

## REFERATY WALNEGO ZJAZDU PTB W OLSZTYNIE

WACŁAW GAJEWSKI

### MECHANIZMY EWOLUCJI

Dzisiejsze zebranie poświęcone jest setnej rocznicy genialnej pracy Darwina, która ugruntowała teorię ewolucji w biologii. Jak wiemy, wpływ tej teorii na rozwój myśli ludzkiej był ogromny i daleko wykroczył poza granice samej biologii. Można śmiało powiedzieć, iż jest to jedno z największych osiągnięć teoretycznych nauki o decydującym wpływie na poglądy ludzkości na otaczający ją świat istot żywych i na nas samych.

Ciekawe jest, iż teoria ewolucji mimo swej wielkiej doniosłości była w momencie ogłoszenia jej przez Darwina, a także i przez długie następne lata raczej stwierdzona niż uzasadniona. Licznie zgromadzone przez samego Darwina, jak i potem gromadzone dowody ewolucji spowodowały, że prawie wszyscy biologowie uznali ewolucję za fakt naukowo dostatecznie potwierdzony. Sam fakt istnienia ewolucji nie ma dla nas już dziś charakteru hipotezy naukowej, lecz jest faktem powszechnie przyjmowanym (z wyjątkiem nielicznych maniaków, jak np. Heribert Nilsson).

Inaczej jednak przedstawia się sprawa mechanizmów procesów ewolucyjnych, dzięki którym w naturze zachodzi ewolucja. Od początku powstania teorii Darwina aż do dziś były one i są przedmiotem dyskusji naukowych. W drastycznej formie obserwowaliśmy to ostatnie w związku z teoriami Łysenki.

Darwin w momencie tworzenia swej teorii ewolucji pozostawił właściwie otwarte zagadnienie charakteru i źródła zmienności dziedzicznej tego „materiału surowego“ dla wszelkich przemian ewolucyjnych zachodzących pod wpływem doboru naturalnego. Idee Lamarcka o bezpośrednim dziedziczeniu cech nabytych wydawały mu się nie do przyjęcia, ale nie wiedział, czym je zastąpić. Darwin stwierdzał istnienie zróżnicowania dziedzicznego w obrębie populacji w naturze, nie wchodząc głębiej w jego genezę i źródła. Po prostu stwierdzał, iż zakres obserwowanej zmienności dziedzicznej jest dostatecznie obszerny, aby umożliwić zmiany ewolucyjne i powstawanie nowych form.

Procesem formującym nowe jednostki taksonomiczne według Darwina był dobór naturalny, który wybierając jednostki najlepiej przystosowane,

jest motorem kierunkowych zmian istot żywych. Jednak pojęcia Darwina dotyczące «walki o byt», czy przeżywania najlepiej przystosowanych (the survival of the fittest) były słabo zdefiniowane i u następców Darwina wywołały długie dyskusje i były różnorodnie interpretowane. Długie dyskusje, czy rola doboru naturalnego jest czynna, czy też tylko bierna, działająca jak sito, trwają właściwie do dziś.

Jednak postępy genetyki dokonane w ostatnich dziesiątkach lat są tak wielkie i istotne, że rzucają zupełnie nowe światło na te problemy i mają podstawowe znaczenie dla ugruntowania teorii Darwina, a zwłaszcza dla zrozumienia mechanizmów procesów ewolucyjnych.

Chciałbym zwrócić uwagę na te zdobycze genetyki, które rzucają nowe światło na dwa podstawowe elementy w teorii ewolucji, a mianowicie na: 1) źródło zmienności dziedzicznej i 2) rolę doboru naturalnego w procesach zmienności w naturze.

### 1. ŹRÓDŁO ZMIENNOŚCI DZIEDZICZNEJ

Darwin z jednej strony nie przyjmował idei Lamarcka, a z drugiej strony, choć znane mu były fakty mutacji opisywane przez ogrodników jak tzw. «sporty», to jednak ze względu na ich stosunkową rzadkość i skokową naturę, powodującą znaczne odchylenia od formy wyjściowej, nie przypisywał im większej roli w ewolucji. Obserwacja bowiem wykazywała, że zmienność dziedziczna w naturze ma zwykle charakter mniej lub więcej ciągły i jest zjawiskiem znacznie powszechniejszym niż obserwowane dotychczas mutacje. W czasach Darwina wyobrażano sobie proces dziedziczenia podobnie jak mieszanie dwóch płynów. Po skrzyżowaniu dwóch różnych form u mieszańca dziedziczności te ulegały nieodwracalnemu wymieszaniu jak dwa płyny i powstawała forma mieszańcowa pośrednia. Jednym słowem przy każdym akcie krzyżowego zapłodnienia z dwóch różnych form powstawała jedna pośrednia, a więc zasób zmienności dziedzicznej redukował się do połowy. Tego rodzaju pojęcia o dziedziczeniu wymagały założenia potężnego źródła nowej zmienności dziedzicznej, która by przeciwdziałała procesom wyrównawczym powstającym w wyniku krzyżowego rozmnażania. Źródła tego Darwin znaleźć nie mógł. Dopiero odkrycia Mendla, nieznane Darwinowi, i rozwój genetyki w XX wieku wykazały, iż dziedziczność ma charakter odrębnych cząstek, że po krzyżowaniu nic nie ginie z istniejącej poprzednio zmienności dziedzicznej, że mieszańiec nawet o pośrednim w stosunku do rodziców fenotypie ma w swym genotypie geny obu krańcowych form rodzicielskich. Odpadła więc od razu konieczność zakładania niestłuchanie silnego źródła zmienności dziedzicznej, skoro w naturze po skrzyżowaniu nic nie ginie, mimo że pewne właściwości mogą się zewnętrznie nie przejawiać. Wobec tego poszczególne, nawet rzadkie mutacje mogą się stopniowo w populacjach gromadzić. Fakt

ten mający podstawowe znaczenie w teorii ewolucji nie zawsze jest w pełni doceniany nawet przez niektórych biologów.

