

Biblioteka 42

Izdavač: Naklada Jesenski i Turk
Za izdavača: Mišo Nejašmić
Urednik biblioteke: Ognjen Strpić

Prevoditelji:

Goran Vujasinović (odjeljci A, E, F, I, J)
Koraljka Kralj (odjeljci C, G, H)
Mirjana Bjeloš (odjeljak B)
Ognjen Strpić (odjeljak D)

Recenzenti:

dr. Josip Balabanić
dr. Darko Polšek

Slog: Zapf Palatino (L^AT_EX 2_ε)
Programer tablica: Vladimir Marjanović
Dizajn naslovnice: Božesačuvaj
Tisak: ZRINSKI d. d., Čakovec

EVOLUCIJA

klasici i suvremene spoznaje

uredio Mark Ridley

Naklada Jesenski i Turk

Zagreb, 2004.

Izvornik:

Mark Ridley, *Evolution*, Oxford University Press, Oxford and New York, 1997.

© selection and editorial matter Mark Ridley 1997

Evolution was originally published in English in 1997. This translation is published by agreement Oxford University Press.

Djelo Evolution je izvorno objavljeno na engleskom 1997. godine. Ovaj prijevod objavljen je prema dogovoru s Oxford University Press.

Sadržaj

Uvod	11
A: Od Darwina do moderne sinteze	17
1 Charles Darwin Ulomak iz neobjavljenog rada o vrstama C. Darwina, Esq., a sastoji se od dijela poglavlja pod naslovom "O varijacijama organskih bića u prirodnom stanju; o prirodnom načinu selekcije; o usporedbi uzgajanih rasa i domaćih vrsta"	20
2 Charles Darwin Ulomak iz pisma C. Darwina, Esq. profesoru Asi Grayu, Boston, SAD, s nadnevkom Down, 5. rujna 1857.	23
3 John Maynard Smith Weismann i moderna biologija	25
4 R. A. Fisher Priroda nasljeđivanja	31
5 Sewall Wright Uloga mutacija, križanja u bliskom srodstvu, hibridizacije i selekcije u evoluciji	41
6 J. B. S. Haldane Bolesti i evolucija	50
B: Selekcija na djelu	59
7 A. C. Allison Sklonost stvaranju srpastih stanica štiti od subtercijarne malarijske infekcije	62
8 A. C. Allison Napomene o polimorfizmu srpastih stanica	67
9 Mary N. Karn i L. S. Penrose Povezanost dobi majke, pariteta i preživljenja djeteta s porođajnom težinom i gestacijskom dobi djeteta	68

10	L. Ulizzi i L. Terrenato Povezanost prirodne selekcije i porođajne težine: prema kraju stabilizirajuće komponente	71
11	H. B. D. Kettlewel Sažetak istraživanja evolucije melanizma u Lepidoptera	74
12	J. B. S. Haldane Teorija selekcije melanizma u Lepidoptera	79
13	H. Lisle Gibbs i Peter R. Grant Oscilirajuća selekcija u Darwinovih zeba	81
14	R. M. Nesse i G. C. Williams Bakterijska rezistencija na antibiotike	85
C: Neutralni drift u molekularnoj evoluciji		91
15	R. C. Lewontin Paradoks varijacije	94
16	Motoo Kimura Nedavni razvoj neutralne teorije viđen iz kuta wrightovske tradicije teoretske populacijske genetike	103
17	Tomoko Ohta Trenutna važnost i položaj neutralne i gotovo neutralne teorije	110
18	Martin Kreitman Neutralna teorija je mrtva. Živjela neutralna teorija	117
D: Adaptacija		127
19	R. A. Fisher Priroda adaptacije	131
20	G. C. Williams Adaptacija i prirodna selekcija	134
21	A. Grafen Adaptacija protiv napredovanja selekcije	137

22	H. K. Reeve i P. W. Sherman Operativna, nepovijesna definicija adaptacije	140
23	H. Allen Orr i Jerry A. Coyne Genetika adaptacije: nova ocjena	141
24	A. J. Cain Usavršavanje životinja	146
25	S. J. Gould i R. C. Lewontin Trompe Svetog Marka i panglosovska paradigma: kritika adaptacionističkog programa	160
26	Daniel C. Dennett Hermeneutika artefakta, ili obratni inženjering	177
	E: Bioraznolikost	183
27	E. Mayr Tipološko mišljenje nasuprot populacijskom	187
28	E. Mayr Pojmovi vrste i njihova primjena	190
29	William R. Rice i Ellen E. Hostert Laboratorijski eksperimenti o specijaciji: što smo naučili u 40 godina?	201
30	V. Grant Specijacija križanjem	214
31	Loren H. Rieseberg, Barry Sinervo, C. Randal Linder, Mark C. Ungerer, Dulce M. Arias Uloga interakcija gena u specijaciji hibrida: dokazi iz drevnih i eksperimentalnih hibrida	218
32	Johannes A. J. Breeuwer i John H. Werren Mikroorganizmi povezani s destrukcijom kromosoma i reproduktivnom izolacijom kod dvije vrste kukaca	221
33	Mark Ridley Može li biti klasifikacije bez evolucije?	225

F: Rekonstruiranje prošlosti	237
34 A. W. F. Edwards Proučavanje ljudske evolucije pomoću računala	240
35 Gavin de Beer Homologija – neriješeni problem	244
36 Richard Dawkins "Slijepi" gen	253
37 W. J. Dickinson Molekule i morfologija: gdje je homologija?	254
G: Makroevolucija	259
38 G. G. Simpson Usmjerena evolucija: ortogeneza i trendovi	263
39 G. G. Simpson Brzine evolucije	272
40 Douglas H. Erwin i Robert L. Anstey Specijacija u fosilnim nalazima	277
41 E. Haeckel Osnovni zakon organske evolucije	289
42 W. Garstang Tri pjesme	295
43 J. M. Slack, P. W. H. Holland i C. F. Graham Zootip i filotipski stadij	297
H: Studije slučajeva	305
44 P. B. Medawar Jedan neriješen problem biologije	308
45 F. H. C. Crick Podrijetlo genskog koda	313

