenotypowe w danych warunkach środowiskowych lub wskutek stresu środowiskowego,⁶⁷ a to dzięki rozszerzaniu lub zawężaniu zakresu fenotypowej zdolności od-

⁶³ Por. PETERSON and MÜLLER, „Phenotypic Novelty in Evo-Devo...”; Armin P. MOCZEK, „Evolutionary Biology: The Origins of Novelty”, *Nature* 2011, vol. 473, s. 34-35, doi:10.1038/473034a.

⁶⁴ Por. Paul M. BRAKEFIELD, „Evo-Devo and Constraints on Selection”, *Trends in Ecology and Evolution* 2006, vol. 21, s. 362-368, doi:10.1016/j.tree.2006.05.001.

⁶⁵ Por. WEST-EBERHARD, **Developmental Plasticity...**; Massimo PIGLIUCCI, **Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture**, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland 2001; Patrick BATESON and Peter GLUCKMAN, **Plasticity, Robustness, Development and Evolution**, Cambridge University Press, Cambridge, UK 2011.

⁶⁶ Por. Tobias ULLER, „Developmental Plasticity and the Evolution of Parental Effects”, *Trends in Ecology and Evolution* 2008, vol. 23, s. 432-438, doi:10.1016/j.tree.2008.04.005.

⁶⁷ Por. Yoav SOEN, Maor KNAFO, and Michael ELGART, „A Principle of Organization Which Facilitates Broad Lamarckian-Like Adaptations by Improvisation”, *Biology Direct* 2015, vol. 10, e68, doi:10.1186/s13062-015-0097-y.

powiedzi populacji, często nazywanej normą reakcji.⁶⁸

Zgodnie z koncepcją plastyczności rozwojowej utrwalanie środowiskowo warunkowanych wariantów może zachodzić dzięki akomodacji fenotypowej i genetycznej.⁶⁹ Akomodacja fenotypowa to przystosowanie zmodyfikowanych elementów organizmu za sprawą procesów rozwojowych, które zwykle nie wymagają zajścia mutacji genetycznej.⁷⁰ Po akomodacji fenotypowej może następować akomodacja genetyczna, co może skutkować szybszą adaptacją do nowych środowisk.⁷¹ Wpływowi nowego środowiska na plastyczność fenotypową może towarzyszyć jednoczesne ujawnienie „ukrytej” zmienności rozwojowej oraz silna jej selekcja,⁷² co może zapewnić punkt wyjścia dla ewolucyjnego utrwalania nowych cech fenotypów.⁷³ Plastyczność łączono również z wszechobecnym zjawiskiem homoplazji⁷⁴ i szybką dywergencją linii filogenetycznych.⁷⁵ W świetle tej perspektywy plastyczność rozwojowa pełni rolę źródła nowych cech adaptacyjnych, a jednym z jej kluczowych mechanizmów jest indukcja środowiskowa,⁷⁶ czyli bezpośrednie oddziaływanie parametrów środowisko-

⁶⁸ Por. Carl D. SCHLICHTING and Massimo PIGLIUCCI, **Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective**, Sinauer, Sunderland, Massachusetts 1998.

⁶⁹ Por. MOCZEK, „Evolutionary Biology...”; Russell LANDE, „Adaptation to an Extraordinary Environment by Evolution of Phenotypic Plasticity and Genetic Assimilation”, *Journal of Evolutionary Biology* 2009, vol. 22, s. 1435-1446, doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x.

⁷⁰ Por. Mary Jane WEST-EBERHARD, „Phenotypic Accommodation: Adaptive Innovation Due to Developmental Plasticity”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2005, vol. 304B, s. 610-618, doi:10.1002/jez.b.21071.

⁷¹ Por. SCHLICHTING and PIGLIUCCI, **Phenotypic Evolution...**

⁷² Por. Alexander V. BADYAEV and Kevin P. OH, „Environmental Induction and Phenotypic Retention of Adaptive Maternal Effects”, *BMC Evolutionary Biology* 2008, vol. 8, s. 3-10, doi:10.1186/1471-2148-8-3.

⁷³ Por. PETERSON and MÜLLER, „Phenotypic Novelty in Evo-Devo...”.

⁷⁴ Por. George R. MCGHEE Jr., **Convergent Evolution**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2011.

⁷⁵ Por. WEST-EBERHARD, **Developmental Plasticity...**

⁷⁶ Por. WEST-EBERHARD, **Developmental Plasticity...**; BADYAEV and OH, „Environmental Induction...”; Armin P. MOCZEK, Sonia SULTAN, Susan FOSTER, Cris LEDÓN-RETTIG, Ian DWORKIN, H. Fred NIJHOUT, Ehab ABOUHEIF, and David W. PFENNIG, „The Role of Developmental Plasticity in Evolutionary Innovation”, *Proceedings of the Royal Society B* 2011, vol. 278, s. 2705-2713, doi:10.1098/rspb.2011.0971.

wych na procesy rozwojowe.

3.3. Genomika

Nauka mająca kluczowe znaczenie dla MS — genetyka — także uległa dużej zmianie od czasu powstania syntezy, a zwłaszcza przez ostatnie dwadzieścia lat. Teraz, gdy możliwe jest już badanie całych genomów, dowiedzieliśmy się, że w toku ewolucji znaczne części genomu zostały zduplikowane, usunięte lub przejęte do pełnienia nowych funkcji.⁷⁷ Ponadto nowe części genomów lub funkcje biochemiczne można pozyskać z innych komórek i organizmów, nie zaś wyłącznie drogą dziedziczenia po przodkach. Genomika porównawcza w wielkim stopniu zmodyfikowała ujęcia ewolucji zarówno prymitywnych form życia, jak i eukariontów. W przypadku prokariotów, wirusów, plazmidów i tym podobnych powszechnie występuje horyzontalny transfer genów. Nawet u eukariontów jest on częstszy niż przypuszczano dotychczas,⁷⁸ co przekonująco dowiedziono u protistów, grzybów i roślin, jak też u zwierząt, włączając w to ssaki i inne tertrapody.⁷⁹ Zwłaszcza elementy ruchome sprawiają, że ewolucja genomów jest nadzwyczaj dynamiczna i niestopniowa.⁸⁰ Co więcej, funkcjonalna reorganizacja genomu może nastąpić w reakcji na stres środowiskowy.⁸¹ Cechy zmian genetycznych okazują się więc zupełnie inne niż wynika z założeń twórców MS, którzy uważali, że głównym czynnikiem w ewolucji jest stała, losowa substytucja poszczególnych alleli.

⁷⁷ Por. KOONIN, „Ewolucjonizm darwinowski...”.

⁷⁸ Por. Michael L. ARNOLD, **Evolution through Genetic Exchange**, Oxford University Press, Oxford, UK 2006; Patrick J. KEELING and Jeffrey D. PALMER, „Horizontal Gene Transfer in Eukaryotic Evolution”, *Nature Reviews Genetics* 2008, vol. 9, s. 605-618, doi:10.1038/nrg2386.

⁷⁹ Por. WOESE and GOLDENFELD, „How the Microbial World Saved Evolution...”.

⁸⁰ Por. KOONIN, „Ewolucjonizm darwinowski...”; Alexander V. BADYAEV, „Stress-Induced Variation in Evolution: From Behavioural Plasticity to Genetic Assimilation”, *Proceedings of the Royal Society B* 2005, vol. 272, s. 877-886, doi:10.1098/rspb.2004.3045.

⁸¹ Por. LAUBICHLER and RENN, „Extended Evolution...”; BADYAEV, „Stress-Induced Variation...”; Luis LÓPEZ-MAURY, Samuel MARGUERAT, and Jürg BÄHLER, „Tuning Gene Expression to Changing Environments: From Rapid Responses to Evolutionary Adaptation”, *Nature Reviews Genetics* 2008, vol. 9, s. 583-593, doi:10.1038/nrg2398.

3.4. Dobór wielopoziomowy

Nadchodzi także pojęciowa zmiana w pojmowaniu doboru naturalnego. Zgodnie z klasycznym poglądem jednostką selekcji jest osobnik, ale obecnie coraz częściej utrzymuje się, że dobór naturalny może oddziaływać również na poziomach powyżej i poniżej osobnika. W teorii doboru hierarchicznego⁸² i teorii doboru wielopoziomowego⁸³ procesy selekcyjne zachodzą na poziomach genetycznym, komórkowym i tkankowym. Mówią one też o doborze krewniczym i grupowym, dopuszczają nawet możliwość doboru gatunkowego. W związku z tym nieodzowne jest odróżnianie dostosowania osobniczego od dostosowania grupowego. Chociaż debata nadal trwa, coraz większą uwagę zwraca się na to, że dobór naturalny może działać jednocześnie na różnych poziomach, być może nawet w przeciwnych kierunkach, oraz że działanie doboru na jednym poziomie może mieć wpływ również na poziomy wyższe lub niższe. Zainteresowanie teorią doboru wielopoziomowego odrodziło się za sprawą badań wielkich przejęć w ewolucji i definicji przyczynowości biologicznej.⁸⁴

3.5. Dziedziczenie inkluzyjne

W ostatnich latach dokonano również rewizji koncepcji dziedziczenia. Obecnie, oprócz dziedziczenia genetycznego, czyli jedyne uznawanego przez MS sposobu transpokoleniowego przekazywania informacji, uznaje się istnienie różnych form dziedziczenia niegenetycznego. Są to dziedziczenie epigenetyczne, behawioralne, ekologiczne i kulturowe.⁸⁵

W sferze dziedziczenia epigenetycznej przekazaniu między pokoleniami mogą ulec nie tylko dobrze znane wzorce potranslacyjnych modyfikacji białek histonowych lub metylacji cytozyn.⁸⁶ W szczególności coraz częściej uznaje

⁸² Por. GOULD, *The Structure of Evolutionary Theory...*

⁸³ Por. NIKLAS, *Plant Evolution...*; OKASHA, *Evolution and the Levels of Selection...*

⁸⁴ Por. OKASHA, *Evolution and the Levels of Selection...*

⁸⁵ Por. JABLONKA and LAMB, *Evolution in Four Dimensions...*; DANCHIN, CHARMANTIER, CHAMPAGNE, MESOUDI, PUJOL, and BLANCHET, „Beyond DNA...”.