Jeśli chodzi o źródło i naturę zmienności dziedzicznej, to słynne dziś już badania de Vriesa nad *Oenothera Lamarckiana*, wykonane na początku naszego stulecia, odbiły się wielkim echem w całej biologii. Na początku były nawet głosy, które teorię mutacji przeciwstawiały teorii ewolucji. Jest to oczywiście niczym nie uzasadnione. Po pierwsze same obserwacje de Vriesa dotyczyły, jak wiemy, zupełnie specyficznego zjawiska występującego tylko u wiesiołków i nie dającego się w żadnym wypadku uogólnić. Zarówno częstość mutacji, jak i ich zakres u wiesiołka są wynikiem jego specyficznej natury cytogenetycznej. Gdyby podobnie było u innych organizmów, ewolucję można by tłumaczyć na drodze skokowo powstających nowych form. Dalsze jednak badania na innych obiektach o normalnej mejozie nie potwierdziły obserwacji de Vriesa. Dokładne badania nad drozofila, kukurydzą, myszami czy *Anthrimum* wykazały, że mutacje, czyli zmiany dziedziczne, są zwykle o bardzo małym efekcie morfologicznym lub dotyczą wyłącznie zmian natury fizjologicznej, ich efekty mogą się sumować, dając zmienność o charakterze mniej lub więcej ciągłym. Takie zmiany mutacyjne dają zmienność zbliżoną do zmienności ciągłej obserwowanej w naturze. Następnie liczne badania genetyczne naturalnych populacji zarówno zwierząt, jak np. badania populacji drozofili (Dubinin, Dobrzański i wielu innych), jak i roślin (np. badania Clausena i zespołu Carnegie Institute w Stanford w Kalifornii) wykazały, że w populacjach nawet fenotypowo jednolitych występują liczne mutacje recesywne, które odpowiednimi metodami genetycznymi można ujawnić.

Trudno jest w krótkim referacie o ewolucji zagłębiać się nad współczesnymi pojęciami o istocie substancji dziedzicznej i naturze procesów mutacyjnych. Coraz liczniejsze dowody, że kwas dezoksyrybonukleinowy (DNA) jest związkiem zawierającym całą informację genetyczną organizmów żywych, muszą jednak decydująco wpłynąć na współczesne poglądy na ewolucję. Wiemy dziś, że układ czterech zasad w nukleotydach DNA jest jakby szyfrem genetycznym zawierającym informacje dziedziczne, dotyczące przede wszystkim układu aminokwasów w szeregach polipeptydowych białek, decydującym o specyficzności białek, enzymów i w ostateczności o wszelkich właściwościach dziedzicznych organizmów. Wiemy, że zjawisko dziedziczności polega prawdopodobnie na dużym stopniu stałości DNA i na zdolności tej substancji do odtwarzania się przy każdym podziale komórkowym. Wydaje się dziś, że mutacje genów polegają głównie na różnego rodzaju zaburzeniach czy błędach w procesie kopiowania cząsteczek DNA. Wiemy także, że na proces odtwarzania się DNA wpływa cały szereg bodźców fizycznych i chemicznych. Są to jednak wszystko zjawiska odbywające się w poziomie i w świecie dużych cząsteczek chemicznych i wobec tego a priori nie możemy się spodziewać, aby mogły one mieć charakter przystosowawczy na poziomie

skomplikowanego organizmu żywego i jego jeszcze bardziej skomplikowanych wzajemnych zależności wobec świata otaczającego. Co jest jednak ważne, to odkrycie, że mutacje nie są wcale tak rzadkie, jak dawniej przypuszczano. Biorąc pod uwagę, że każdy organizm zawiera dziesiątki tysięcy miejsc zdolnych do niezależnej mutacji, że średnia częstość mutacji genu na pokolenie wynosi 1 na milion komórek rozrodczych, łatwo obliczyć, że każde pokolenie dostatecznie licznej populacji przynosi z sobą liczne nowe mutacje. Efekty fenotypowe mutacji zwykle są bardzo drobne lub niewidoczne, bywają jednak rzadko mutacje o bardzo znacznych efektach, że choćby wspomnę o mutacjach poliploidalnych, które u roślin kwiatowych mogą w ciągu nielicznych pokoleń doprowadzić do wytworzenia nowych gatunków, jak to wielokrotnie zostało eksperymentalnie wykazane.

W każdym razie badania ostatnich kilkunastu lat wykazały, że pierwotna trudność znalezienia źródła zmienności dziedzicznej w naturze została właściwie dziś rozwiązana.