46	J. Maynard Smith Održavanje spola	321
47	D. H. Janzen Karikatura širenja sjemenki putem životinjskog probavila	324
48	Dan-E. Nilsson i Susanne Pelger Pesimistična procjena vremena potrebnog za evoluciju oka	332
49	R. A. Raff Prožimanje strukture oka i gena	340
50	J. William Schopf Razne stope, drukčije sudbine: tempo i način evolucije su se promijenili od prekambrija do fanerozoika	341
51	S. Conway Morris Faune Burgess Shalea i kambrijska eksplozija	350
52	Gregory A. Wray, Jeffrey S. Levinton i Lee H. Shapiro Molekularni dokazi prekambrijskog velikog odvajanja metazojskih koljena	359
	I: Evolucija čovjeka	369
53	Vincent M. Sarich i Allan C. Wilson Imunološka vremenska ljestvica evolucije hominida	373
54	D. C. Johanson i T. D. White Sistematička ocjena ranih afričkih hominida	378
55	H. J. Muller Kazna zbog popuštanja prirodne selekcije	385
56	Frank B. Livingstone O nepostojanju ljudskih rasa	391
57	Wilton M. Krogman Ožiljci ljudske evolucije	394
58	Steven Pinker Veliki prasak	398

J: Evolucija u obrazovanju, etici, filozofiji i religiji	417
59 G. G. Simpson Stotinu godina bez Darwina je dovoljno	420
60 Theodosius Dobzhansky Ništa u biologiji nema smisla osim u svjetlu evolucije	430
61 David Hume Argument iz ustroja	440
62 J. L. Monod O molekularnoj teoriji evolucije	441
63 Thomas Henry Huxley Evolucija i etika	447
64 George C. Williams <i>Gea</i> , obožavanje prirode i biocentrične zablude	451
Izabrana literatura	463
Biografske bilješke	467
Izvori	473

Uvod

Većina znanstvenih teorija bavi se pitanjima koja zanimaju samo stručnjake ili (poput fundamentalne fizike) zahtijevaju svladavanje previše tehničkih vještina prije nego ih možemo razumjeti. Teorija evolucije znanstveno je jedinstvena po tome što je i zanimljiva i svakome pristupačna. Sretna je okolnost i to što je privukla velik broj izvrsnih znanstvenih pisaca. Uređujući ovu antologiju, tekstove nisam morao svijećom tražiti, nego sam uživao u njihovu širokom izboru.

Najveći dio sadržaja ilustrira širok raspon modernih znanstvenih istraživanja o toj temi, ali počinjemo s povijesnim odjeljkom (odjeljak A). Tekstovi samoga Darwina povijesni su gotovo samo u kronološkom smislu – njega su zanimala pitanja koja nas i dalje zanimaju, a on je o njima razmišljao na moderan način. Razlog tome nije to što bi biolozi već 150 godina mislili isto, nego to što u 20. stoljeću ponovno otkrivaju Darwinove ideje ispod slojeva nagomilanog smeća. Nakon što je Darwin objavio *Postanak vrsta*, pojam evolucije bio je (u nekom smislu) prihvaćen, ali njegovo objašnjenje za nju – prirodna selekcija – bilo je odbačeno. Ljudi su povjerovali u linearan, postupan uspon od jednostavnog života do ljudi: to se dobro uklapalo u standardno poimanje “velikog lanca bića” koji povezuje sav život, od vrha do dna. Bilo je to razvojno shvaćanje evolucije, u kojem je evolucija nalikovala urednom i unaprijed određenom načinu na koji se jaje razvija u odraslu jedinku. To nije bilo Darwinovo gledište na evoluciju – on je odbacivao distinkciju između viših i nižih životinja kao besmislenu – ali u nekom ironičnom povijesnom smislu i on je pridonio njegovoj privlačnosti. Ako je evolucija nalik na razvoj, ona se ne može lako objasniti prirodnom selekcijom, koja je kontingentan, kratkoročan proces koji radi sa slučajnim, a ne progresivnim varijacijama.

Darwin nije raspolagao teorijom nasljednosti. Glavne ideje kojima se služio – nasljeđivanje stečernih značajki, nasljeđivanje stapanjem – imale

su ozbiljne mane koje su postale dobro poznate krajem 19. stoljeća. Weismann je (odjeljak A(3)) 1880-ih godina uništio teoriju prema kojoj se individualno stečene značajke nasljeđuju, premda su je ugledni biolozi (iako ne i stručnjaci za nasljednost) ozbiljno shvaćali sve do 1920-ih. Nasljeđivanje stapanjem znači da, ako organizam naslijedi jednu nasljednu molekulu ili faktor (nazovimo ga A) od oca, a drugu (nazovimo je A') od majke, onda se te dvije stope ($A + A' \rightarrow A''$), a kad se organizam reproducira, on svome potomstvu prenosi novu vrstu molekule (A''). Fisher (odjeljak A(4)) izvrsno objašnjava poteškoće koje je stvorila ta teorija: varijacije potrebne za evoluciju nestaju brzo, jer se razrijede. Problem je bio riješen nakon 1900, kad je mendelizam ponovno otkriven i potvrđen. U mendelovskom procesu, poslužimo li se upravo spomenutom notacijom, ako organizam naslijedi A od oca, a A' od majke, taj organizam je heterozigot koji čuva obje molekule, u kombiniranom obliku AA' ; a kada se reproducira, polovici svoga potomstva šalje A , a drugoj polovici A' . Monod (odjeljak J(62)) tvrdi da je mendelizam, ili nešto slično, bio znanstveno predviđanje Darwinove teorije, koje je sada potvrđeno, premda to sam Darwin nije shvaćao.