⁸⁶ Por. Eric J. RICHARDS, „Inherited Epigenetic Variation — Revisiting Soft Inheritance”, *Nature Reviews Genetics* 2006, vol. 7, s. 395-401, doi:10.1038/nrg1834.

się, że głównym czynnikiem regulacji genów w rozwijających się tkankach jest transpokoloniowa epigenetyka małych cząsteczek RNA. Ostatnio odkryto wiele nowych cząsteczek i mechanizmów rządzących tym zjawiskiem,⁸⁷ w tym sposoby, w jakie doświadczenia rodziców mogą wpływać na zmianę ekspresji genów w następnych pokoleniach,⁸⁸ na przykład za pośrednictwem ludzkiego mikrobiomu.⁸⁹ Ponadto obecnie uznaje się, że ekologiczne i kulturowe formy dziedziczenia wpływają na zachowania i zmienność fenotypową kolejnych pokoleń,⁹⁰ a więc należy je włączyć do repertuaru ewolucyjnych form dziedziczenia. Wstępne próby połączenia dziedziczenia genetycznego i niegenetycznego, jak również ich względnego wkładu i wzajemnych oddziaływań, pozwoliły opracować ilościowe modele dziedziczenia inkluzyjnego.⁹¹ Mimo że czasem odrzuca się dziedziczenie niegenetyczne, gdyż traktuje się je jako zespół mechanizmów jedynie przybliżonych, których ostateczne (ewolucyjne) funkcje nie są niezgodne z MS,⁹² przekonująco wykazano słabości takiej argumentacji oraz problematyczność powszechnie dokonywanego rozróżnienia mechanizmów przybliżonych i ostatecznych.⁹³

⁸⁷ Por. Catharine H. RANKIN, „A Review of Transgenerational Epigenetics for RNAi, Longevity, Germline Maintenance and Olfactory Imprinting in *Caenorhabditis elegans*”, *Journal of Experimental Biology* 2015, vol. 218, s. 41-49, doi:10.1242/jeb.108340.

⁸⁸ Por. Jean-Jacques REMY, „Stable Inheritance of an Acquired Behavior in *Caenorhabditis elegans*”, *Current Biology* 2010, vol. 20, s. R877-R878, doi:10.1016/j.cub.2010.08.013.

⁸⁹ Por. Scott F. GILBERT, „A Holobiont Birth Narrative: The Epigenetic Transmission of the Human Microbiome”, *Frontiers in Genetics* 2014, vol. 5, no. 282, doi:10.3389/fgene.2014.00282.

⁹⁰ Por. Kevin N. LALAND, John ODLING-SMEE, and Sean MYLES, „How Culture Shaped the Human Genome: Bringing Genetics and the Human Sciences Together”, *Nature Reviews Genetics* 2010, vol. 11, s. 137-148, doi:10.1038/nrg2734.

⁹¹ Por. DANCHIN, CHARMANTIER, CHAMPAGNE, MESOUDI, PUJOL, and BLANCHET, „Beyond DNA...”.

⁹² Por. Thomas E. DICKINS and Qazi RAHMAN, „The Extended Evolutionary Synthesis and the Role of Soft Inheritance in Evolution”, *Proceedings of the Royal Society B* 2012, vol. 279, s. 2913-2921, doi:10.1098/rspb.2012.0273.

⁹³ Por. Alex MESOUDI *et al.*, „Is Non-Genetic Inheritance Just a Proximate Mechanism?: A Corroboration of the Extended Evolutionary Synthesis”, *Biological Theory* 2013, vol. 7, s. 189-195, doi:10.1007/s13752-013-0091-5.

3.6. Tworzenie nisz

Ustalenia dokonane na styku dziedzin ekologii, zachowania i kultury wskazują, że populacje organizmów nie są tylko biernymi odbiorcami działania doboru naturalnego, lecz aktywnie angażują się w tworzenie środowisk, które wyznaczają następnie warunki selekcji dla kolejnych populacji. Ten tryb ewolucji, w którym organizmy współkierują własną ewolucją i ewolucją innych gatunków, został opisany w ramach teorii tworzenia nisz. Teoria ta obejmuje pojęcia migracji, doboru rozproszonego i siedliskowego, a także koewolucji genów i kultury. Procesy tworzenia nisz mogą prowadzić do utrwalania alleli, które w innym wypadku mogłyby być szkodliwe, ułatwiać przetrwanie organizmów w niesprzyjających warunkach środowiskowych i — pomimo swej kosztowności — przynosić korzyści dzięki zapewnianiu przyszłym pokoleniom coraz większej przewagi.⁹⁴

Teoria tworzenia nisz ujmuje ważne związki między ewolucją biologiczną a kulturową, takie jak modyfikacja oddziaływania selekcji na bardzo wiele ludzkich genów w odpowiedzi na kulturowo przekazywane aktywności — skutki tego zjawiska można pokazać za pomocą modeli matematycznych.⁹⁵ Równie duże skutki tworzenia nisz wykazano w przypadku roślin.⁹⁶ Niezależnie od tego, jaki jest mechanizm tworzenia nisz, procesy kulturowe mogą prowadzić do ewolucji i utrzymywania zachowań altruistycznych, powstawania wyższych poziomów współpracy, redukcji różnorodności genetycznej lub do specjacji.⁹⁷ W przypadku ewolucji homininów zgromadzono dane empiryczne wskazujące, że aktywności o charakterze kulturowym, takie jak wytwarzanie narzędzi⁹⁸ lub

⁹⁴ Por. John ODLING-SMEE, Kevin N. LALAND, and Marcus W. FELDMAN, **Niche Construction**, Princeton University Press, Princeton, New Jersey 2003.

⁹⁵ Por. LALAND, ODLING-SMEE, and FELDMAN, „Evolutionary Consequences of Niche Construction...”; LALAND, ODLING-SMEE, and MYLES, „How Culture Shaped the Human Genome...”.

⁹⁶ Por. WEST-EBERHARD, **Developmental Plasticity...; NIKLAS, Plant Evolution...; Sonia E. SULTAN, Organism and Environment**, Oxford University Press, Oxford, UK 2015.

⁹⁷ Por. LALAND, ODLING-SMEE, and MYLES, „How Culture Shaped the Human Genome...”.

⁹⁸ Por. Michael J. O'BRIEN and Stephen J. SHENNAN, **Innovation in Cultural Systems**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2010.

udomowienie roślin i zwierząt,⁹⁹ mogą mieć duży wpływ na ewolucję biologiczną. To jasne, że wzajemnych związków między ewolucją biologiczną a kulturą nie można ignorować,¹⁰⁰ a największym teoretycznym wkładem koncepcji tworzenia nisz jest podkreślanie wzajemnych, złożonych ewolucyjnych związków między aktywnością organizmów a zmianami środowiskowymi.

3.7. Biologia systemowa

Inna dziedzina — biologia systemowa — zapewnia ujęcia teoretyczne zdolne do zintegrowania części wspomnianych wcześniej składowych ewolucji. Tytułem mogącej tego dokonać biologii systemowej nie jest powszechnie dzisiaj rozwijana „-omika”, lecz rama pojęciowa zajmująca się badaniem systemowych cech organizmów i ich oddziaływań na różnych poziomach organizacji (od cząsteczek po populacje organizmów), wliczając w to czynniki fizjologiczne, behawioralne i kulturowe. Mimo że dzisiejsza biologia systemowa organizmów zakorzeniona jest w głównej mierze w biofizyce i ujęciach funkcji biologicznych,¹⁰¹ czego pionierami byli między innymi Ludwig von Bertalanffy, Paul Weiss, Alan Turing, D’Arcy Thompson i Claude Bernard, jej dążenia mają w gruncie rzeczy charakter integracyjny. Jej celem jest znalezienie wieloskalowych i wielopoziomowych wyjaśnień cech organizmów i ich ewolucji. Zamiast myśleć o mocach obliczeniowych umożliwiającą analizę licznych interakcji elementów biologicznych, potencjał biologii systemowej lepiej interpretować jako postawę naukową łączącą ze sobą podejścia „redukcyjnistyczne” (badania części składowych) z podejściami „integracyjnymi” (badaniami wewnętrznymi i zewnętrznymi interakcji).¹⁰² W przeszłości teoretyczne ujęcia biologii syste-

⁹⁹ Por. Melinda A. ZEDER, „Domestication as a Model System for Niche Construction Theory”, *Evolution and Ecology* 2016, vol. 30, s. 325-348, doi:10.1007/s10682-015-9801-8.

¹⁰⁰ Por. Miriam Noël HAIDLE, Michael BOLUS, Mark COLLARD, Nicholas J. CONARD, Duilio GAROFOLI, Marlize LOMBARD, April NOWELL, Claudio TENNIE, and Andrew WHITEN, „The Nature of Culture: An Eight-Grade Model for the Evolution and Expansion of Cultural Capacities in Hominins and Other Animals”, *Journal of Anthropological Sciences* 2015, vol. 93, s. 43-70, doi:10.4436/JASS.93011.

