

ANATOL LISTOWSKI

O NIECIĄGLYM CHARAKTERZE ZMIENNOŚCI U ORGANIZMÓW ŻYWYCH I O SYSTEMACH ZMIENNOŚĆ TĘ KLASYFIKUJĄCYCH*

1

Przedmiotem obserwacji a z kolei analizy organizmów jest z jednej strony ich forma i struktura, z drugiej — ich funkcjonowanie, procesy fizjologiczne.

Spór między stanowiskiem widzącym w formie odrębną kategorię, a odwrotnym niejako — odczytującym to, co nazywa się życiem przede wszystkim funkcjonalnie i podporządkującym formę funkcji — jest bardzo stary.

W okresie, w którym piszę te słowa — a po raz drugi za mego życia „funkcjonalizm” wyraźnie znów dominuje — stąd zainteresowanie fizjologią, biochemią a zaniedbywanie morfologii. Nie chciałbym tu teraz szerzej dyskutować tego zagadnienia. Warto jednak może zauważyć, że: to, co nazywamy „życiem”, występuje jedynie w postaci zintegrowanej całości — a więc strukturalno-funkcjonalnej. Z kolei, chociaż rozwój — stawanie się i przemijanie organizmu ujmujemy w ramy procesu — to jednak widzimy go jako przekształcenie się określonej struktury przestrzenno-czasowej, która na pewnym odcinku tej czasoprzestrzeni, będąc czymś wciąż zmiennym, jest jednocześnie zintegrowaną całością.

Obserwacje różnych organizmów żywych w procesie ich stawania się, jak i w różnych warunkach, pozwalają na sąd iż: forma jest zjawiskiem bardziej zróżnicowanym od procesów fizjologicznych. Stąd też, mimo iż obserwuje się wiele modyfikacji mających charakter adaptacji kierunkowej, jednak forma, struktura nie jest korelatywnie związana z funkcją w tym stopniu, w jakim jesteśmy często skłonni to uważać.

Analogiczne procesy, nieraz bardzo złożone, przebiegają w ramach różnych układów strukturalnych.

* Uwagi niniejsze mają charakter, ściśle rzecz biorąc, porządkujący. Poruszam w nich *po pierwsze* — sprawę zasad stosowanych przy klasyfikowaniu nieciągłych zbiorów biologicznych (niezależnie od ich „nazwy” rodzaj, gatunek, odmiana itd); *po drugie* — podaję w sposób, zresztą bardzo skrócony, analizę mechanizmów „zmiennościowych” jak i zmienność ograniczających. Uwagi te mają charakter bardzo ogólny, niemniej wydaje się, iż są na miejscu w czasopiśmie poświęconym postępom wiedzy rolniczej (A. L.).

Organizmy żywe rozpatrywane w ramach różnych procesów fizjologicznych są znacznie bardziej jednorodne niż widziane od strony struktur — formy. Niespecyficzne często substancje rozwojowe, jak np. hormony aktywowane przez określone geny — a z kolei w interakcji ze środowiskiem wewnętrznym i zewnętrznym aktywizujące następne geny-operony — indukują ciąg przemian morfologicznych o bardzo różnym układzie. Przykładem niespecyficzności „aktywatorów” hormonalnych działających w procesie zakwitania roślin — a „gatunkowa” różnorodność kształtu kwiatów i układu kwiatostanów.

Można by więc rzec, że raczej forma niż funkcjonalność wydaje się być tym atrybutem żywego organizmu, który w ciągu ewolucji podlega szerszej zmienności.

Piszę, można by — dlatego, iż jest jeszcze trzecie podejście, które mówi że fakt, iż ujmujemy organizm całościowo — mimo, że analizujemy go albo od strony „strukturalnej” albo „funkcjonalnej” — wynika z ograniczonej czy z niemożności zastosowania innej metody. I że ta niemożność ma charakter bardziej uniwersalny i tyczy się w ogóle „sposobu”, w jaki poznajemy świat poprzez naukę.

Można by mimo to wyrazić pewną nadzieję, że np. na poziomie molekularnym dojdziemy, bo już dochodzimy, do wiązania struktury z właściwościami danego związku.

Na poziomie zaś „organizmu” można by rzec iż:

„Obserwacje otaczającego nas świata przyrody ożywionej (a więc w tym i nas samych) wskazują, że to, co występuje jako organizm, realizuje się poprzez różne struktury i różne układy funkcjonalne — zintegrowane w ramach określonych struktur przestrzenno-czasowych. Obserwowanie, a z kolei opisywanie tej różnorodności historycznie rzecz biorąc dało początek nauce o przyrodzie ożywionej.