S obzirom na mendelizam, vidimo da je znanstvena pozornica 1910-ih i 1920-ih godina bila postavljena za sintezu Mendelove teorije nasljednosti i Darwinove teorije prirodne selekcije. Tada se moglo ponovno osmisliti evoluciju gotovo u darwinovskom obliku, kao selekciju slučajnih varijanti, uz važnu razliku da se naslijedene varijante znanstveno razumjelo, kao mendelovske, a ne hipotetične i pogrešno shvaćene čestice o kojima je razmišljao Darwin.

U desetljećima koja su uslijedila, novo razumijevanje evolucije potaknulo je niz istraživačkih programa. Prvi od njih odnosio se na sâm proces selekcije, koji se gotovo uopće nije istraživalo još od Darwinovog vremena. Odjeljak B odnosi se na tu zadaću i pokazuje kako ona ima, osim znanstvene, i medicinsku i ekonomsku vrijednost. Taj istraživački program 1960-ih godina postao je zamršeniji kada se susreo s prvim naznakama molekularnih dokaza (odjeljak C). Činilo se da evolucija na molekularnoj razini ima svojstva koja se ne bi dalo predvidjeti kad bi bila pod utjecajem prirodne selekcije; danas je široko (ako ne i univerzalno) prihvaćeno da je velik dio molekularne evolucije neadaptivan. No, adaptacija je i dalje važna kao i prije. Evolucijska teorija teži, kao i u Darwinovo doba, objasniti zašto su živa bića dobro organizirana i prilagođena životu na Zemlji. Darwinovsko objašnjenje teološki je subverzivno, što se naslućuje u Humeovom ulomku (odjeljak J(61)), ali to više nije njegova najvažnija značajka, što se vidi u modernim radovima

u odjeljku D. Što su entiteti koje selekcionira prirodna selekcija? Jedno shvaćanje je (rečeno jezikom 19. stoljeća) "rasno"; prema njemu, selekcija se odnosi na suparničke skupine organizama ("grupna selekcija", rečeno jezikom kraja 20. stoljeća). U vrijeme filozofija moći – u doba *Izdaje intelektualaca* – naglasak je bio jači na selekciji u obliku agresivne borbe između nacija; nedavno se grupnom selekcijom objasnilo kako selekcija favorizira suradnju zbog toga što je ona korisna na razini grupe, unatoč prednostima sebičnosti za pojedinca. Prirodna selekcija u Darwinoj teoriji pojavljuje se između pojedinaca unutar populacije; tada se razvijaju adaptacije u korist organizama, a ne većih entiteta. Individualna selekcija ponovno je otkrivena 1960-ih i 1970-ih, a grupna selekcija u cijelosti je odbačena. Ta revolucija nije istaknuta u ovoj knjizi, jer je većina članaka u odjeljku D "postrevolucionarna": autori pretpostavljaju da selekcija stvara individualne adaptacije i bave se drugim pitanjima. No, odbacivanje grupne selekcije postavilo je niz problema, na primjer starenja i spola, o kojima se raspravlja u studijama slučaja (odjeljak H(44, 46)). Revolucija "jedinica selekcije" također nije istaknuta jer se tekstovi jednoga od njezinih glavnih zastupnika, W. D. Hamiltona, pojavljuju u posebnoj, izvrsnoj antologiji, upotpunjeni sjajnim autobiografskim uvodima; upućujem na reference u općoj bibliografiji odjeljka D.

Poznavaoi biorazolikosti možda će uočiti povezanost između rasprave o jedinki i grupi i Mayrova razlikovanja onoga što on naziva "populacijskim mišljenjem" od tipologije, ili esencijalizma. (odjeljak E(27)). Mayr je uglavnom razmišljao o prirodi vrstâ i viših klasifikacijskih skupina, te o specijaciji, a ne o prilagođavanju. Tvrdio je da je Darwinova teorija implicirala revolucionarno novo gledište o tome kako se jedinke definiraju u klasifikacijske skupine. Taksonomi prije Mayra i sličnih mislilaca uglavnom su bili tipolozi; jedinke su pripisivali vrstama (ili višim klasifikacijskim skupinama) na temelju uočljivih fizičkih svojstava. Na primjer, neka jedinka je sisavac ako ta životinja proizvodi mlijeko, rađa žive mlade i toplokrvna je (uz neke dodatne odredbe kako se ne bi isključilo mužjake). Što se tiče pripadnosti vrsti, Mayr tvrdi da nije važno koja svojstva jedinka posjeduje nego s kim se može pariti. Vrsta je reproduktivna zajednica, a ne skup jedinki s određenim uočljivim svojstvima. Zajednicu u kojoj je moguće parenje Mayr naziva populacijom; stoga populacijsko mišljenje znači da se pripadnost vrsti definira mogućnošću parenja a ne sličnošću s nekim "tipskim" sklopom svojstava. To gledište postalo je općeprihvaćeno te je 1940-ih godine, kada je uvedeno, nazvano "nova sistematika".