¹⁰¹ Por. NOBLE, „Biophysics and Systems Biology...”.

¹⁰² Por. Peter KOHL and Denis NOBLE, „Systems Biology and the Virtual Physiological Human”, *Molecular and Systems Biology* 2009, vol. 5, no. 292, doi:10.1038/msb.2009.51.

mowej przeżywały wzloty i upadki,¹⁰³ ale obecnie, jawnie lub niejawnie, tworzą one część podstaw teoretycznych wielu różnych dziedzin badań i zaczynają też zajmować centralne miejsce w biologii ewolucyjnej. Pierwszym zwolennikiem tego stanowiska był Ruppert Riedl.¹⁰⁴

Powyższe przykłady zmian pojęciowych w różnych dziedzinach biologii ewolucyjnej to tylko niewielka część osiągnięć dokonanych od czasu powstania teorii MS około osiemdziesiąt lat temu. Prawie w ogóle nie zwraca się uwagi na to, że wiele tych koncepcji, które w pełni wykorzystuje się obecnie, niekiedy przeczy zasadom teorii MS lub je rozszerza. Jeśli poświęcimy temu należyłą uwagę, zmuszeni będziemy do rozważenia, jakie mają one znaczenie dla aktualnego pojmowania ewolucji. To oczywiste, że należy zrewidować niektóre kamienie węgielne tradycyjnej ramy ewolucyjnej, a także dodać nowe elementy do powszechnie utrzymywanej struktury teoretycznej. Poniżej zwięźle przedstawię rozszerzoną ramę pojęciową, do której swój wkład dali różni autorzy w tym numerze.*

4. Rozszerzona synteza ewolucyjna

EES to propozycja ramy pojęciowej uwzględniającej wielość czynników i związków przyczynowych w procesach ewolucyjnych.¹⁰⁵ W dalszym ciągu uznaje ona zmienność, zróżnicowaną reprodukcję, dziedziczność, dobór naturalny, dryf genetyczny i inne czynniki za niezbędne składowe ewolucji, lecz inaczej je pojmuje. Ponadto w ramach EES proces rozwoju odgrywa rolę twórczą, dobór naturalny nie stanowi jedyne sposobu modyfikowania zmienności w populacjach, przyczynowość nie biegnie wyłącznie w jednym kierunku od zewnętrznego środowiska do populacji, a zamiast jednego mechanizmu dziedziczenia ist-

¹⁰³ Por. Stuart A. NEWMAN, „The Fall and Rise of Systems Biology”, *Gene Watch* 2003, vol. 16, s. 8-12.

¹⁰⁴ Por. Ruppert RIEDL, *Order in Living Organisms*, John Wiley & Sons, Chichester, UK 1978.

* (Przyp. tłum.) *Interface Focus* 2017, vol. 7, no. 5, <https://royalsocietypublishing.org/toc/rsfs/7/5> (18.11.2018).

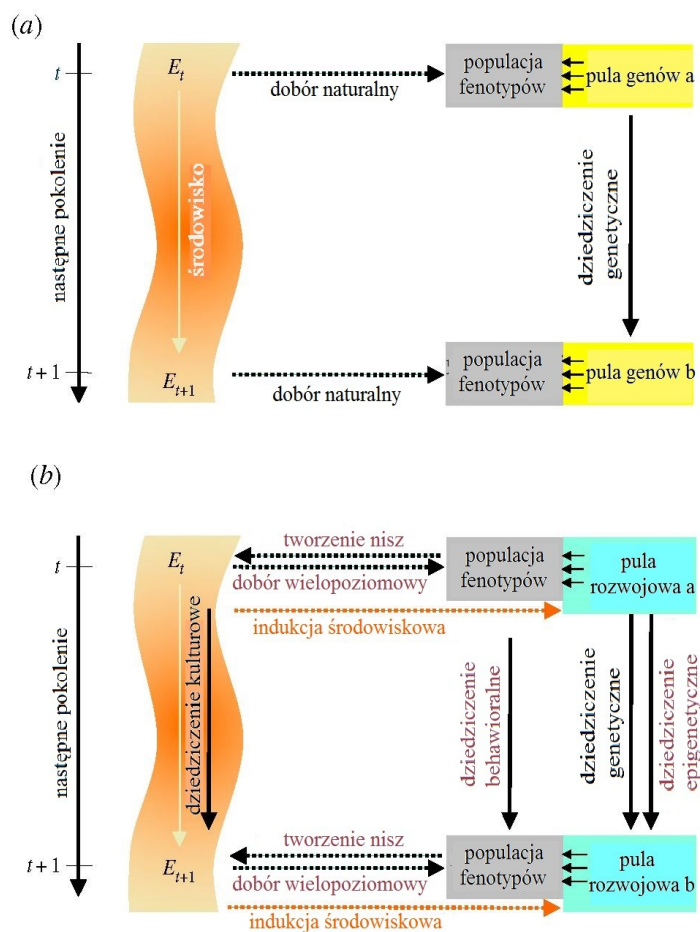
¹⁰⁵ Por. LALAND, ULLER, FELDMAN, STERELNY, MÜLLER, MOCZEK, JABLONKA, and ODLING-SMEE, „The Extended Evolutionary Synthesis...”; PIGLIUCCI and MÜLLER (eds.), *Evolution...*

nieje kilka trybów dziedziczenia między pokoleniami. Schemat organizacji elementów EES przedstawiono na rysunku 2 w celu zilustrowania strukturalnych różnic między tradycyjną ramą pojęciową (rysunek 2a) a ramą rozszerzoną (rysunek 2b). Łatwo dostrzec kilka ważnych różnic. Najważniejszą z nich jest porzucenie poglądu, że zakres zmienności fenotypowej w populacji znajduje wystarczające wyjaśnienie w statystycznej korelacji wraz z towarzyszącą jej zmiennością w „puli genów” populacji. Jak wskazują wyniki uzyskane w ramach *evo-devo* i biologii systemowej, potencjał zmienności w populacjach determinowany jest przez cechy systemów rozwojowych populacji, które — oprócz zmienności genetycznej — obejmują wiele dynamicznie oddziałujących ze sobą elementów, a duża ich część nie jest, jak wspomniałem wyżej, determinowana na poziomie genetycznym. Można to nazwać „pulą rozwojową” populacji (por. rysunek 2b). Jej dynamika przebiega w kontekście plastyczności rozwojowej i ewoluującej regulacji genów, ale obejmuje także samoorganizacyjne, fizycznie i środowiskowo warunkowane cechy procesu rozwoju. W świetle tej perspektywy tendencyjność i plastyczność rozwojowa odgrywają kluczowe role jako źródła nowej i skoordynowanej zmienności fenotypowej, nadają bowiem ukierunkowanie procesom selekcyjnym.

Dziedziczenie to kolejny element standardowej ramy teoretycznej, który uległ znacznemu przekształceniu w ramie rozszerzonej: uznaje się istnienie wielu systemów dziedziczenia. Poza przekazywaniem sekwencji DNA z jednego pokolenia do następnego EES obejmuje również dziedziczenie epigenetyczne. Nie ogranicza się ono jednak do znakowania epigenetycznego, lecz obejmuje także małe cząsteczki RNA i inne składniki pochodzące od matek lub ojców oraz części komórki dziedziczone niezależnie od DNA. Co więcej, EES akceptuje dziedziczenie behawioralne, ekologiczne i kulturowe oraz interakcje między różnymi trybami dziedziczenia transpokoleniowego. Należy jeszcze zbadać dokładny wpływ ewolucyjny każdego z tych trybów. Niemniej ich istnienie nie ulega wątpliwości, a szczegółowe opisanie udziału każdego z nich w dziedziczeniu inkluzyjnym jest niezbędne do zrozumienia dynamiki ewolucji.¹⁰⁶

Dobór naturalny pozostaje w EES czynnikiem kluczowym, ale pojmowanie jego roli uległo reinterpretacji. W ramach MS, a przynajmniej w jej najbardziej podstawowych interpretacjach, kształt i strukturę organizmu postrzegano

¹⁰⁶ Por. DANCHIN, CHARMANTIER, CHAMPAGNE, MESOUDI, PUJOL, and BLANCHET, „Beyond DNA...”.



Rys. 2. Schematyczne przedstawienie charakterystycznych elementów i związków w ramach (a) MS¹⁰⁷ i (b) rozszerzonej syntezy ewolucyjnej.¹⁰⁸ Główne różnice pokazano przy użyciu różnych kolorów.

wyłącznie jako wytwory zewnętrznej selekcji, zaś kierunkowość zmian ewolucyjnych miała być skutkiem samego doboru naturalnego. Natomiast w EES,

¹⁰⁷ Por. ODLING-SMEE, LALAND, and FELDMAN, **Niche Construction...**

¹⁰⁸ Por. Gerd B. MÜLLER, „Beyond Spandrels: EvoDevo, S.J. Gould, and the Extended Synthesis”, w: Gian Antonio DANIELI, Alessandro MINELLI, and Telmo PIEVANI (eds.), **Stephen Jay Gould: The Scientific Legacy**, Springer, Berlin, Germany 2013, s. 85-99.

poza rozszerzeniem zakresu działania selekcji na wiele poziomów organizacji, uznaje się, że twórcze cechy systemów rozwojowych odpowiedzialne są za tworzenie specyficznych fenotypów, a dobór naturalny uwalnia potencjał rozwojowy. Sądzi się, że poszczególne formy zmienności fenotypowej są efektem wewnętrznych warunków twórczych, nie zaś wpływów zewnętrznych. Tak więc ciężar wyjaśniania w dużej mierze przesuwają się od warunków zewnętrznych w stronę wewnętrznych cech ewoluujących populacji. Ponadto działanie doboru naturalnego może zostać „ominięte” za sprawą indukcji środowiskowej, dzięki czemu u wielu osobników w populacji za jednym zamachem tworzone są potencjalnie adaptacyjne zmiany rozwojowe i to zanim działanie doboru naturalnego stanie się efektywne.