Niemniej jednak do dziś jeszcze biologowie spoza kręgów genetyków nadal poddają w wątpliwość, czy mutacje mogą być jednym źródłem zmienności ewolucyjnej, skoro są one bezkierunkowe, powodują zwykle ujemne, a nawet letalne właściwości organizmu i wreszcie powstają pod wpływem czynników nie spotykanych w warunkach naturalnych, jak np. wysokiej intensywności promieniowań jonizujących czy stężeń takich substancji, jak kolchicina czy iperyt. Polega to na szeregu nieporozumień, których szczegółowo nie mogę tu jednak dyskutować. Podam tylko dwa przykłady konkretnych doświadczeń. Na przykład genetyk Buzatti-Traverso wykazał, iż jeśli weźmiemy dziką populację *Drosophila*, to dobierając odpowiednio osobniki, możemy przeprowadzić selekcję na szereg cech jakościowych, jak wielkość much, ilość składanych jaj, itp. Selekcja daje pozytywne rezultaty tylko w ciągu kilku pokoleń, a następnie ustala się nowy poziom selekcjonowanej cechy, wyższy od wyjściowej populacji, o ile selekcja prowadzona była in plus, lub niższy, o ile selekcja prowadzona była in minus. Dalsza selekcja nie daje już żadnego rezultatu, gdyż osiągnięty zostaje wysoki stopień homozygotyczności. Jeśli jednak taką homozygotyczną linię naświetlimy promieniami Roentgena, to mimo braku widocznych mutacji, prowadzona w niej selekcja może doprowadzić jeszcze do trochę wyższego (ew. niższego) poziomu niż w populacji wyjściowej. Jednym słowem, pod wpływem naświetlania liczne geny o drobnych efektach obniżających czy podwyższających badaną cechę uległy widocznie mutacji, populacja stała się z powrotem heterozygotyczna i selekcja (imitująca tu dobór naturalny) staje się z powrotem skuteczna. Wiemy zaś, że w naturze, choć rzadziej, występują zupełnie te same typy mutacji, co i otrzymywane w doświadczeniach z indukowaniem. Tylko że procesy ewolucyjne są niestety w stosunku do długości życia ludzkiego bardzo powolne.

Drugi przykład przytoczę ze świata roślin. W Szwecji znany botanik Gustafsson przez szereg lat badał mutacje u jęczmienia, wywoływane najrozmaitszymi bodźcami fizycznymi i chemicznymi. Choć z tysięcy otrzymanych mutacji większość miała właściwości ujemne, przynajmniej z punktu użyteczności dla człowieka, to niektóre wyraźnie były dodatnie, zwiększające np. sztywność słomy czy wysokość pionu, bądź też np. skracające okres wegetacyjny. Liczne mutacje, praktycznie nieużyteczne, otrzymane tą drogą znane były już z natury, a czasem stanowiły właściwości różnych form czy odmian jęczmienia. Jednym słowem bezkierunkowa zmienność mutacyjna może przy odpowiedniej selekcji prowadzić do kierunkowych zmian cech organizmów.

Przy dzisiejszym stanie wiedzy stwierdzony w różnorodnych organizmach stopień zmienności mutacyjnej jest wystarczający do wytłumaczenia procesów ewolucyjnych. Trzeba jeszcze poza tym zawsze pamiętać, że mutacje w organizmach, a ściślej mówiąc w populacjach, kumulują się przez długie wieki i setki tysięcy pokoleń istnienia gatunku, tak że w każdej populacji oprócz uwidaczniającej się zmienności fenotypowej istnieje jeszcze olbrzymi zapas «zmienności potencjalnej», genotypowej w postaci licznych recesywnych alleli genów dominujących. Zostało to wykazane w bardzo licznych naturalnych populacjach roślin i zwierząt. Jak daleko te zmiany mogą iść, na to wskazują np. wyniki z jednej strony Dobrzańskiego nad gatunkami *Drosophila* czy wyniki badań Clausena nad plemieniem *Madiinae* z *Compositae* wykazujące że w naturze mogą istnieć tzw. «sibling species» czy «cryptic species», które mimo braku zróżnicowania morfologicznego i często tylko przy częściowej izolacji ekologicznej czy geograficznej są całkowicie oddzielone barierami sterility płciowej, tak iż wymiana genów między nimi jest niemożliwa. Genetyczno-fizjologicznie są to już odrębne gatunki, mimo że żaden systematyk nie jest w stanie ich odróżnić. Z drugiej strony wiemy, że często gatunki morfologiczne bardzo odrębne dają zupełnie płodne mieszańce. Nie zawsze więc kryteria zmienności morfologicznej są wystarczające.

## 2. ROLA DOBORU NATURALNEGO W EWOLUCJI

Niewątpliwie samo poznanie procesu zmienności dziedzicznej nie tłumaczy nam jeszcze procesu ewolucji. Zmiany w cząsteczkach DNA są bezkierunkowe, nieprzystosowawcze z natury i na zupełnie innym poziomie niż zmiany zachodzące w organizmach i ich populacjach. Konieczne jest założenie jakiegoś procesu, który by kierował tą zmiennością. Wiemy od czasu Darwina, że siłą kierującą ewolucją jest dobór naturalny, czyli selekcja w naturze. Jak więc należy wyobrażać sobie proces doboru naturalnego w świetle współczesnych koncepcji genetyki? Przede wszystkim trzeba sobie zdać sprawę, że jednostką w naturze ulegającą ewolucji nie są geny, de facto cząsteczki chemiczne, ani