Sličan argument može se iznijeti i za više rodove. Sisavci nisu aps-

bježno gubi. Moj glavni cilj je ponuditi gledišta o kojima čitatelj može razmišljati, a ne iscrpno prikazati eksperimentalne situacije, niti iznijeti odgovore na očekivanu kritiku u okviru cjelokupnog argumentativnog raspona izvornih autora. Kada se čitatelj ne slaže s nekim autorom kojeg sam uključio (a ne samo s idejama), preporučujem da pročita izvorni tekst, pogotovo ako je ulomak u ovoj knjizi obilježen mnogim znakovima [. . .]. Moje uredničke napomene na početku svakog odjeljka namjerno su uvodne: u njima iznosim temu u glavnim crtama s obzirom na zadani kontekst. Svugdje se pretpostavlja samo određeno poznavanje elementarne genetike, ali ono se lako može steći drugdje. Neki od zahtjevnijih članaka pretpostavljaju znanje o mjerenju selekcije ili o imenima životinjskih i biljnih vrsta i svojti. Neke tvrdnje objasnio sam u bilješkama, ali bilo bi nemoguće na uvodnoj razini objasniti svaku tvrdnju, pa sam ponegdje bio primoran na uredničko nagađanje o tome što bi bilo najkorisnije reći ili ne reći. Vjerujem da će gotovo svaki čitatelj moći pratiti o čemu je riječ u svakom ulomku – izostavio sam članke u kojima bi se čitatelj izgubio na samom početku – ali neki će možda preskočiti potankosti u zahtjevnijim radovima (ili potražiti stručni priručnik). Stoga se nadam da neće biti mnogo problema te vrste: trudio sam se izbjeći ih. Čitatelj kojega sam imao na umu nije profesionalni biolog koji svakodnevno pregledava stručnu literaturu (premda se nadam da će i on ovdje pronaći nešto zanimljivo) nego svatko tko želi uživati u vrhuncima stotinu i pedeset godina promišljanja evolucije.

Odjeljak A

Od Darwina do moderne sinteze

Poštanska isporuka 17. lipnja 1858. na adresu Down House, Kent, Engleska, jedan je od datuma koje bismo mogli opravdano proglasiti početkom teorije evolucije. Charles Darwin (koji je živio u Down Houseu) tada je dobio pismo i rukopis od Alfreda Russela Wallacea, britanskog prirodoslovca koji je putovao malajskim arhipelagom. (Originali pisma i rukopisa su izgubljeni, a datum 17. lipnja zapravo je nagađanje.) Darwin je izumio teoriju evolucije putem prirodne selekcije još dvadesetak godina prije toga i otad je pomno izbjegavao objaviti makar i jednu jedinu riječ o njoj. Čuvao se za pisanje "velikog djela" o toj temi. U međuvremenu je Wallace, što se pokazalo u rukopisu koji je poslao, došao do gotovo iste teorije i činilo se da je spreman preteći Darwina. No, Darwin i Wallace su se dogovorili i njihovi članci objavljeni su istodobno krajem 1858. (a tiskani su 1859.) Darwin se nije trebao bojati da će ga preteći. Javnost je zanemarila članke iz 1858, a tek je objavljivanje *Postanka vrsta* 1859. dovelo do intelektualnog potresa.

Članci iz 1858. (1, 2) danas se rijetko čitaju, premda oni sadrže, kao što kaže sâm Darwin, izvrstan sažetak njegovih ideja. Svoju teoriju prirodne selekcije izveo je iz Malthusovih shvaćanja o stanovništvu i primijenio ih kako bi objasnio evoluciju i prilagođavanje; opisao je i svoje načelo divergencije, kojim je objasnio razgranatost raznolikosti života, nalik na stablo. Nisam uključio Wallaceov članak – on je prilično dug i nije ga lako čitati; osim toga, nije jasno je li Wallace došao do Darwinovog (i modernog) pojma prirodne selekcije između jedinki unutar populacije.

Nakon Darwinove smrti njegova je teorija pala u zaborav. Jedan od glavnih razloga tome bilo je još nedovoljno razumijevanje mehanizma nasljednosti. Darwin je iskušao razne zamisli, ali nijedna od njih nije zadovoljavala. Teorije stapanja, prema kojima se nasljedni materijal dvoje

roditelja fizički miješa i stvara potomstvo sa srednjom nasljednom kompozicijom (vidi uvod), doimale su se privlačnima, ali stvarale su poteškoće koje su Darwinu bile poznate, a klasično ih je opisao Fisher (4). Mislilo se i da svojstva koja jedinke stječu tijekom života – na primjer, veća ili manja tjelesna snaga stečena tjelesnim radom ili njegovim nedostatkom – prelaze na potomstvo. Danas znamo da je ta teorija nasljeđivanja stečenih značajki, tzv. lamarckovsko nasljeđivanje, pogrešna, ali krajem 19. i početkom 20. stoljeća rijetki su sumnjali u nju. Jedini biolog koji ju jest dovodio u pitanje bio je August Weismann (3). Weismanna sve više priznajemo kao glavnog zastupnika darvinizma u tom razdoblju, a Maynard Smith u svom eseju raspravlja o mnogim njegovim zaslugama. Između ostaloga, Weismann je imao "informatičko" shvaćanje biologije: ističemo njegovu analogiju između telegrafskog prevoditelja i lamarckovskog mehanizma.