Dobór naturalny pozostaje w EES czynnikiem kluczowym, ale pojmowanie jego roli uległo reinterpretacji. W ramach MS, a przynajmniej w jej najbardziej podstawowych interpretacjach, kształt i strukturę organizmu postrzegano wyłącznie jako wytwory zewnętrznej selekcji, zaś kierunkowość zmian ewolucyjnych miała być skutkiem samego doboru naturalnego. Natomiast w EES, poza rozszerzeniem zakresu działania selekcji na wiele poziomów organizacji, uznaje się, że twórcze cechy systemów rozwojowych odpowiedzialne są za tworzenie specyficznych fenotypów, a dobór naturalny uwalnia potencjał rozwojowy. Sądzi się, że poszczególne formy zmienności fenotypowej są efektem wewnętrznych warunków twórczych, nie zaś wpływów zewnętrznych. Tak więc ciężar wyjaśniania w dużej mierze przesuwają się od warunków zewnętrznych w stronę wewnętrznych cech ewoluujących populacji. Ponadto działanie doboru naturalnego może zostać „ominięte” za sprawą indukcji środowiskowej, dzięki czemu u wielu osobników w populacji za jednym zamachem tworzone są potencjalnie adaptacyjne zmiany rozwojowe i to zanim działanie doboru naturalnego stanie się efektywne.

W rezultacie EES — w odróżnieniu od MS — zapewnia czynnik konstruktywny. Przyczyną specyficznej konstrukcji fenotypów nie są przypadkowe zmiany w składzie DNA, lecz ewoluujące interakcje rozwojowe. Ta interpretacja opiera się też na fundamentalnie odmiennym ujęciu roli genów w procesach rozwoju i ewolucji. W świetle EES genom nie przypisuje się uprzywilejowanej roli przyczynowej jako programów lub planów kontrolujących i determinujących skutki procesu rozwoju, lecz stanowią one część systemowej dynamiki in-

terakcji, które uruchamiają procesy samoorganizacji w ewolucji procesu rozwoju i całych cykli życiowych. Oznacza to przesunięcie nacisku z *programowej* na *konstruktywną* rolę procesów rozwojowych w ewolucji. Co więcej, ten konstruktywny aspekt dotyczy też interakcji między wszystkimi poziomami organizacji, na przykład behawioralnym, społecznym i kulturowym. Wszystko to łącznie składa się na jądro koncepcji organizacji, która odróżnia EES od MS.

Inną cechą charakterystyczną EES jest dwustronność przyczynowa. Dotyczy to dwóch dziedzin. Jedną z nich to proces tworzenia złożoności fenotypowej, w którym kierunek przyczynowości nie przebiega tylko od niższych poziomów organizacji biologicznej, takich jak DNA, „w górę” do komórek, tkanek i organizmów, lecz również od wyższych poziomów „w dół”, na przykład za pośrednictwem regulacji genów indukowanej przez środowisko lub tkanki. Drugi aspekt dwustronności przyczynowej kryje się w tym, że populacje organizmów nie są uznawane za biernych odbiorców zewnętrznych nacisków selekcyjnych, lecz że — za sprawą różnych form tworzenia niszy — aktywnie modyfikują one środowiska, które zapewniają warunki selekcyjne dla kolejnych pokoleń. Główną cechą EES jest więc przekonanie, że przyczynowość nie biegnie tylko w jednym kierunku, lecz przyjmuje się ponadto dialektyczne relacje między jej elementami, zarówno w związku populacji ze środowiskiem, jak i w tworzeniu dziedzicznych architektur fenotypowych.

Innowacyjność EES oraz elementy różniące ją od teorii MS najbardziej uwiadaczają się, gdy pod uwagę weźmiemy przewidywania wynikające z ramy pojęciowej EES, zarówno w przypadku krótko-, jak i długoterminowych skutków ewolucji organizmów. Najważniejsze przewidywania dotyczą następujących zagadnień: (i) tworzenia dziedzicznej zmienności fenotypowej (zmienność jest systematycznie tendencyjna i ułatwana przez twórcze cechy procesu rozwoju); (ii) powstawania nowych cech fenotypów (nowe cechy powstają dzięki emergentnym i samoorganizacyjnym własnościom systemów rozwojowych); (iii) ciągu zmian genetycznych i fenotypowych (powstające struktury fenotypowe mogą zostać wychwycone i ustabilizowane przez ewoluujący zespół genów regulatorowych, a następnie uzyskać odpowiedni stopień dostosowania); (iv) dziedziczności (warianty adaptacyjne rozpowszechniają się nie tylko drogą dziedziczenia genetycznego, lecz także niegenetycznego, przez przekazywanie wiedzy lub wytworów kultury oraz za sprawą wielokrotnej indukcji środowiskowej); (v)

tempa ewolucji (okresy szybkiej ewolucji fenotypów mogą występować na przemian z okresami powolnej i ciągłej zmienności); (vi) indukcji środowiskowej (zmienność fenotypowa może być wywoływana przez środowisko u wielu osobników jednocześnie); (vii) aktywności organizmów (tworzenie nisz prowadzi do zmian środowiskowych, które zwiększają stopień dostosowania konstruktorów i ich potomków); (viii) doboru naturalnego (głównym ewolucyjnym skutkiem działania doboru naturalnego nie jest eliminacja niedostosowanych, lecz uwalnianie potencjału twórczego).

Ogólnie rzecz biorąc, w świetle EES zmienność jest bardziej przewidywalna, a skutki selekcji są w mniejszym stopniu ukierunkowane niż sądzono wcześniej. Przedmiotem zainteresowania EES są zasady organizacyjne, nie zaś statystyczne korelacje lub ewoluujące pogromy instrukcji. EES stanowi pluralistyczną, procesualną ramę pojęciową obejmującą dynamiczne interakcje między wieloma czynnikami mającymi wpływ na ewolucję. Formuluje też własny zbiór przewidywań ewolucyjnych, który wyraźnie odróżnia ją od ujęcia MS. Te swoiste przewidywania EES stanowią podstawę nowych programów badawczych, dzięki którym uzyskano już potwierdzające ją wyniki empiryczne. Bardziej szczegółowe omówienie zakresu tych przewidywań i ich konsekwencji nie jest możliwe w tym artykule, ale kwestię tę szerzej przedyskutowano w publikacji zespołu Kevina Lalanda.¹⁰⁹

5. Konsekwencje

EES nie stanowi prostego, nieuzasadnionego apelu o nową teorię, lecz stała się trwającym projektem integracji ważnych pojęć teoretycznych, które mają źródło w wielu różnych dziedzinach biologii ewolucyjnej. EES akceptuje podstawy klasycznej teorii MS, ale odmiennie interpretuje role niektórych jej elementów. Uwzględnia również nowe elementy, takie jak konstruktywne procesy rozwojowe, wielość mechanizmów dziedziczenia, dwustronność przyczynowa w tworzeniu nisz, a także czynniki behawioralne i kulturowe (w niniejszym przeglądzie nie omówiłem ich bardziej szczegółowo, ale opisano je w innych ar-

¹⁰⁹ Por. LALAND, ULLER, FELDMAN, STERELNY, MÜLLER, MOCZEK, JABLONKA, and ODLING-SMEE, „The Extended Evolutionary Synthesis...”.

tykułach w tym numerze *). Powinno być oczywiste, że zintegrowanie tych pojęć nie oznacza po prostu dodania do modelu MS kilku marginalnych pojęć niemających żadnych następstw dla jego podstawowej logiki. EES ustanawia nową strukturę ramy teoretycznej ewolucjonizmu, która zrywa z dawną, redukcjonistyczną i genocentryczną perspektywą. Jest to nowy sposób myślenia o ewolucji, mający — historycznie rzecz biorąc — korzenie w tradycji organicyzmu.¹¹⁰ Na podstawie przewidywań EES można formułować nowe hipotezy oraz inspirować nowe i postępowe badania w biologii ewolucyjnej i bliskich jej dziedzinach.

Propozycje związane z EES na ogół spotykają się z pozytywnymi reakcjami przedstawicieli innych dziedzin nauki. Wielu z nich jest przekonanych, że w przypadku biologii ewolucyjnej niezbędne stało się wprowadzenie rozszerzonej ramy pojęciowej. Głosy krytyczne przybierają natomiast trzy formy. Jedna to „argument o wchłanianiu”, zgodnie z którym standardową ramą pojęciową nie jest już MS, lecz rama nieustannie wchłaniająca różne nowe ustalenia pojęciowe.¹¹¹ obrońcy EES mają jednak odmienne zdanie: dopóki główne przewidywania formułowane w obrębie ramy pojęciowej ewolucjonizmu pozostają dokładnie takie same jak te klasycznej MS, dopóty nie może być mowy o zmianie jej podstawowych założeń. Dodanie rozdziału lub dwóch na temat nowych dziedzin badań ewolucyjnych, jak coraz częściej robi się w podręcznikach teorii ewolucji, nie jest równoznaczne z tym, że do teoretycznego gmachu biologii ewolucyjnej wcielono nowe pojęcia. Wykształcił się raczej zwyczaj niezależnego traktowania poszczególnych problemów badawczych, chociaż ujęcie genetyki populacyjnej nadal uznawane jest za podstawę wyjaśniania.