nawet pojedyncze osobniki z całym swym niesłychanie skomplikowanym zespołem procesów rozwojowych, ale populacje. Gatunki czy inne jednostki systematyczne żyją w naturze nie jako pojedyncze osobniki, ale jako populacje złożone często z bardzo licznych osobników. W obrębie populacji mendlowskiej wszystkie osobniki są zdolne do zupełnie swobodnej wymiany właściwości dziedzicznych na drodze zapłodnienia krzyżowego. Wobec tego populacje posiadają jakby wspólny genotyp. Prawa rządzące zmiennością, na poziomie genów, komórek, osobników czy wreszcie populacji, są od siebie różne. Oczywiście, że dla zrozumienia praw genetyki populacyjnej konieczna jest znajomość genetyki na poziomie osobników, komórek czy nawet cząsteczek DNA, ale nie jest wystarczająca. Toteż dla teorii ewolucji podstawowe znaczenie ma genetyka populacji. Populacja jest podstawową jednostką ulegającą w naturze ewolucji. Sama genetyka jest nauką młodą, genetyka populacji liczy sobie zaledwie 20 lat, niemniej jednak dzięki żywiołowemu rozwojowi ma cały szereg podstawowych dla ewolucjonizmu osiągnięć. Podstawową jej jednostką jest populacja mendlowska. Jest to taka populacja, w obrębie której wszystkie osobniki krzyżują się między sobą swobodnie na zasadzie panmiksji. Oczywiście nie wszystkie populacje spełniają warunki populacji mendlowskich, choćby np. populacje roślin samopylnych czy apomiktycznych. W populacji przy spełnieniu całego szeregu dodatkowych warunków ustala się pewien stan równowagi dziedzicznej, charakterystyczny dla całej populacji, który może być przekazywany z pokolenia na pokolenie. Oczywiście jest to stan raczej teoretyczny i występuje jedynie w wypadku, gdy środowisko jest jednolite i stałe, osobniki nie imigrują czy emigrują, geny nie mutują, a różne allele genów i ich kombinacje mają jednakowe szanse przeżycia, przy czym w procesie krzyżowania nie ma wybiórczości. Taki stan idealny został najpierw opracowany od strony teoretyczno-matematycznej przez Wrighta, Haldane, Fischera i innych. W naturze spotyka się go bardzo rzadko. Populacje, w których rozkład fenotypów i genotypów byłby zgodny z tzw. prawem Hardy-Weinberga, najlepiej zostały opisane wśród ludzi np. w stosunku do takich właściwości, jak różne grupy serologiczne (grupy M, MN i N).

Zwykle w naturze sytuacja jest znacznie bardziej skomplikowana. Środowisko jest zróżnicowane i zmienne, różne geny mutują z różną częstością, jedne fenotypy, czy genotypy są lepiej przystosowane do przeżywania niż inne lub też zapłodnienie nie jest całkowicie przypadkowe i osobniki o pewnych genotypach czy fenotypach kojarzą się w sposób wybiórczy lub zgoła następuje samozapłodnienie, wreszcie pewne genotypy mogą w sposób wybiórczy emigrować czy imigrować do populacji. Każdy z tych czynników z osobna lub w jakiegokolwiek kombinacji może powodować trwałe i kierunkowe zmiany w składzie genetycznym populacji, czyli we wzajemnym stosunku ilościowym poszczególnych genotypów i fenotypów. Takie zmiany będą miały już charakter zmian ewolucyjnych. Jeśli np. środowisko będzie ulegało trwałym



zmianom o określonym charakterze, to pewne geny i genotypy w populacji stają się coraz rzadsze i mogą nawet ulec całkowitej eliminacji. Zdarza się to raczej rzadko, gdyż wraz z malejącą frekwencją genu w populacji jeszcze szybciej maleje szansa jego kompletnej eliminacji.

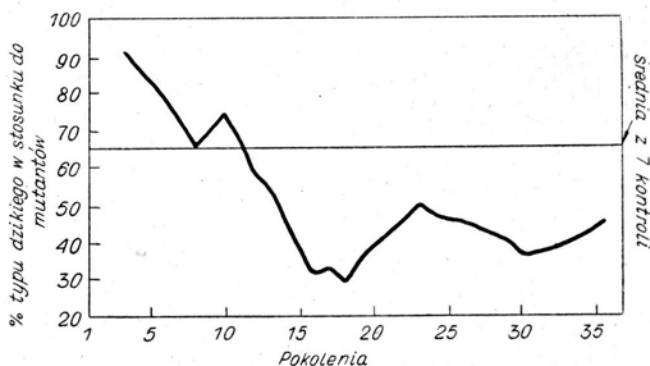
Jeśli wszystkie geny osobników populacji nazwiemy pulą genową populacji, to w wyniku tych procesów będziemy obserwowali zmiany puli genowej populacji jako jednostki reagującej na działające czynniki. Populacja z wyjściowego stanu równowagi zostaje wytrącona i zachodzą w niej zmiany w kierunku nowego stanu równowagi, który zależeć będzie od ciśnienia mutacyjnego, migracyjnego, selekcyjnego itp. Z tym procesem wiążą się słynne pojęcia Darwina «walki o byt» i «przeżywania najlepiej przystosowanego». Pojęcia te nie były zbyt precyzyjnie zdefiniowane przez Darwina, co spowodowało że były bardzo różnie interpretowane i rozumiane czasem zbyt dosłownie i antropomorficznie, i wywołały liczne dyskusje, słynne w historii darwinizmu. Z punktu widzenia genetycznego musimy je rozumieć znacznie mniej dosłownie. Osobnikiem wychodzącym zwycięsko z «walki o byt» będzie po prostu ten osobnik, który ze względu na swój genotyp ma większe szanse wydania liczniejszego potomstwa. Nie ma tu żadnej walki i na «placu boju» nie musi pozostać trup «przeciwnika». Jeśli w następnym pokoleniu pewne osobniki w stopniu więcej niż proporcjonalnym do ich liczebności wpłyną na skład genetyczny potomstwa, to pula genowa populacji ulegnie genetycznej zmianie i będziemy obserwowali zmianę ewolucyjną. O ile proces ten będzie powtarzał się przez szereg pokoleń, to nastąpi kierunkowa zmiana w liczebności różnych genów, z których częstość jednych będzie wzrastać, a innych maleć, a genetyczny skład populacji będzie ulegał kierunkowym zmianom. Oczywiście, decydującym czynnikiem będzie charakter środowiska, w którym osobniki rosną, dojrzewają i wydają potomstwo, przy czym osobniki o pewnych genotypach będą miały większe szanse wydania liczniejszego i zdrowego potomstwa niż pozostałe o innych genotypach. Proces ten powszechnie nazywamy doborem naturalnym lub selekcją naturalną.