S kronološkog gledišta, sljedeći korak prema modernoj teoriji evolucije bila je Mendelova teorija nasljednosti. Ona je prihvaćena na prijelazu stoljeća, ali njezin početni utjecaj bio je antidarwinovski jer su svi prvi mendelovci odbacivali Darwinovu teoriju. Tijekom 1910-ih i 1920-ih godina stasala je nova generacija biologa koji su prihvatili mendelizam i uspjeli dokazati da je mendelovska teorija, daleko od toga da se protivi darvinizmu, upravo ono što mu je bilo potrebno. Kombinaciju mendelovske teorije nasljednosti i darwinovske teorije evolucije počelo se nazivati modernom sintezom, sintetskom teorijom evolucije ili neodarvinizmom. Najslavnija imena u toj šintezi Darwina i Mendela bila su Fisher, Haldane i Wright. Uključio sam po jedan tekst svakoga od njih (4–6). Fisher i Wright nisu lako razumljivi autori; pisali su stručno, imajući na umu stručne čitatelje. Wrightov kratak članak (5) općenito se smatra njegovim najčitljivijim radom iz herojskog razdoblja. Za razliku od njega, Haldane je bio izvrstan popularizator znanosti i jednostavno sam odabrao tek jedan od mnogih njegovih sjajnih i pristupačnih tekstova.

Najvažnije što treba istaknuti o Fisheru, Haldaneu i Wrightu u njihovu povijesnom kontekstu jesu sličnosti u shvaćanjima evolucije. Lamarckizam i obilje čudnih zamisli (koje su često sugerirale neku urođenu tendenciju vrsta prema progresivnoj mijeni) koje su se razvile u prvoj polovici 19. stoljeća bili su odbačeni i zaboravljeni. Evolucija je postala promjena učestalosti mendelovskih gena. No, kako je sintetska teorija postajala sve prihvaćenijom, početne manje razlike u gledištima postajale su sve uočljivijima. Posebice su Fisher i Wright postali zagovornici različitih smjerova evolucijskog razmišljanja. Fisher i njegovi sljedbenici bili su skloni shvaćati prirodnu selekciju kao daleko najvažniji evolucij-

ki mehanizam. Wright i njegovi sljedbenici smatrali su da je na djelu veći broj čimbenika, a posebno slučajni genetički drift. Ta razlika jasno se vidi u ulomcima u ovoj knjizi: Fisher iznosi argument o važnosti selekcije i uključuje kratak, omalovažavajući odlomak o genetičkom driftu, dok Wright postavlja općenitiji model evucijskog procesa, u kojemu je selekcija samo jedan od mnogih čimbenika. Ta razlika igrat će ulogu u mnogim daljnjim raspravama u ovom zborniku: u odjeljku C, gdje razmatramo "selekcionističke" i "neutralističke" ideje o molekularnoj evoluciji, te u odjeljku D, gdje nailazimo na neke autore koji misle da je važnost prilagođavanja prenaplašena, a i na druge autore, koji misle suprotno. Tu su i srodne rasprave o važnosti prirodne selekcije za postanak novih vrsta i novih velikih skupina. Haldane nema tako jasno gledište u toj debati (štoviše, njegovi sljedbenici rado tvrde da samo oni shvaćaju obje strane u toj diskusiji). Haldane je 1920-ih napisao niz klasičnih matematičkih članaka u kojima je razradio način na koji prirodna selekcija djeluje u mendelovskom sustavu. Napisao je i slavni pregled stanja discipline, knjigu *The Causes of Evolution* (1932). No njegov se um, karakteristično, okrenuo prema osobitim, inovativnim i obično vrlo utjecajnim priložima o raznolikim temama. Njegov rad o bolestima (6) često se citira, ali malo čita jer nije lako razumljiv. U njemu se raspravlja o malariji i krvnim grupama, temama koje ćemo razmotriti u odjeljku B; u njemu se spominje i riječ "panglosistički", koja ima višestruko značenje u raspravama o evolucijskoj biologiji. To je aluzija na dr. Panglossa, Voltaireovu karikaturu Leibniza u *Candideu*. Filozofija dr. Panglossa sastojala se u sljedećem: "u ovom, najboljem od mogućih svjetova . . . sve je najbolje". Haldane se njome poslužio za opis "grupnog selekcionizma", prema kojemu prirodna selekcija pogoduje adaptacijama koje su korisne za neku grupu ili vrstu, a ne za jedinku; no ona ima i drugo značenje, koje su joj dali Gould i Lewontin (odjeljak D(25)). Kad biolozi raspravljaju o adaptaciji, često zaključuju da se ne slažu upravo s panglosovskim gledištem. To je samo jedan od mnogih Haldaneovih priloga našoj temi.

1 Charles Darwin

Ulomak iz neobjavljenog rada o vrstama C. Darwina, Esq., a sastoji se od dijela poglavlja pod naslovom "O varijacijama organskih bića u prirodnom stanju; o prirodnom načinu selekcije; o usporedbi uzgajanih rasa i domaćih vrsta"

U jednom rječitom odlomku De Candolle je izjavio kako je cjelokupna priroda u ratu – jedan organizam s drugim ili s izvanjskom prirodom. Promatrajući zadovoljno lice prirode, u to ćemo isprva posumnjati, ali kad razmislimo, nužno ćemo nadoći na istinitost te tvrdnje. No taj rat nije neprekidan nego se u kratkim razmacima pojavljuje u blagoj mjeri, a nesmiljeniji je u vrlo udaljenim razdobljima; stoga je lako previdjeti njegove učinke. To je Malthusova doktrina, primijenjena u većini slučajeva deseterostrukom snagom. Kao što u svakoj klimi postoje godišnja doba većeg ili manjeg obilja za svakog njezinog stanovnika, tako se svi oni godišnje rasploduju, a moralna ograničenja koja u nekoj maloj mjeri sputavaju množenje čovječanstva posve su nestala. Čak i čovječanstvo, koje se sporo množi, udvostručilo se u dvadeset pet godina, a kad bi moglo lakše povećavati količinu hrane, udvostručilo bi se i za kraće vrijeme. No za životinje bez umjetnih sredstava, količina hrane za svaku vrstu mora u *prosijeku* biti stalna, dok broj svih organizama teži geometrijskom rastu, i to u golemom omjeru. *Pretpostavimo da na nekom mjestu živi osam parova ptica i da samo četiri para godišnje (uključujući i dvostruka legla) donesu samo po četiri mlada, i da oni također donose svoje mlade na isti način; nakon sedam godina (što je kratak život za ptice, ako zane-marimo nasilne smrti) bit će 2048 ptica umjesto početnih šesnaest. Kako je taj porast posve nemoguć, moramo zaključiti ili da ptice ne podignu ni polovicu svojih mladih ili da prosječno trajanje života ptice, zbog nesretnih slučajeva, nije ni blizu sedam godina. Vjerojatno su na djelu obje prepreke. Ista vrsta izračuna, primijenjena na sve biljke i životinje, daje manje ili više zapanjujući ishod, ali taj ishod rijetko zapanjuje više nego u slučaju čovjeka.*