Zgodnie z drugą formą krytyki (przedstawianą przez pewnego uczestnika po niemal każdym referacie wygłoszonym na spotkaniu Royal Society, z którego pochodzą artykuły opublikowane w tym numerze specjalnym *) „mówiono o tym już wcześniej”, co wskazuje, że argumenty na rzecz EES są przestarzałe

* (Przyp. tłum.) *Interface Focus* 2017, vol. 7, no. 5, <https://royalsocietypublishing.org/toc/rsfs/7/5> (18.11.2018).

¹¹⁰ Por. Daniel J. NICHOLSON, „The Return of the Organism as a Fundamental Explanatory Concept in Biology”, *Philosophy Compass* 2014, vol. 9, s. 347-359, doi:10.1111/phc3.12128.

¹¹¹ Por. WRAY, HOEKSTRA, FUTUYMA, LENSKI, MACKAY, SCHLUTER, and STRASSMANN, „Does Evolutionary Theory Need a Rethink...”.

lub nieistotne. Niejasne jest jednak, dlaczego empiryczne ustalenia lub propozycje pojęciowe, które nie są całkowicie nowe, miałyby być nieistotne. Gdy zrozumie się, że zarzut ten jest niesłuszny, zwykle pojawia się argumentacja, że procesy kluczowe dla EES są jedynie dodatkami do podstawowych procesów wymaganych przez MS, takich jak dobór naturalny, mutacje, rekombinacja, dryf genetyczny i przepływ genów, ale „nie mają istotnego znaczenia” w ewolucji.¹¹² Jednak w obliczu opisanych wcześniej problemów, które wymagają wyjaśnienia przez biologię ewolucyjną, takie sugestie okazują się nietrafne. Co więcej, krytycy zawsze żądają dalszych danych empirycznych, co sprawia wrażenie, że EES to pozbawiona podstaw spekulacja teoretyczna, która wciąż oczekuje na potwierdzenie. Chociaż zawsze dobrze jest dysponować większą liczbą danych empirycznych, wszystkie składowe EES mają już bogate potwierdzenie w wynikach badań w różnych dziedzinach, z których się one wywodzą. Świadczą o tym chociażby prace przytaczane w niniejszym przeglądzie. Idee, które być może słusznie niegdyś odrzucano ze względu na brak potwierdzających je danych, należy obecnie poddać ponownej ocenie w świetle aktualnej wiedzy.

Bardziej subtelna odmiana omawianego tu argumentu, stosowana do odparcia dowolnej krytyki przyjętego poglądu, polega na tym, że wciąga się problem w niemającą końca debatę dotyczącą mikro- i makroewolucji. Podczas gdy „mikroewolucję” postrzega się jako ciągłą zmianę częstości alleli w obrębie gatunku lub populacji,¹¹³ niejasno sformułowane pojęcie makroewolucji¹¹⁴ łączy zagadnienie specjacji i pochodzenia „wyższych taksonów” z tak zwanymi „ważnymi zmianami fenotypowymi” lub nowymi typami budowy. Zazwyczaj powierzchowne uznanie problemu pochodzenia cech fenotypowych szybko przeraża się w dyskusję nad wywodzącymi się z genetyki populacyjnej argumentami na temat specjacji, często łączonymi ze szkodliwym użyciem koncepcji przery-

* (Przyp. tłum.) *Interface Focus* 2017, vol. 7, no. 5, <https://royalsocietypublishing.org/toc/rsfs/7/5> (18.11.2018).

¹¹² Por. WRAY, HOEKSTRA, FUTUYMA, LENSKI, MACKAY, SCHLUTER, and STRASSMANN, „Does Evolutionary Theory Need a Rethink...”.

¹¹³ Por. David N. REZNICK and Robert E. RICKLEFS, „Darwin’s Bridge Between Microevolution and Macroevolution”, *Nature* 2009, vol. 457, s. 837-842, doi:10.1038/nature07894.

¹¹⁴ Por. FUTUYMA, „Can Modern Evolutionary Theory...”.

wanej równowagi.¹¹⁵ Ma to na celu ostateczne odrzucenie konieczności modyfikacji teorii. Problem złożoności fenotypowej jest więc (nie)elegancko omijany. Dochodzi się do wniosku, że mechanizmy mikroewolucyjne są spójne ze zjawiskami makroewolucyjnymi,¹¹⁶ ale przecież ma to niewiele wspólnego ze strukturą i przewidywaniami EES. Prawdziwy problem polega na tym, że koncepcja ewolucji genetycznej najwyraźniej nie nadaje się do adekwatnego wyjaśnienia przyczynowego wszystkich form złożoności fenotypowej, nie zaś tylko tego, co ogólnikowo nazwano „makroewolucją”. Tym samym rozróżnienie mikro- i makroewolucji służy jedynie do przesłonięcia ważnych zagadnień związanych z aktualnie podnoszonymi głosami krytycznymi względem teorii standardowej. Nie należy go używać w dyskusji nad EES, ponieważ zwolennicy tego ujęcia rzadko czynią jakiegokolwiek odniesienia do makroewolucji, chociaż niekiedy są do tego zmuszeni.

Co ciekawe, zgodnie z trzecią formą krytyki adresowanej w stronę EES proponowane modyfikacje nie są wystarczająco radykalne, niezbędna jest bowiem znacznie bardziej fundamentalna zmiana.¹¹⁷ Także w tym wypadku mamy odmiennie zdanie. Jest całkiem oczywiste, że teoria MS stała się pod pewnymi względami zbyt ograniczona, nie znaczy to jednak, że unieważniono wszystkie jej składowe. Niemniej różnice w strukturze i konsekwencjach są na tyle duże, że należy posługiwać się nowym określeniem, ponieważ obecnie termin „MS” przywodzi na myśl zupełnie odmienny zbiór założeń i przewidywań. Klasyczna teoria nie może zachować swojej nazwy i jednocześnie prowadzić do innych przewidywań. Za terminem „EES”, stosowanym w tej i innych publikacjach,¹¹⁸ nie kryje się idea prostego rozszerzenia MS, jak czasem błędnie się sugeruje,

¹¹⁵ Por. Niles ELDRIDGE and Stephen Jay GOULD, „Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism”, w: Thomas J.M. SCHOPF (ed.), **Models in Paleobiology**, W.H. Freeman and Company, San Francisco, California 1972, s. 82-115.

¹¹⁶ Por. FUTUYMA, „Can Modern Evolutionary Theory...”.

¹¹⁷ Por. Lindsay R. CRAIG, „The So-Called Extended Synthesis and Population Genetics”, *Biological Theory* 2010, vol. 5, s. 117-123, doi:10.1162/BIOT_a_00035.

¹¹⁸ Por. MÜLLER, „Evo-Devo...”; PIGLIUCCI, „Do We Need...”; DANCHIN, CHARMANTIER, CHAMPAGNE, MESOUDI, PUJOL, and BLANCHET, „Beyond DNA...”; LAUBICHLER and RENN, „Extended Evolution...”; LALAND, ULLER, FELDMAN, STERELNY, MÜLLER, MOCZEK, JABLONKA, and ODLING-SMEE, „The Extended Evolutionary Synthesis...”; BLUTE, „Modes of Variation...”; BROOKS, „The Extended Synthesis...”; PIGLIUCCI and MÜLLER (eds.), **Evolution...**

lecz szeroko zakrojona, nowa synteza. To, czy ta nowa rama pojęciowa uzyska ostatecznie miano EES, czy też otrzyma inną nazwę, nie ma żadnego znaczenia. Liczy się to, że przyswojenie nowych pojęć, które są w codziennym użyciu i stały się częścią aktualnego zestawu pojęć biologii ewolucyjnej, wymaga nowej struktury teoretycznej. Zmiana teorii nie stanowi więc celu na przyszłość. Ona właśnie trwa, a EES to próba zapewnienia struktury dla myśli ewolucyjnej w jej obecnej postaci.

Biologia ewolucyjna przeżywa ekscytujący okres. Nadal utrzymywana jest podstawowa darwinowska tradycja badawcza, ale panuje zamęt, jeśli chodzi o szczegółowe aspekty struktury teorii ewolucji. Dokonywana jest między innymi rewizja niektórych jej tradycyjnych elementów i wcielane są elementy nowe. Nie należy faworyzować wybranych mechanizmów, takich jak losowa zmienność, kontrola genetyczna i dobór naturalny, ponieważ pluralistyczna rama pojęciowa lepiej ujmuje wielość czynników, które wchodzą w dynamiczne interakcje w procesie ewolucji. Współczesne badania ewolucyjne odzwierciedlają już ten pluralizm. Z racji tego, że wiele pojęć ewolucyjnych odeszło od standardowego paradygmatu, niezbędna jest zmodyfikowana rama ewolucyjna, która w należyty sposób połączy ze sobą liczne nowe elementy teoretyczne. EES stanowi jedną z możliwych dróg takiej integracji.

Dostępność danych. Artykuł nie zawiera dodatkowych danych.

Konflikt interesów. Nie deklaruje żadnego konfliktu interesów.

Finansowanie. Nie otrzymałem żadnych funduszy na ten artykuł.

Podziękowania. Dziękuję organizatorom konferencji naukowej na temat „Nowych trendów w biologii ewolucyjnej” za zaproszenie mnie do wzięcia w niej udziału. Wdzięczny jestem również Jamesowi DiFrisco i dwóm recenzentom za cenne uwagi.



Gerd B. Müller

Bibliografia

ALBERCH Pere, GOULD Stephen Jay, OSTER George F., and WAKE David B., „Size and Shape in Ontogeny and Phylogeny”, *Paleobiology* 1979, vol. 5, s. 296-317, doi:10.1017/S0094837300006588.