W obecnym stanie wiedzy i to pojęcie jest już zbyt ogólnikowe. Niewątpliwie możemy wyróżnić szereg rodzajów selekcji.

Przede wszystkim należy odróżnić selekcję osobniczą od selekcji na właściwości potomstwa. Wyobraźmy sobie, że genotyp *a* powoduje wytworzenie fenotypu *A*. Selekcja osobnicza zachodzić będzie wtedy, gdy częstość genu *a* w następnych pokoleniach zależeć będzie od właściwości fenotypu *A*. Selekcja na właściwości potomstwa będzie w tym wypadku, gdy selekcja będzie zależała nie od właściwości samego osobnika o fenotypie *A*, lecz od właściwości jego potomstwa. Selekcja osobnicza będzie dotyczyła zmian w częstości poszczególnych genów w populacji czy to o wyraźnym efekcie fenotypowym, czy np. wpływających modyfikująco na efekt innych genów, czy ich dominowanie.

Przykładem selekcji osobniczej mogą być zmiany, jakie zaszły w czasach historycznych w obszarach przemysłowych Anglii i Niemiec, gdzie u szeregu gatunków ciem i motyli formy melaniczne przystosowane lepiej do ciemnego, zakopconego dymami tła wyparły formy jasne. W tym wypadku nie tylko zwiększyła się w populacjach częstość alleli genów warunkujących ciemne zabarwienie, ale w niektórych wypadkach wykazano (Haldane, Ford i inni), że forma ciemna na skutek selekcji genów modyfikujących stała się jednocześnie całkowicie dominująca nad formą o jasnym ubarwieniu.

Przykładem selekcji na właściwości potomstwa są ewolucyjne zmiany prowadzące do wytworzenia barier przy rozmnażaniu płciowym. Jeśli mamy w naturze dwie sąsiednie populacje *A* i *B* przystosowane do lokalnych warunków środowiskowych, tak iż mieszańce między nimi są gorzej przystosowane do któregośkolwiek z tych środowisk niż rasy wyjściowe, to selekcja będzie dążyła w kierunku ograniczenia możliwości wytwarzania mieszańców przez wytwarzanie barier płciowych. W tym wypadku selekcja nie będzie opierała się na właściwościach samych osobników z populacji *A* czy *B*, jak w wypadku selekcji osobniczej, lecz na właściwościach ich potomstwa. Knight, Robertson i Waddington wykazali niedawno to zjawisko doświadczalnie na kulturach *Drosophila* z recesywnymi mutacjami «ebony» i «vestigial». Mieszańce między nimi są oczywiście typu dzikiego. Dobierając w każdym pokoleniu do krzyżowania tylko osobniki o cechach zmutowanych, wyselekcjonowali po kilkunastu pokoleniach linie częściowo izolowane płciowo, dające znacznie niższy procent osobników typu dzikiego powstającego ze skrzyżowania (rys. 1). Jednym słowem selekcja tu nie będzie dotyczyć zdolności do wydawania potomstwa, a dotyczyć będzie raczej dopiero płodności wnuków.



Rys. 1. Selekcja w kierunku płciowej izolacji u *Drosophila melanogaster* (Knight, Robertson, Waddington, 1956). Homozygotyczne mutanty „ebony” i „vestigial” we wspólnej kulturze krzyżowały się swobodnie. Typ dziki powstaje w wypadku skrzyżowania ze sobą różnych mutantów. Do selekcji wybierano tylko mutanty. Widać spadek typu dzikiego, a więc zwiększa się tendencja do skrzyżowania między osobnikami tego samego typu.



Trzecim typem selekcji, jeszcze bardziej odległym od prostej osobniczej selekcji, będzie selekcja między różnymi odrębnymi populacjami. Nie ulega wątpliwości, że zdolność i tempo przemian selektywnych w populacjach o różnych mechanizmach genetycznych jest bardzo różna. Np. będzie całkiem inna wśród roślin obcopolnych, a inna wśród samopylnych, czy w skrajnym wypadku apomiktycznych. Populacje mendlowskie organizmów o zapłodnieniu krzyżowym posiadające większą liczbę genów w stanie heterozygotycznym są lepiej przystosowane do zmian genetycznych pod wpływem zmieniającego się środowiska, choć poszczególne osobniki mogą być gorzej przystosowane do warunków aktualnych. Rośliny samopylne bardziej homozygotyczne będą lepiej przystosowane do warunków aktualnych, ale bardziej narażone na wyginiecie przy zmianie warunków środowiskowych. Procesy te na długą metę powodują wymieranie jednych gatunków, a rozwijanie się innych. Będzie to jednak typ ewolucji polegający na selekcji między populacjami, a nie w obrębie populacji. Mechanizmy tych procesów są jeszcze prawie zupełnie nieznanne.

Powyższa klasyfikacja selekcji oparta była na naturze jednostki, która jest podmiotem selekcji, a więc czy to na osobniku, czy na potomstwie w następnych pokoleniach, czy wreszcie na całej odrębnej populacji. Procesy selekcyjne można jednak także rozpatrywać z punktu widzenia skutków, które wywołują. Możemy wtedy wyróżnić selekcję postępową, zmieniającą bardziej lub mniej kierunkowo właściwości określonej populacji, jak i selekcję zachowawczą, dążącą do utrzymania określonego typu morfologicznego, mimo zmiennych warunków środowiska.