Zabilježene su mnoge praktične ilustracije te tendencije brzog rasta, među kojima su i iznimno velika mnoštva nekih životinja; na primjer, od 1826. do 1828. godine u La Plati, kada je nekoliko milijuna grla stoke uginulo od suše, a po cijeloj zemlji doslovce su se *rojili* miševi. Držim da nema sumnje da se tijekom sezone parenja svi miševi (uz iznimku malog broja suvišnih ženki ili mužjaka) uobičajeno pare, pa se stoga taj zapanjujući porast tijekom tri godine mora pripisati većem broju preživjelih nakon prve godine, koji se tada pare, i tako do treće godine,

kada se povratkom vlažnog vremena njihov broj sveo na uobičajene razmjere. Gdje je čovjek uveo biljke i životinje u nov i pogodan kraj, imamo mnogo dokaza kako je malo godina bilo potrebno da one preplave cijelu zemlju. Taj porast nužno prestaje kada one nasele zemlju u potpunosti, ili ipak imamo razloga vjerovati, prema onome što znamo o divljim životinjama, da se na proljeće *sve* one pare. U većini slučajeva vrlo je teško pretpostaviti gdje su ograničenja porasta njihova broja – premda se, općenito govoreći, ona moraju odnositi na sjeme, jaja i mlade; no ako imamo na umu kako je teško, čak i u ljudskoj vrsti (koja nam je toliko bolje poznata od svih ostalih životinja) na temelju ponavljanih neobaveznih opažanja odrediti prosječno trajanje života ili izračunati odnos smrtnosti i rađanja u različitim zemljama, ne bismo se smjeli iznenaditi zbog toga što ne možemo otkriti prepreke razmnožavanju neke životinje ili biljke. Uvijek valja imati na umu da se prepreke redovito pojavljuju godišnje u maloj mjeri, a u krajnjem stupnju tijekom neobično hladnih, vrućih ili vlažnih godina, u odnosu na konstituciju bića o kojemu je riječ. Ako se neka prepreka smanji već u najmanjoj mjeri, geometrijski porast u svakom organizmu gotovo odmah će povećati prosječan broj pripadnika pogodovane vrste. Priroda se može usporediti s površinom na kojoj deset tisuća oštih dlijeta dotiču jedno drugo, a neprekidni udarci tjeraju ih prema središtu. Da bismo u potpunosti shvatili ta gledišta, potrebno je mnogo razmišljanja. Valja proučavati što kaže Malthus o čovjeku, a nužno je pomno razmotriti i sve slučajeve nalik na množenje miševa u La Plati, stoke i konja kada su se prvi put pojavili u Južnoj Americi, kao i ptica prema našem izračunu itd. Razmislimo o golemoj moći množenja koja je urođena svim životinjama i na djelu je svake godine, godinu za godinom, na cijeloj površini zemlje; no ipak imamo dobre razloge za pretpostavku da prosječan postotak svake vrste što naseljava neku zemlju obično ostaje stalan. Na kraju, imajmo na umu da taj prosječan broj jedinki (ako vanjski uvjeti ostaju nepromijenjeni) u svakoj zemlji održavaju stalne borbe protiv drugih vrsta ili protiv vanjske prirode (npr. na granicama arktičkih područja, gdje hladnoća priječi život), te da obično svaka jedinka svake vrste drži svoje mjesto, bilo svojom vlastitom borbom i sposobnošću da pribavlja hranu u svim razdobljima života, od jaja nadalje, ili borbom svojih roditelja (u kratkoživućih organizama, čija se glavna prepreka pojavljuje u dužim intervalima) s drugim jedinkama iste ili druge vrste.

No recimo da se vanjski uvjeti u zemlji promijene. Ako se promijene u maloj mjeri, relativni omjeri stanovnika u većini slučajeva promijenit će se tek neznatno; no ako je broj stanovnika malen, na primjer na otoku, a

pristup iz drugih zemalja ograničen, te ako promjene uvjeta budu i dalje napredovale (s novim odnosima prema klimi i tlu), u takvom slučaju prvotni stanovnici više neće biti tako savršeno prilagođeni promijenjenim uvjetima kao što su to bili na početku. U prethodnom dijelu ovoga rada pokazali smo da bi takve promjene vanjskih uvjeta, svojim djelovanjem na reproduktivni sustav, vjerojatno prouzročile da ustrojstvo onih bića koja su njima najviše pogođena postane plastično, kao da ih se uzgaja. Stoga, zar se može dvojiti, s obzirom na borbu kojom svaka jedinka opstaje, da svaka mala varijacija u strukturi, navikama ili nagonima koja bolje prilagođava tu jedinku novim uvjetima utječe na njezinu krepkost i zdravlje. Ona bi u toj borbi imala bolje *izgled*e da preživi, a oni njezini potomci koji naslijede tu varijaciju, ma kako neznatna bila, također bi imali bolje *izgled*e. Svake godine više se potomstva okoti nego što ih preživi; na dugi rok, i najmanji uteg na vagi odredit će kome će zapasti smrt, a tko će preživjeti. Kada to djelovanje selekcije s jedne strane, i smrti s druge, traje tisuću naraštaja, tko može tvrditi da ono neće proizvesti učinke, pogotovo prisjetimo li se što je istim načelom selekcije Bakewell u samo nekoliko godina postigao s govovima, a Western s ovcama?