ARNOLD Michael L., **Evolution through Genetic Exchange**, Oxford University Press, Oxford, UK 2006.

AYALA Francisco J. and ARP Robert (eds.), **Contemporary Debates in Philosophy of Biology**, Blackwell Publishing Ltd., Hoboken 2010.

BADYAEV Alexander V., „Origin of the Fittest: Link Between Emergent Variation and Evolutionary Change as a Critical Question in Evolutionary Biology”, *Proceedings of the Royal Society B* 2011, vol. 278, s. 1921-1929, doi:10.1098/rspb.2011.0548.

BADYAEV Alexander V., „Stress-Induced Variation in Evolution: From Behavioural Plasticity to Genetic Assimilation”, *Proceedings of the Royal Society B* 2005, vol. 272, s. 877-886, doi:10.1098/rspb.2004.3045.

BADYAEV Alexander V. and OH Kevin P., „Environmental Induction and Phenotypic Retention of Adaptive Maternal Effects”, *BMC Evolutionary Biology* 2008, vol. 8, s. 3-10, doi:10.1186/1471-2148-8-3.

BATESON Patrick, „New Thinking About Biological Evolution”, *Biological Journal of the Linnean Society* 2014, vol. 112, s. 268-275, doi:10.1111/bij.12125.

BATESON Patrick and GLUCKMAN Peter, **Plasticity, Robustness, Development and Evolution**, Cambridge University Press, Cambridge, UK 2011.

BEATTY John, „The Synthesis and the Synthetic Theory”, w: BECHTEL (ed.), **Integrating Scientific Disciplines...**, s. 125-135.

BECHTEL William (ed.), **Integrating Scientific Disciplines**, Springer, Dordrecht, The Netherlands 1986.

BLUTE Marion, „Modes of Variation and Their Implications for an Extended Evolutionary Synthesis”, w: TURNER, MACHALEK, and MARYANSKI (eds.), **Handbook on Evolution...**, s. 59-75.

BONNER John Tyler (ed.), **Evolution and Development**, Springer, Berlin, Germany 1982.

BRAKEFIELD Paul M., „Evo-Devo and Constraints on Selection”, *Trends in Ecology and Evolution* 2006, vol. 21, s. 362-368, doi:10.1016/j.tree.2006.05.001.

BRAKEFIELD Paul M., „The Power of Evo-Devo to Explore Evolutionary Constraints: Experiments with Butterfly Eyespots”, *Zoology* 2003, vol. 106, s. 283-290, doi:10.1078/0944-2006-00124.

BROOKS Daniel R., „The Extended Synthesis: The Law of the Conditions of Existence”, *Evolution: Education and Outreach* 2011, vol. 4, s. 254-261, doi:10.1007/s12052-011-0328-3.

CHALUB Fabio A.C.C. and RODRIGUES José Francisco (eds.), **The Mathematics of Darwin's Legacy**, Birkhauser, Basel 2011.

CRAIG Lindsay R., „The So-Called Extended Synthesis and Population Genetics”, *Biological Theory* 2010, vol. 5, s. 117-123, doi:10.1162/BIOT_a_00035.

DANCHIN Étienne, CHARMANTIER Anne, CHAMPAGNE Frances A., MESOUDI Alex, PUJOL Benoit, and BLANCHET Simon, „Beyond DNA: Integrating Inclusive Inheritance into an Extended Theory of Evolution”, *Nature Reviews Genetics* 2011, vol. 12, s. 475-486, doi:10.1038/nrg3028.

DANIELI Gian Antonio, MINELLI Alessandro, and PIEVANI Telmo (eds.), **Stephen Jay Gould: The Scientific Legacy**, Springer, Berlin, Germany 2013.

DARWIN Karol, **O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego, czyli o utrzymaniu się doskonalszych ras w walce o byt**, tekst polski na podstawie przekładu Szymona Dicksteina i Józefa Nusbauma opracowały Joanna Popiołek i Małgorzata Yamazaki, Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa 2009.

DELISLE Richard G., „What Was Really Synthesized During the Evolutionary Synthesis?: A Historiographic Proposal”, *Studies in History and Philosophy of Science C* 2011, vol. 42, s. 50-59, doi:10.1016/j.shpsc.2010.11.005.

DEPEW David J., „Adaptation as Process: The Future of Darwinism and the Legacy of Theodosius Dobzhansky”, *Studies in History and Philosophy of Science C* 2011, vol. 42, s. 89-98, doi:10.1016/j.shpsc.2010.11.006.

DICKINS Thomas E. and RAHMAN Qazi, „The Extended Evolutionary Synthesis and the Role of Soft Inheritance in Evolution”, *Proceedings of the Royal Society B* 2012, vol. 279, s. 2913-2921, doi:10.1098/rspb.2012.0273.

EINSTEIN Albert, „Ernst Mach”, w: EINSTEIN, **Pisma filozoficzne...**, s. 53-60.

EINSTEIN Albert, **Pisma filozoficzne**, przeł. Kazimierz Napiórkowski, *Arcydziela Wielkich Myślicieli*, Ediciones Altaya Polska i De Agostini Polska, Warszawa 2001.

ELDREDGE Niles and GOULD Stephen Jay, „Punctuated Equilibria: An Alternative to Phyletic Gradualism”, w: SCHOPF (ed.), **Models in Paleobiology...**, s. 82-115.

FUTUYMA Douglas J., „Can Modern Evolutionary Theory Explain Macroevolution?”, w: SERRELLI and GONTIER (eds.), **Macroevolution...**, s. 29-85.

FUTUYMA Douglas J., **Ewolucja**, przekł. pod red. Jacka Radwana, Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa 2008.

GARDNER Andy, „The Genetical Theory of Multilevel Selection”, *Journal of Evolutionary Biology* 2015, vol. 28, s. 305-319, doi:10.1111/jeb.12566.

GERHART John and KIRSCHNER Marc, „The Theory of Facilitated Variation”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 2007, vol. 104 (Supplement 1), s. 8582-8589, doi:10.1073/pnas.0701035104.

GILBERT Scott F., „A Holobiont Birth Narrative: The Epigenetic Transmission of the Human Microbiome”, *Frontiers in Genetics* 2014, vol. 5, no. 282, doi:10.3389/fgene.2014.00282.

GOLDBETER Albert, „Zero-Order Switches and Developmental Thresholds”, *Molecular Systems Biology* 2005, vol. 1, E1-E2, doi:10.1038/msb4100042.

GOLDBETER Albert, GONZE Didier, and POURQUIÉ Olivier, „Sharp Developmental Thresholds Defined through Bistability by Antagonistic Gradients of Retinoic Acid and FGF Signaling”, *Developmental Dynamics* 2007, vol. 236, s. 1495-1508, doi:10.1002/dvdy.21193.

GOODWIN Brian C., „Development and Evolution”, *Journal of Theoretical Biology* 1982, vol. 97, s. 43-55, doi:10.1016/0022-5193(82)90275-2.

GOULD Stephen Jay, **Ontogeny and Phylogeny**, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 1977.

GOULD Stephen Jay, **The Structure of Evolutionary Theory**, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 2002.

GOULD Stephen Jay and LEWONTIN Richard C., „The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme”, *Proceedings of the Royal Society of London B* 1979, vol. 205, s. 581-598, doi:10.1098/rspb.1979.0086.

HAIDLE Miriam Noël, BOLUS Michael, COLLARD Mark, CONARD Nicholas J., GAROFOLI Duilio, LOMBARD Marlize, NOWELL April, TENNIE Claudio, and WHITEN Andrew, „The Nature of Culture: An Eight-Grade Model for the Evolution and Expansion of Cultural Capacities in Hominins and Other Animals”, *Journal of Anthropological Sciences* 2015, vol. 93, s. 43-70, doi:10.4436/JASS.93011.

HUXLEY Leonard, **Life and Letters of Thomas H. Huxley**, Cambridge University Press, Cambridge, UK 2011.

JABLONKA Eva and LAMB Marion J., **Evolution in Four Dimensions**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2006.

JABLONKA Eva and RAZ Gal, „Transgenerational Epigenetic Inheritance: Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution”, *Quarterly Review of Biology* 2009, vol. 84, s. 131-176, doi:10.1086/598822.

JAEGER Johannes, IRONS David, and MONK Nick, „The Inheritance of Process: A Dynamical Systems Approach”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2012, vol. 318, s. 591-612, doi:10.1002/jez.b.22468.

KEELING Patrick J. and PALMER Jeffrey D., „Horizontal Gene Transfer in Eukaryotic Evolution”, *Nature Reviews Genetics* 2008, vol. 9, s. 605-618, doi:10.1038/nrg2386.

KOHL Peter and NOBLE Denis, „Systems Biology and the Virtual Physiological Human”, *Molecular and Systems Biology* 2009, vol. 5, no. 292, doi:10.1038/msb.2009.51.

KOONIN Eugene V., „Ewolucjonizm darwinowski w świetle genomiki”, przeł. Dariusz Sagan, *Filozoficzne Aspekty Genezy* 2018, t. 15, s. 283-370, <http://www.nauka-a-religia.uz.zgora.pl/images/FAG/2018.t.15/art.03.pdf> (10.12.2018).

KOONIN Eugene V., „The **Origin** at 150: Is a New Evolutionary Synthesis in Sight?”, *Trends in Genetics* 2009, vol. 25, s. 473-475, doi:10.1016/j.tig.2009.09.007.

KRIMSKY Sheldon and GRUBER Jeremy (eds.), **Genetic Explanations: Sense and Nonsense**, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 2013.