Selekcja postępową będzie powodować coraz liczniejsze występowanie nowych korzystnych mutacji, wywołując zmiany kierunkowe całej populacji czy też dywergencję, gdy z jednej populacji powstają dwie czy więcej odrębnych populacji. Jest to proces, który zwykle rozumiemy jako dobór naturalny. Trzeba jednak zdawać sobie sprawę, że w naturze nie mniej częsty i ważny jest proces selekcji zachowawczej, przeciwdziałającej zmianom organizmów w zmiennym środowisku bytowania. Środowisko często zmienia się okresowo bądź bezkierunkowo, wykazując dużą różnorodność w czasie i przestrzeni. Dla organizmów niezmiernie ważną cechą jest nie tylko zdolność przystosowywania się na drodze zmian dziedzicznych do zmieniającego się środowiska, lecz także i zdolność do optymalnego wykonywania swych funkcji życiowych (metabolicznych jak i rozmnażania) w dostatecznie szerokiej amplitudzie zmiennych warunków zewnętrznych.

Selekcja zachowawcza zachodzi przede wszystkim na drodze eliminacji mutacji niekorzystnych, obniżających żywotność czy płodność osobników w populacji. Gdyby selekcja zachowawcza polegała jedynie na eliminacji pewnych zmutowanych genów, należałoby się spodziewać, że w populacjach naturalnych ustali się z czasem wysoki stan homozygotyczności «korzyst-

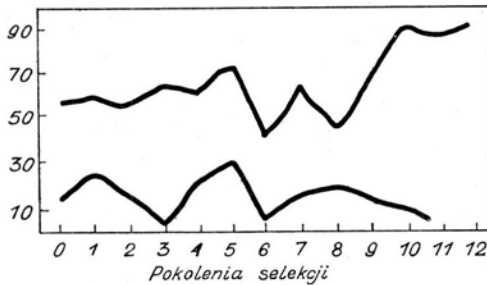
nych genów». Analiza genetyczna osobników z naturalnych populacji roślin i zwierząt wskazuje na coś wręcz przeciwnego. Organizmy w naturze są w wysokim stopniu heterozygotyczne. Badania np. Dobrzańskiego nad licznymi populacjami dzikich gatunków *Drosophila* wykazały, że wysoka heterozygotyczność jest tu regułą i to do tego stopnia, że większość chromosomów w stanie homozygotycznym jest bądź letalna, bądź obniżająca wyraźnie żywotność. Aby utrzymać przez dłuższy czas stały, średni, przeciętny fenotyp populacji poszczególne osobniki są genetycznie bardzo różnorodne i heterozygotyczne. Według Lenera, twórcy teorii genetycznej homeostazji, selekcja zachowawcza polega na eliminacji osobników homozygotycznych w stosunku do zbyt dużej liczby genów, dzięki czemu utrzymuje się optymalny stopień heterozygotyczności. Współczesne badania genetyczne zdają się wskazywać, iż dla bardzo licznych genów stan heterozygotyczny wywołuje maksimum stymulacji fizjologicznej organizmu, co obserwujemy między innymi i w zjawisku heterozji, dziś szeroko wykorzystywanym praktycznie w hodowli kukurydzy i innych roślin. Dzięki temu organizmy heterozygotyczne mają wyższą wartość selektywną niż oba typy homozygotyczne. Jest to jeden z czynników przyczyniających się do eliminacji homozygot i stabilizujący skład genetyczny populacji.

Istnieje jeszcze drugi czynnik, wpływający na genetyczną homeostazję w populacjach, a mianowicie większa homeostazja fizjologiczna osobników heterozygotycznych w porównaniu z homozygotami. Liczne badania z genetyki rozwojowej wykazały, iż osobniki heterozygotyczne są w większym stopniu zdolne do optymalnej wydajności funkcjonalnej w skrajnych warunkach środowiskowych, niż osobniki homozygotyczne. Wiadomo, że fenotyp każdego osobnika (na który działa selekcja) jest wypadkową współdziałania genotypu i czynników środowiskowych. Może on przy tym samym genotypie ulegać znacznym odchyleniom w zależności od warunków, w których rozwijał się organizm. O ile istnieje pewna optymalna postać czy funkcja organizmu, to regulacja homeostatyczna umożliwi osiągnięcie optymalnej formy czy funkcji w szerokim zakresie warunków zewnętrznych, co jest oczywiście cechą selektywnie dodatnią. Jest to jednak jednocześnie czynnik przeciwdziałający doborowi naturalnemu. Fakt wyższej homeostazji heterozygot w porównaniu z homozygotami tłumaczy nam dziś już dobrze poznaną, bardzo złożoną strukturę genetyczną w naturalnych populacjach. O mechanizmie fizjologicznej homeostazji nie wiemy obecnie prawie nic. Ważnym jest jednak uświadomienie sobie faktu, że w naturze nie występują «typowi przedstawiciele» jakiegokolwiek gatunku w stanie mniej lub więcej homozygotycznym.

Chciałbym także wspomnieć jeszcze o jednym typie procesów stabilizujących populację, podkreślanym ostatnio przez Waddingtona. Jest to nazwana przez niego «canalizing selection», czyli selekcja skierowująca czy kanalizująca. Selekcjonuje ona genotypy, stwarzające systemy rozwojowe mniej wrażliwe

liwe na wpływy środowiska zewnętrznego, dzięki czemu w populacji utrzymuje się mniej lub więcej stały fenotyp i jednolitość.