Dajmo zamišljeni primjer promjena koje se odvijaju na otoku: neka ustroj psolike životinje koja se uglavnom hrani kunićima, ali katkad i zečevima, postane blago plastičan; neka te iste promjene prouzroče vrlo sporo opadanje broja kunića i vrlo spor porast broja zečeva; posljedica toga bila bi da će ta lisica ili pas morati loviti više zečeva: no s obzirom na ustroj te životinje, budući da je blago plastičan, one jedinke s najlakšim oblicima, najdužim udovima i najboljim vidom, čak i ako su razlike malene, imale bi blagu prednost i lakše bi poživjele dulje i opstale tijekom onog doba godine kada je hrana najoskudnija; one bi i donosile više mladih, što bi pospješilo nasljeđivanje tih malih osobitosti. Manje gipke jedinke bile bi nesmiljeno uništene. Ne vidim razloga za sumnju u to da će ti uzroci u tisuću naraštaja proizvesti uočljiv učinak i prilagoditi oblik lisice ili psa lovu na zečeve umjesto na kuniće, kao što ne vidim ni razloga za sumnju u to da se lovački psi poboljšavaju selekcijom i pomnim uzgojem. Tako bi bilo i s biljkama u sličnim okolnostima. Ako bi se broj jedinki vrste s perjastim sjemenkama povećavao zbog većih sposobnosti širenja sjemenki na njezinu području (naime, ako bi se prepreka rastu te vrste odnosila ponajprije na sjemenke), one sjemenke koje bi imale makar malo više perja dugoročno bi se najviše proširile; stoga bi proklijao veći broj tako oblikovanih sjemenki i one bi se razvile u biljke koje su naslijedile malo bolje prilagođeno perje.

Uz to prirodno sredstvo selekcije, kojim opstaju one jedinke, bilo

u obliku jajašca, ličinke ili zrele jedinke, koje su nabolje prilagođene mjestu koje zauzimaju u prirodi, na djelu je i druga instanca u većine jednospolnih životinja, koja uglavnom stvara isti učinak, naime borba mužjaka za ženke. Te borbe najčešće se odlučuju zakonom bitke, njihovom ljepotom ili moći udvaranja, primjerice u plešućeg drozda u Civajani. U tom natjecanju općenito pobjeđuju najkrepkiji i najzdraviji mužjaci, što naznačuje da su savršeno prilagođeni. No ta vrsta selekcije manje je nesmiljena od one prve; ona ne uključuje smrt manje uspješnih nego im daje manje potomaka. Štoviše, ta borba odvija se u doba godine kada je hrana uglavnom obilna i vjerojatno bi glavni učinak bio promjena sekundarnih spolnih obilježja, koja nisu povezana sa sposobnošću pribavljanja hrane ni obrane od neprijatelja nego s borbom i suparništvom s drugim mužjacima. Ishod te borbe između mužjaka mogao bi se na neki način usporediti s onim uzgajivačima koji manje obraćaju pozornost na pomnu selekciju mladih, a više na povremeno parenje s odabranim mužjakom.

2 Charles Darwin

Ulomak iz pisma C. Darwina, Esq. profesoru Asi Grayu, Boston, SAD, s nadnevkom Down, 5. rujna 1857.

1. Čudesno je što može učiniti načelo selekcije koju provodi čovjek, to jest izdvajanje jedinki s nekom željenom značajkom i njihov uzgoj te ponovno izdvajanje njihova potomstva po istom načelu. Čak i uzgajivači su zadivljeni onime što postižu. Oni postupaju uočavajući razlike koje nestručno oko ne razaznaje. Selekcija se *metodički* provodi u Evropi tek pola stoljeća, ali povremeno, a u nekoj mjeri i *metodički*, provodi se još od drevnih vremena. Zacijelo je od davnine postojala svojevrsna nesvjesna selekcija, naime čuvanje pojedinih životinja (ne misleći na njihovo potomstvo) koje su bile najkorisnije za neku ljudsku rasu u njezinim posebnim okolnostima. "Iskorjenjivanje", kako uzgajivači nazivaju uništavanje varijeteta koji odstupaju od svoga tipa, jest svojevrsna selekcija. Uvjeran sam da je namjerno i povremena selekcija bilo glavni agens u stvaranju rasa naših domaćih životinja; no kako god bilo, njegova velik moć modifikacije neosporno se pokazala u novije doba. Selekcija djeluje samo nagomilavanjem manjih ili većih varijacija, prouzročених vanjskim okolnostima, ili pukom činjenicom da potomak nije posve jednak svome roditelju. Takvim nagomilavanjem varijacija čovjek

prilagođava živa bića svojim potrebama – vunu jedne ovce čini pogodnom za sagove, druge za odjeću itd.