Powierzchowna nawet obserwacja prowadzi do wniosku, że organizmy żywe zgrupowane są w zbiorach (klasach rozłącznych), z tym że osobniki w ramach danego zbioru posiadają pewne cechy sobie wspólne a różne od osobników innego zbioru. Obserwacja ta, uogólniona, pozwala na wniosek, iż właściwością zbiorów żywych jest nieciągłość a więc ich rozłączność.

Dalsza obserwacja wskazuje, że:

a) stopień rozłączności różnych zbiorów jest różny, a więc odrębność zbiorów i ich wzajemna rozróżnialność ma różny charakter i różny stopień;

b) niemniej w najbardziej różniących się zbiorach można stwierdzić występowanie pewnej liczby cech czy właściwości podobnych, jak i to, iż w najbardziej podobnych zbiorach nie można znaleźć nawet dwóch osobników zupełnie identycznych;

c) organizmy zaliczane przez nas do danego zbioru ze względu na określone relacje niekoniecznie muszą należeć do tego samego zbioru ze względu na inne relacje.

Te proste, i jak można rzec samo przez się zrozumiałe dla każdego człowieka, który „widzi świat”, stwierdzenia rodzą jednak u nas — jeśli chcemy naszym obserwacjom nadać sens uporządkowany, a potem poddać je analizie przyczynowej — jak i, co jest już cechą arcyłudzką, skonfrontować je, czy też poszukiwać odniesień do tego, co chcielibyśmy nazywać prawdą — a więc powtarzam — rodzą u nas szereg pytań, które usiłujemy w różny sposób sformułować i na nie odpowiadać.

Pytania te mogą się np. odnosić do:

a) tego — jak, w jaki sposób stwierdzać nie tyle samą rozłączność jako wyraz nieciągłości, ale również jej charakter, a więc jak ujmujemy różnorodność zbiorów;

b) z kolei można tu zadać pytanie — jak dokonuje się opis zbioru, a więc może tu chodzić o sposób, jak i o kryteria wyboru cech odróżniających;

c) z kolei ważne jest zdawanie sobie sprawy z tego, czy cecha lub cechy wyróżniające odnosimy do pewnego przedziału, czy nie. Jeśli tak, to zakładamy prawdopodobieństwo zmienności również wewnątrz przedziału, z czego wynikają niejako różne poziomy rozłączności;

d) jakie więc będą kryteria, które będziemy ustanawiać dla cech różnych poziomów;

e) w tym miejscu pojawi się pytanie nowe, odnoszące się do prawdziwości przyjętych kryteriów klasyfikacyjnych, jak i ustanowionych na tej podstawie typów czy rodzajów zbiorów nieciągłych;

f) ich hierarchii wzajemnej;

g) ich umowności czy stopnia umowności, a więc czy systemy są naturalne — na ile są one odbiciem „rzeczywistości” tzw. obiektywnej, a na ile nią w ogóle być mogą, tzn. na ile są czy muszą być konstrukcjami naszego umysłu.

2

Ujmowanie przez nas zmienności, a więc sądy o odrębności zbioru (pod zbiorem rozumiemy tu dowolną liczbę $n + 1$ osobników w każdym razie przy $n > 0$) — niezależnie od charakteru występujących podobieństw czy różnic, odbywa się w dwojaki sposób:

a) poprzez intuicyjne raczej ujęcie całościowe tego, co można by najlepiej nazwać typem;

b) poprzez wybór określonej liczby cech czy wskaźników, ich ocenę „jakościową” czy „ilościową”, a więc drogą analizy porównawczej różnych zbiorów w odniesieniu do wybranych wskaźników jako kryteriów oceny stopnia podobieństwa czy różnicy.

Całościowe ujmowanie typologiczne jest chyba na pewno pierwsze. Zauważamy, że coś jest różne od czegoś drugiego, a później dopiero szukamy jakichś kryteriów pozwalających na ocenę różnicy.

To typologiczne — wrażeniowe ujęcie jest przy tym szersze i pełniejsze od wszelkich systemów klasyfikujących opartych na wskaźnikach porównawczych. Właśnie pełniejsze ale równocześnie intuicyjne i nieprzekazywalne. Co więcej, typ nie jest w całości opisywalny. Przykładem nich będzie tu tak charakterystyczna właściwość jak „pokrój” — „habitus” określająca typologiczną przynależność do zbioru, co nie jest do ujęcia w ramy wskaźnika ilościowego.