Waddington wykazał, iż u *Drosophila* z dzikiej populacji np. normalne wykształcenie skrzydeł jest mało wrażliwe na bodźce zewnętrzne, jak temperaturę. Działając jednak bodźcem termicznym w okresie zakładania się skrzydeł w rozwoju larwalnym można wywołać brak określonej żyłki. Jest to cecha imitująca zupełnie znaną mutację genową. Stanowi to tzw. fenokopię według terminologii Goldschmidta. Waddington prowadząc przez szereg pokoleń selekcję w ten sposób, że do rozmnażania brał tylko te osobniki, które wytworzyły pod wpływem szoku termicznego badaną fenokopię, otrzymywał coraz wyższy procent fenokopii, a po pewnej liczbie pokoleń otrzymał osobniki ze zmienioną cechą bez stosowania bodźca termicznego (rys. 2). Wyglądało



Rys. 2. Selekcja na reakcję na bodziec termiczny (Bateman, 1956). Krzywa ilustruje procent much o braku tylnej żyłki poprzecznej po działaniu temperatury 40°C przez 2 do 4 godziny. W każdym pokoleniu do rozmnażania brano tylko osobniki ze zmienionym unerwieniem.

Dolny wykres: doświadczenie na linii wsobernej daje brak reakcji.

Górny wykres: doświadczenie na linii heterozygotycznej. Reakcja wyraźna, procent much o zmienionym unerwieniu wzrasta od ok. 54 do 94.

to na dziedziczenie cech nabytych. Dokładna jednak interpretacja tych doświadczeń wskazuje, że w organizmach żyjących w warunkach naturalnych genotypy są tego typu, że umożliwiają wytwarzanie normalnego fenotypu w bardzo szerokim zakresie warunków środowiskowych; rozwój ich jest, jak Waddington to wyraża, «skanalizowany», czyli biegnący po określonym torze. Polega to na współdziałaniu licznych, różnych genów, które wytwarzają bardzo wysokie «progi reakcji» uniemożliwiające zmianę przebiegu procesów rozwojowych. Dopiero długa selekcja w kierunku obniżenia tego progu reakcji może spowodować, iż organizm pod wpływem bardzo nieznacznych bodźców zmienia swój kierunek rozwojowy lub w ostateczności nowy typ rozwojowy staje się normą, a nie wyjątkiem. Wydaje się, że w naturze selekcja w kierunku wydatnego skanalizowania procesów rozwojowych jest zjawiskiem bardzo powszechnym i większość właściwości istotnych dla przeżywania organizmów żywych jest wysoce skanalizowana,

tn. tak genetycznie uwarunkowana, iż mimo znacznych wahań warunków środowiskowych rezultat ostateczny procesów rozwojowych jest ten sam. Oczywiście powoduje to osłabienie wpływu środowiska jako czynnika doboru naturalnego i wpływa na stabilizację populacji w naturze.

Z tego bardzo pobieżnego przeglądu wynika, że dobór naturalny czyli selekcja jest wynikiem sprzecznie działających selekcji: zachowawczej i postępowej. Wypadkowa w postaci takich czy innych zmian ewolucyjnych będzie zależała od wielkiej liczby czynników, jak np. charakter rozmnażania się danego organizmu, struktura populacji, jej liczebność, częstość mutacji, długość życia pokoleń itd. Obraz jeszcze bardziej się komplikuje, jeśli założymy zgodnie z Wrightem, że pewne zmiany w populacjach (o przynajmniej okresowo małej liczebności) zachodzą na skutek tzw. driftu, czyli przypadkowej eliminacji, czy ustalaniu pewnych genotypów. Wtedy zmiany w populacjach mogą nawet iść w kierunku przeciwnym do doboru naturalnego. Choć obraz procesów ewolucyjnych staje się coraz bardziej skomplikowany, to jednak dzięki temu, że możemy już dziś badać rzeczywiste jednostkowe procesy, staje się on niezmiernie interesujący. Możemy już obecnie zaplanować konkretne doświadczenia sprawdzające liczne mniej lub więcej teoretyczne założenia. Takie doświadczenia nad sztucznymi populacjami *Drosophila* są już prowadzone na wielką skalę w Stanach Zjednoczonych, Anglii i Japonii. Jeśli chodzi o rośliny, to podobne doświadczenia prowadzi np. prof. Lewis nad populacjami licznych gatunków rodzaju *Clarkia* w Kalifornii. Osiągnięte wyniki wskazują na wielką złożoność procesów selekcji zachodzących w populacjach.

Nie ulega dziś wątpliwości, że procesy prowadzące do różnicowania się niższych jednostek taksonomicznych, jak «sibling species», ras geograficznych, podgatunków czy wreszcie gatunków, dadzą się w pełni wytłumaczyć skomplikowaną grą takich czynników, jak proces mutacji i różnych typów selekcji. Przebieg tych procesów w różnych grupach organizmów z natury rzeczy nie może być identyczny, co powoduje, że i jednostki występujące w naturze nie zawsze mają tę samą wartość biologiczną, choć względy praktyczne wymagają formalizacji w taksonomii opisowej.