KUTSCHERA Ulrich and NIKLAS Karl J., „The Modern Theory of Biological Evolution: An Expanded Synthesis”, *Naturwissenschaften* 2004, vol. 91, s. 255-276, doi:10.1007/s00114-004-0515-y.

LALAND Kevin N., ODLING-SMEE John, and FELDMAN Marc W., „Evolutionary Consequences of Niche Construction and Their Implications for Ecology”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 1999, vol. 96, s. 10242-10247, doi:10.1073/pnas.96.18.10242.

LALAND Kevin N., ODLING-SMEE John, and MYLES Sean, „How Culture Shaped the Human Genome: Bringing Genetics and the Human Sciences Together”, *Nature Reviews Genetics* 2010, vol. 11, s. 137-148, doi:10.1038/nrg2734.

LALAND Kevin N., ULLER Tobias, FELDMAN Marc W., STERELNY Kim, MÜLLER Gerd B., MOCZEK Armin, JABLONKA Eva, and ODLING-SMEE John, „Does Evolutionary Theory Need a Rethink?: Yes, Urgently”, *Nature* 2014, vol. 514, s. 161-164, doi:10.1038/514161a.

LALAND Kevin N., ULLER Tobias, FELDMAN Marc W., STERELNY Kim, MÜLLER Gerd B., MOCZEK Armin, JABLONKA Eva, and ODLING-SMEE John, „The Extended Evolutionary Synthesis: Its Structure, Assumptions and Predictions”, *Proceedings of the Royal Society B* 2015, vol. 282, no. 1813, s. 1-14, doi:10.1098/rspb.2015.1019.

LANDE Russell, „Adaptation to an Extraordinary Environment by Evolution of Phenotypic Plasticity and Genetic Assimilation”, *Journal of Evolutionary Biology* 2009, vol. 22, s. 1435-1446, doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01754.x.

LANGE Axel, NEMESCHKAL Hans L., and MÜLLER Gerd B., „Biased Polyphenism in Polydactylous Cats Carrying a Single Point Mutation: The Hemingway Model for Digit Novelty”, *Evolutionary Biology* 2014, vol. 41, s. 262-275, doi:10.1007/s11692-013-9267-y.

LAUBICHLER Manfred D., „Evolutionary Developmental Biology Offers a Significant Challenge to Neo-Darwinian Paradigm”, w: AYALA and ARP (eds.), **Contemporary Debates...**, s. 199-212.

LAUBICHLER Manfred D. and RENN Jürgen, „Extended Evolution: A Conceptual Framework for Integrating Regulatory Networks and Niche Construction”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2015, vol. 324, s. 565-577, doi:10.1002/jez.b.22631.

LÓPEZ-MAURY Luis, MARGUERAT Samuel, and BÄHLER Jürg, „Tuning Gene Expression to Changing Environments: From Rapid Responses to Evolutionary Adaptation”, *Nature Reviews Genetics* 2008, vol. 9, s. 583-593, doi:10.1038/nrg2398.

LOVE Alan C. and RAFF Rudolf A., „Larval Ectoderm, Organizational Homology, and the Origins of Evolutionary Novelty”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2006, vol. 306B, s. 18-34, doi:10.1002/jez.b.21064.

LYNCH Michael, „The Frailty of Adaptive Hypotheses for the Origins of Organismal Complexity”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 2007, vol. 104 (Supplement 1), s. 8597-8604, doi:10.1073/pnas.0702207104.

MAYNARD-SMITH John, BURIAN Richard, KAUFFMAN Stuart A., ALBERCH Pere, CAMPBELL John H., GOODWIN Brian C., LANDE Russell, RAUP David M., and WOLPERT Lewis, „Developmental Constraints and Evolution: A Perspective from the Mountain Lake Conference on Development and Evolution”, *Quarterly Review of Biology* 1985, vol. 60, s. 265-287, doi:10.1086/414425.

MCGHEE George R., Jr., **Convergent Evolution**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2011.

MESOUDI Alex *et al.*, „Is Non-Genetic Inheritance Just a Proximate Mechanism?: A Corroboration of the Extended Evolutionary Synthesis”, *Biological Theory* 2013, vol. 7, s. 189-195, doi:10.1007/s13752-013-0091-5.

METZ J.A.J. Hans, „Thoughts on the Geometry of Meso-Evolution: Collecting Mathematical Elements for a Post-Modern Synthesis”, w: CHALUB and RODRIGUES (eds.), **The Mathematics of Darwin's Legacy...**, s. 193-231.

MINELLI Alessandro, „Molecules, Developmental Modules, and Phenotypes: A Combinatorial Approach to Homology”, *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1998, vol. 9, s. 340-347, doi:10.1006/mpev.1997.0490.

MOCZEK Armin P., „Evolutionary Biology: The Origins of Novelty”, *Nature* 2011, vol. 473, s. 34-35, doi:10.1038/473034a.

MOCZEK Armin P., SULTAN Sonia, FOSTER Susan, LEDÓN-RETTIG Cris, DWORKIN Ian, NIJHOUT H. Fred, ABOUHEIF Ehab, and PFENNIG David W., „The Role of Developmental Plasticity in Evolutionary Innovation”, *Proceedings of the Royal Society B* 2011, vol. 278, s. 2705-2713, doi:10.1098/rspb.2011.0971.

MORANGE Michel, „What Will Result from the Interaction Between Functional and Evolutionary Biology?”, *Studies in History and Philosophy of Science C* 2011, vol. 42, s. 69-74, doi:10.1016/j.shpsc.2010.11.010.

MOSS Lenny, **What Genes Can't Do**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2004.

MÜLLER Gerd B., „Beyond Spandrels: EvoDevo, S.J. Gould, and the Extended Synthesis”, w: DANIELI, MINELLI, and PIEVANI (eds.), **Stephen Jay Gould...**, s. 85-99.

- MÜLLER Gerd B., „Evo-Devo: Extending the Evolutionary Synthesis”, *Nature Reviews Genetics* 2007, vol. 8, s. 943-949, doi:10.1038/nrg2219.
- NEWMAN Stuart A., „Developmental Mechanisms: Putting Genes in Their Place”, *Journal of Biosciences* 2002, vol. 27, s. 97-104, doi:10.1007/BF02703765.
- NEWMAN Stuart A., „The Fall and Rise of Systems Biology”, *Gene Watch* 2003, vol. 16, s. 8-12.
- NEWMAN Stuart A. and BHAT Ramray, „Activator-Inhibitor Dynamics of Vertebrate Limb Pattern Formation”, *Birth Defects Research C* 2008, vol. 81, s. 305-319, doi:10.1002/bdrc.20112.
- NEWMAN Stuart A., FORGACS Gabor, and MÜLLER Gerd B., „Before Programs: The Physical Origination of Multicellular Forms”, *International Journal of Developmental Biology* 2006, vol. 50, s. 289-299, doi:10.1387/ijdb.052049sn.
- NEWMAN Stuart A. and MÜLLER Gerd B., „Epigenetic Mechanisms of Character Origination”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2000, vol. 288, s. 304-317, doi:10.1002/1097-010X(20001215)288:4,304::AIDJEZ3.3.0.CO;2-G.
- NICHOLSON Daniel J., „The Return of the Organism as a Fundamental Explanatory Concept in Biology”, *Philosophy Compass* 2014, vol. 9, s. 347-359, doi:10.1111/phc3.12128.
- NIKLAS Karl J., **Plant Evolution**, University of Chicago Press, Chicago, Illinois 2016.
- NIKLAS Karl J., BONDOS Sarah E., DUNKER A. Keith, and NEWMAN Stuart A., „Rethinking Gene Regulatory Networks in Light of Alternative Splicing, Intrinsically Disordered Protein Domains, and Post-Translational Modifications”, *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 2015, vol. 3, no. 8, doi:10.3389/fcell.2015.00008.
- NOBLE Denis, „Biophysics and Systems Biology”, *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 2010, vol. 368, s. 1125-1139, doi:10.1098/rsta.2009.0245.
- NOBLE Denis, „Neo-Darwinism, the Modern Synthesis and Selfish Genes: Are They of Use in Physiology?”, *Journal of Physiology* 2011, vol. 589, s. 1007-1015, doi:10.1113/jphysiol.2010.201384.
- NOBLE Denis, „Physiology Is Rocking the Foundations of Evolutionary Biology”, *Experimental Physiology* 2013, vol. 98, s. 1235-1243, doi:10.1113/expphysiol.2012.071134.
- O'BRIEN Michael J. and SHENNAN Stephen J., **Innovation in Cultural Systems**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2010.
- ODLING-SMEE John, LALAND Kevin N., and FELDMAN Marcus W., **Niche Construction**, Princeton University Press, Princeton, New Jersey 2003.

OKASHA Samir, **Evolution and the Levels of Selection**, Oxford University Press, Oxford, UK 2008.

PETERSON Tim and MÜLLER Gerd B., „Phenotypic Novelty in Evo-Devo: The Distinction Between Continuous and Discontinuous Variation and Its Importance in Evolutionary Theory”, *Evolutionary Biology* 2016, vol. 43, s. 314-335, doi:10.1007/s11692-016-9372-9.

PIEVANI Telmo, „How to Rethink Evolutionary Theory: A Plurality of Evolutionary Patterns”, *Evolutionary Biology* 2016, vol. 43, s. 446-455, doi:10.1007/s11692-015-9338-3.

PIGLIUCCI Massimo, „Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis?”, *Evolution* 2007, vol. 61, s. 2743-2749, doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00246.x.

PIGLIUCCI Massimo, **Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture**, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland 2001.