2. Sada pretpostavimo da postoji biće koje ne sudi prema pukom vanjskom izgledu nego može proučiti cijelo unutarnje ustrojstvo, koje nikad nije hirovito i može odabirati s jednim ciljem tijekom milijunâ naraštaja; tko će reći što ono ne bi moglo postići? U prirodi povremeno posvuda imamo stanovite *blage* varijacije; držim da se može pokazati kako su promijenjeni uvjeti života glavni uzrok tome što dijete ne nalikuje posve svojim roditeljima; a u prirodi nam geologija pokazuje koje promjene su se dogodile i koje se događaju. Vrijeme nam je gotovo neograničeno, ali to može u potpunosti shvatiti samo djelatni geolog. Prisjetimo se ledenog doba, tijekom kojega su postojale barem iste vrste školjaka; u tom razdoblju jamačno su živjeli milijuni i milijuni naraštaja.

3. Držim da se može pokazati kako u *Prirodnoj selekciji* (naslov moje knjige) djeluje takva nepogrešiva sila, koja odabire isključivo u korist svakoga organskog bića. Veliki De Candolle, W. Herbert i Lyell izvršno su pisali o borbi za život, ali čak ni oni nisu pisali s dovoljnom snagom. Prisjetimo se da se sva bića (pa čak i slon) množe takvom stopom da bi za nekoliko godina, ili najviše za nekoliko stoljeća, cijela površina Zemlje bila nedostatna za potomstvo samo jednog para. Nalazim da je teško neprekidno imati na umu činjenicu da se množenje svake vrste priječi u nekom dijelu njezina života, ili svakih nekoliko naraštaja. Tek malo onih koji se godišnje okote uspijeva, preživjeti i održati vrstu. Kako neznatna razlika često određuje koji će preživjeti a koji će nestati!

4. Razmotrimo sada zemlju koja prolazi kroz promjene. Zbog toga će neki njezini stanovnici neznatno varirati – ne kažem da većina bića uvijek varira u dovoljnoj mjeri da bi na njih djelovala selekcija. Neki njezini stanovnici neće opstati, a ostali će biti izloženi uzajamnom djelovanju drukčijeg sklopa stanovnika; vjerujem da je to mnogo važnije za život svakog bića od klimatskih uvjeta. S obzirom na beskrajno raznolike metode kojima živa bića priskrbljuju hranu tako što se bore s drugim organizmima, bježe od opasnosti u raznim razdobljima života, nesu jaja ili šire sjeme, itd, itd, ne mogu dvojiti da će se tijekom milijunâ naraštaja jedinki vrsta održavati uz neke blage varijacije, koje u nekoj mjeri povoljno djeluju na njezinu ekonomiju. Takve jedinke imat će veće izgleda za opstanak i za širenje svoga novog, neznatno drukčijeg ustroja, a ta modifikacija sporo raste kumulativnim djelovanjem prirodne selekcije u mjeri u kojoj je to korisno. Tako nastali varijetet ili će koegzistirati s roditeljskim oblikom ili će ga istrijebiti, što je uobičajenije. Organsko biće, primjerice djetlić ili imela, tako se može prilagoditi nizu okolnosti

= a prirodna selekcija gomilat će one male varijacije u svim dijelovima njegova ustroja koje su na bilo koji način korisne za njega u nekom dijelu njegova života.

5. Sve one susrest će se s višestrukim teškoćama s obzirom na ovu teoriju. Držim da se na mnoge od njih može zadovoljavajuće odgovoriti. *Natura non facit saltum* odgovor je na najočitije zamjerke. Sporost mijene i malen broj jedinki koje se istodobno mijenjaju odgovaraju na neke druge. Krajnja nepotpunost naših geoloških zapisa odgovor je na još neke od njih.

6. Vjerujem da sljedeće načelo, koje bismo mogli nazvati načelom divergencije, igra važnu ulogu u postanku vrsta. Isto mjesto podržavat će više života ako na njemu prebivaju vrlo raznoliki oblici. To vidimo po tome što mnogi generički oblici u dvorištu ili na tratini, te biljke ili kukci na svakom malenom otoku, gotovo uvijek pripadaju ne manjem broju rodova i porodica nego što ima vrsta. Razumijemo značenje te činjenice za više životinje, čije navike poznajemo. Znamo da je eksperimentalno dokazano da će polje zasijano većim brojem vrsta i rodova trave dati više otkosa nego ono na kojemu posijemo samo dvije ili tri vrste. Dakle, za svako organsko biće koje se tako brzo širi, može se reći da se trudi što bolje može kako bi se razmnožilo. Tako će biti i s potomstvom svake vrste koja se odvojila u varijetete, ili podvrste, ili pak prave vrste. Mislim da iz navedenih činjenica slijedi da će varirajuće potomstvo svake vrste pokušavati (samo malo njih će uspjeti) zauzeti što je više moguće što raznolikijih mjesta u ekonomiji prirode. Svaki novi varijetet ili vrsta, kada se oblikuje, općenito će zauzeti mjesto svoga manje prikladnog roditelja i tako ga istrijebiti. Držim da je to oduvijek izvor klasifikacije i povezanosti organskih bića; jer čini se da se organska bića uvijek granaju sve dalje, poput grančica što rastu iz istoga stabla, pri čemu bujajuće i račvajuće grančice uništavaju one manje krepke – osušene i izgubljene grane okrutno predstavljaju izumrle rodove i porodice.

Ovaj ocrtno daleko je od dovršenosti, no na ovako malom prostoru ne mogu ga bolje napisati. Krupne praznine mora ispuniti vaša mašta.

[*Journal of the Proceedings of the Linnaean Society (Zoology)*, 3 (1858, obj. 1859), 45–62.]

3 John Maynard Smith

Weismann i moderna biologija

U predgovoru *Povratku Metuzalema* Shaw opisuje kako je Weismann rezao repove miševima kako bi dokazao da se stečena obilježja ne naslje-