Pozostaje jednak pytanie, czy tego rodzaju procesy wystarczają, aby wytłumaczyć całość ewolucji wraz z powstawaniem w historii geologicznej zupełnie nowych typów zwierząt i roślin. Jeden z najwybitniejszych genetyków, niedawno zmarły prof. R. Goldschmidt, odnosił się do tego sceptycznie. Uważał on, iż nowe typy organizmów nie powstawały na drodze selekcji drobnych zmian mutacyjnych, lecz na skutek pojawiania się od czasu do czasu rzadkich mutacji w zasadniczy sposób zmieniających strukturę organizmów i o efekcie umożliwiającym za jednym skokiem powstanie zupełnie nowego typu organizmu czy nowego organu. Osobniki z takimi mutacjami nazywał on «hopefull monsters», czyli potworami z perspektywą na przyszłość. Takie

mutacje rzeczywiście się czasem zdarzają, jak np. okazy *Drosophila* z 4 skrzydłami lub z czwartą parą odnóży. Mimo, że są to drosofile, mają jednak cechy, które formalnie wykluczają je nawet z rzędu *Diptera*. U roślin pojedyncze mutacje mogą zamienić kwiat wargowy na promienisty, czy spowodować redukcję liczby pręcików itp. Powstaje pytanie, jaka była rzeczywista rola tych mutacji w ewolucji. Trudno na to pytanie odpowiedzieć; być może oba te typy mutacji odgrywały rolę w ewolucji.

Mogą posłużyć za przykład wyniki otrzymane u nas w Zakładzie Genetyki w badaniach genetycznych nad rodzajem *Aquilegia*. Jak wiadomo, rodzaj *Aquilegia*, wraz z takimi rodzajami jak *Isopyrum*, *Thalictrum* stanowi odrębną grupę w rodzinie *Ranunculaceae*, o wspólnej podstawowej liczbie chromosomów 7, o zbliżonej bardzo morfologii części wegetatywnych, zwłaszcza liści, a różniących się znacznie budową kwiatów i owoców. W grupie tej najpierwotniejsze gatunki występują w Azji Wschodniej, zwłaszcza w Chinach i Japonii. Tam występuje też rodzaj *Semiaquilegia* o budowie kwiatów zbliżonej do rodzaju *Aquilegia*, ale bez charakterystycznych ostróg, co zbliża go jednocześnie do rodzaju *Isopyrum*. Jeden z gatunków, *Semiaquilegia ecalcarata*, który równie dobrze można zaliczyć do rodzaju *Aquilegia*, skrzyżowany został z różnymi gatunkami rodzaju *Aquilegia*, a między innymi z naszą *Aquilegia vulgaris*. Mieszzańce  $F_1$  mają ostrogi krótsze niż *vulgaris*. W  $F_2$  wystąpiło wyraźne rozszczepienie w stosunku trzy rośliny z ostrogami: jedna bez ostróg, co wskazuje, iż zdolność do wytwarzania ostróg zależy od jednego tylko genu. W obrębie roślin  $F_2$  z ostrogami kształt i wielkość ostróg wykazywały olbrzymią zmienność, wskazującą na współdziałanie licznych genów. Wyniki te zostały potwierdzone także w krzyżówkach z innymi gatunkami. Wydaje się nie ulegać wątpliwości, że chiński gatunek bez ostróg przedstawia przeżytek bardzo starych, wyjściowych form dla całego rodzaju *Aquilegia*, spokrewnionych z *Isopyrum* i rodzajami *Semiaquilegia* i *Paraaquilegia*. Rodzaj *Aquilegia* w tej grupie rodzajów charakteryzuje się ostrogami, które przystosowały kwiaty do odrębnych zapylaczy, jak np. trzmiel wśród gatunków eurazjatyckich. W Ameryce Płn. całe grupy gatunków *Aquilegia* przystosowały się do zapylania przez ptaki, bądź przez ćmy z grupy zawisaków, modyfikując budowę kwiatów i ostróg, które w skrajnych wypadkach osiągają długość do 10 cm. Wydaje się, iż w tym wypadku początkiem nowego rodzaju *Aquilegia* była zapewne pojedyncza mutacja, która umożliwiła wytworzenie ostróg i przeniesienie na ich dno miodników. Spowodowało to za jednym krokiem przystosowanie kwiatów do zapylania przez zupełnie inne grupy zapylaczy. Dalsza jednak ewolucja w obrębie rodzaju *Aquilegia* polegała na mutacjach licznych genów o drobnych efektach sumujących się, które wytworzyły olbrzymią liczbę gatunków orlików. Gatunki te w miarę rozprzestrzeniania się w Azji Wschodniej przystosowały się do nowych grup zapylaczy, modyfikując strukturę swych kwiatów. Tak

więc jedna mutacja o zasadniczym efekcie mogła być punktem wyjściowym dla całego rodzaju, a zróżnicowanie na gatunki polegało na drobnych zmianach struktury kwiatów. Czy w ten sam sposób powstawały bardziej zasadnicze zmiany w budowie i powstawaniu organów, trudno dziś powiedzieć; nie jest to wykluczone.

Tak więc w sto lat po genialnym dziele Darwina możemy stwierdzić, że nie tylko sam fakt ewolucji organizmów na ziemi jest faktem naukowym nie budzącym wątpliwości, ale że zaczynamy rozumieć mechanizm zmian ewolucyjnych. Okazuje się on w zasadzie taki, jak wyobrażał sobie sam Darwin, może tylko znacznie bardziej skomplikowany i bardziej różnorodny. Do pełnego jego poznania bardzo nam jeszcze daleko, lecz wydaje się, że wkroczyliśmy na właściwą drogę i spekulacje na ten temat możemy zastąpić dokładnymi doświadczeniami. Dotychczasowe wyniki genetyki populacyjnej roją jak najlepsze nadzieje na przyszłość. Poznanie mechanizmów ewolucji ma zaś podstawowe znaczenie nie tylko dla odtworzenia ewolucji, ale również dla kierowania w przyszłości tymi procesami w hodowli i w trosce o zachowanie właściwego rozwoju ludzkości.