PIGLIUCCI Massimo and MÜLLER Gerd B., „Elements of an Extended Evolutionary Synthesis”, w: PIGLIUCCI and MÜLLER (eds.), **Evolution...**, s. 3-17.

PIGLIUCCI Massimo and MÜLLER Gerd B. (eds.), **Evolution — The Extended Synthesis**, MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2010.

PRENTISS Anna Marie, KUIJT Ian, and CHATTERS James C. (eds.), **Macroevolution in Human Prehistory**, Springer, New York 2009.

PSUIEK Sean and BEER Randall D., „Developmental Bias in Evolution: Evolutionary Accessibility of Phenotypes in a Model Evo-Devo System”, *Evolution and Development* 2008, vol. 10, s. 375-390, doi:10.1111/j.1525-142X.2008.00245.x.

RANKIN Catharine H., „A Review of Transgenerational Epigenetics for RNAi, Longevity, Germline Maintenance and Olfactory Imprinting in *Caenorhabditis elegans*”, *Journal of Experimental Biology* 2015, vol. 218, s. 41-49, doi:10.1242/jeb.108340.

REMY Jean-Jacques, „Stable Inheritance of an Acquired Behavior in *Caenorhabditis elegans*”, *Current Biology* 2010, vol. 20, s. R877-R878, doi:10.1016/j.cub.2010.08.013.

REZNICK David N. and RICKLEFS Robert E., „Darwin’s Bridge Between Microevolution and Macroevolution”, *Nature* 2009, vol. 457, s. 837-842, doi:10.1038/nature07894.

RICHARDS Eric J., „Inherited Epigenetic Variation — Revisiting Soft Inheritance”, *Nature Reviews Genetics* 2006, vol. 7, s. 395-401, doi:10.1038/nrg1834.

RIEDL Ruppert, **Order in Living Organisms**, John Wiley & Sons, Chichester, UK 1978.

SALAZAR-CIUDAD Isaac and JERNVALL Jukka, „A Gene Network Model Accounting for Development and Evolution of Mammalian Teeth”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 2002, vol. 99, s. 8116-8120, doi:10.1073/pnas.132069499.

SALAZAR-CIUDAD Isaac, SOLÉ Ricard V., and NEWMAN Stuart A., „Phenotypic and Dynamical Transitions in Model Genetic Networks II: Application to the Evolution of Segmentation

Mechanisms”, *Evolution and Development* 2001, vol. 3, s. 95-103, doi:10.1046/j.1525-142x.2001.003002095.x.

SCHLICHTING Carl D. and PIGLIUCCI Massimo, **Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective**, Sinauer, Sunderland, Massachusetts 1998.

SCHOPF Thomas J.M. (ed.), **Models in Paleobiology**, W.H. Freeman and Company, San Francisco, California 1972.

SERELLI Emanuele and GONTIER Nathalie (eds.), **Macroevolution**, Springer, Cham, Switzerland 2015.

SHAPIRO James A., „A 21st Century View of Evolution: Genome System Architecture, Repetitive DNA, and Natural Genetic Engineering”, *Gene* 2005, vol. 345, s. 91-100, doi:10.1016/j.gene.2004.11.020.

SHAPIRO James A., **Evolution**, FT Press, Upper Saddle River, New Jersey 2011.

SOEN YOAV, KNAFO MAOR, and ELGART Michael, „A Principle of Organization Which Facilitates Broad Lamarckian-Like Adaptations by Improvisation”, *Biology Direct* 2015, vol. 10, e68, doi:10.1186/s13062-015-0097-y.

SULTAN Sonia E., **Organism and Environment**, Oxford University Press, Oxford, UK 2015.

TRUE John R. and HAAG Eris S., „Developmental System Drift and Flexibility in Evolutionary Trajectories”, *Evolution and Development* 2001, vol. 3, s. 109-119, doi:10.1046/j.1525-142x.2001.003002109.x.

TURNER Jonathan H., MACHALEK Richard, and MARYANSKI Alexandra (eds.), **Handbook on Evolution and Society Toward an Evolutionary Social Science**, Routledge, Abingdon, UK 2014.

ULLER Tobias, „Developmental Plasticity and the Evolution of Parental Effects”, *Trends in Ecology and Evolution* 2008, vol. 23, s. 432-438, doi:10.1016/j.tree.2008.04.005.

WAGNER Günter P., „The Biological Homology Concept”, *Annual Review of Ecology and Systematics* 1989, vol. 20, s. 51-69, doi:10.1146/annurev.es.20.110189.000411.

WEST-EBERHARD Mary Jane, **Developmental Plasticity and Evolution**, Oxford University Press, Oxford, UK 2003.

WEST-EBERHARD Mary Jane, „Phenotypic Accommodation: Adaptive Innovation Due to Developmental Plasticity”, *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 2005, vol. 304B, s. 610-618, doi:10.1002/jez.b.21071.

WHITFIELD John, „Biological Theory: Postmodern Evolution?”, *Nature* 2008, vol. 455, s. 281-284, doi:10.1038/455281a.

WOESE Carl R. and GOLDENFELD Nigel, „How the Microbial World Saved Evolution from the Scylla of Molecular Biology and the Charybdis of the Modern Synthesis”, *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 2009, vol. 73, s. 14-21, doi:10.1128/MMBR.00002-09.

WRAY Gregory A., HOEKSTRA Hopi E., FUTUYMA Douglas J., LENSKI Richard E., MACKAY Trudy F.C., SCHLUTER Dolph, and STRASSMANN Joan E., „Does Evolutionary Theory Need a Rethink?: No, All Is Well”, *Nature* 2014, vol. 514, s. 161-164, doi:10.1038/514161a.

ZEDER Melinda A., „Domestication as a Model System for Niche Construction Theory”, *Evolution and Ecology* 2016, vol. 30, s. 325-348, doi:10.1007/s10682-015-9801-8.

ZEDER Melinda A., „Evolutionary Biology and the Emergence of Agriculture: The Value of Co-Opted Models of Evolution in the Study of Culture Change”, w: PRENTISS, KUIJT, and CHATTERS (eds.), *Macroevolution...*, s. 157-210.

Dlaczego rozszerzona synteza ewolucyjna jest niezbędna

Streszczenie

Od czasu powstania ostatniej wielkiej unifikacji biologii ewolucyjnej — nowoczesnej syntezy, utworzonej w latach czterdziestych dwudziestego wieku — odnotowano znaczący rozwój nauk biologicznych. Ogromu nowej wiedzy o czynnikach odpowiedzialnych za zmianę ewolucyjną dostarczyły między innymi biologia molekularna i ewolucyjna biologia rozwoju, koncepcje uwzględniające rozwój ekologiczny, tworzenie nisz oraz wielość systemów dziedziczenia, rewolucja „-omik”, a także biologia systemowa. Część odkryć dokonanych w ramach tych koncepcji i dziedzin jest zgodna z teorią standardową, ale inne ustalenia wskazują na niespójne z nią cechy procesu ewolucji. Celem nowej, rozszerzonej syntezy teoretycznej, za którą opowiadają się niektórzy biologowie, jest zunifikowanie stosownych koncepcji formułowanych na gruncie nowych dziedzin badań z elementami teorii standardowej. Stworzona w ten sposób rama pojęciowa różni się od ujęcia standardowego swoją podstawową logiką i mocą predykcyjną. Podczas gdy teoretyczna warstwa nowoczesnej syntezy (wliczając w to również jej korekty) koncentruje się na genetycznej i adaptacyjnej zmienności w populacjach, rozszerzona rama pojęciowa kładzie nacisk na rolę procesów twórczych, interakcji ekologicznych i dynamiki systemowej w ewolucji złożoności organizmów, jak również na jej uwarunkowania społeczne i kulturowe. Przyczynowość jednopoziomową i jednostronną zastąpiono przyczynowością wielopoziomową i dwustronną. Rozszerzona rama pojęciowa przewyższa między innymi ograniczenia tradycyjnego, genocentrycznego sposobu wyjaśniania i oferuje nowe spojrzenie na rolę doboru naturalnego w procesie ewolucji. Dzięki temu inspiruje badania w nowych obszarach biologii ewolucyjnej.

Słowa kluczowe: biologia ewolucyjna, nowoczesna synteza, rozszerzona synteza, ewolucyjna biologia rozwoju, tworzenie nisz, biologia systemowa.

Why an Extended Evolutionary Synthesis Is Necessary

Summary

Since the last major theoretical integration in evolutionary biology — the modern synthesis (MS) of the 1940s — the biosciences have made significant advances. The rise of molecular biology and evolutionary developmental biology, the recognition of ecological development, niche construction and multiple inheritance systems, the “-omics” revolution and the science of systems biology, among other developments, have provided a wealth of new knowledge about the factors responsible for evolutionary change. Some of these results are in agreement with the standard theory and others reveal different properties of the evolutionary process. A renewed and extended theoretical synthesis, advocated by several authors in this issue, aims to unite pertinent concepts that emerge from the novel fields with elements of the standard theory. The resulting theoretical framework differs from the latter in its core logic and predictive capacities. Whereas the MS theory and its various amendments concentrate on genetic and adaptive variation in populations, the extended framework emphasizes the role of constructive processes, ecological interactions and systems dynamics in the evolution of organismal complexity as well as its social and cultural conditions. Single-level and unilinear causation is replaced by multilevel and reciprocal causation. Among other consequences, the extended framework overcomes many of the limitations of traditional gene-centric explanation and entails a revised understanding of the role of natural selection in the evolutionary process. All these features stimulate research into new areas of evolutionary biology.

Keywords: evolutionary biology, modern synthesis, extended synthesis, evolutionary developmental biology, niche construction, systems biology.