Co więcej, ujęcie typologiczne zależy często od umiejętności patrzenia — i może rozwijać się — jest rzeczą „wprawy”, wynikiem „uczenia się”! Specjalista np. w dziedzinie odmianoznawstwa rozróżnia odmiany, widzi więc typologiczne różnice — a więc zbiory nieciągłe, tam gdzie ktoś inny ich nie zobaczy i będzie sądził, iż ma do czynienia z ciągiem nieprzerwanym.

Jeżeli „habitus” jest obrazem formy — to żadna forma nie może być w pełni opisana za pomocą cech jednostkowych — mierzalnych, nawet wówczas, gdy staramy się wybierać ich możliwie dużo...

Typologiczna charakterystyka jest, jak wspomniałem, pełniejsza, a z drugiej strony zawodna — nie daje ona żadnych możliwości ściślejszej klasyfikacji, a szczególnie „hierarchii” obserwowanych zmienności. Stąd jest rzeczą zrozumiałą, że decydujemy się analizę zmienności opierać raczej na wyborze pewnej liczby wskaźników i na ocenie stopnia ścisłości wniosków, jakie wyciągamy przy stosowaniu tychże kryteriów uznanych jako odróżniające. Liczba tych „cech jednostkowych” jest ograniczona nawet wówczas, gdy stosujemy ich możliwie dużo — i nie „wyczerpuje” osobnika w jego całym obrazie jako struktury działającej, a więc w jego „życiu” jako zintegrowanej całości. Zjawia się więc tu konieczność wyboru czy doboru wskaźników — i to tym więcej, że w praktyce nie idziemy na maksimum cech porównywalnych, ale stosujemy zasadę ekonomii, a więc staramy się ograniczać liczbę cech porównywalnych do koniecznego minimum. Stosujemy więc nie tylko wybór wskaźników, ale staramy się wybór ich możliwie ograniczać do najbardziej charakterystycznych (najbardziej odróżniających) — wprowadzamy więc ich wartościowanie.

Umowność tak ujętych kryteriów jest oczywista. Przyjmując ją jako konieczność, równocześnie jest rzeczą zrozumiałą, że staramy się ograniczyć jej dowolność przez poddanie wyboru kryteriów pewnym rygorom określonym jako tzw. „możliwie duża pewność” czy też „możliwie duża obiektywność”, co w tym wypadku często może oznaczać jedynie

zbieżność kryteriów wyboru dla różnych zbiorów, czy też zgodność w stosunku do przyjętych założeń.

Umowność więc podlega tu generalizacji, co można by interpretować jako „zwiększenie szans obiektywizacji”.

To uściślanie konieczne byłoby jeszcze i z innych powodów, a mianowicie często chcąc przypisywać naszej klasyfikacji zbiorów nieciągłych coś więcej niż li tylko wartość „praktyczną”, pragniemy, aby nasze kryteria, mimo że umowne, dawały możliwość wyróżnienia naturalnych zbiorów nieciągłych z możliwie dużym stopniem prawdopodobieństwa.

Piszący, wolałby napisać jeszcze inaczej: „co prowadzi do konstruowania zbiorów w ten sposób, aby założenie, iż są one zbliżone, czy też w jakiś sposób odzwierciedlają relacje występujące wśród zbiorów naturalnych, oparte było o możliwie mały błąd”.

Drugą zasadą metod odróżniających czy też systemów klasyfikacyjnych jest to, że kryteria różnic przyjmują dla danej cechy pewną dopuszczalną stałą zmienność, a więc, że nadajemy kryteriom charakter pewnego przedziału — przy czym mogą to być przedziały zarówno wyłączające się, a więc oddzielone od siebie pewną liczbą klas pustych (co cechuje np. tzw. cechy alternatywne), albo też przedziały zachodzą częściowo na siebie — różna jest jedynie częstotliwość w klasach oraz różne są klasy skrajne. Stąd też wskaźniki danych cech różnią się średnią swoją zawartością (zjawisko częste w ramach tzw. cech ilościowych).

Typowym przykładem byłyby tu linie czyste różniące się średnim ciężarem nasion i skalą wahań ciężaru, a stąd rozróżnialne w nasionach nie „typologicznie” ale jedynie „analitycznie wagowo”. Z występującego tu zjawiska umowności również wynika, iż każdy model może w pewnych granicach ulegać przekształceniom, z tym że nie musimy za każdym razem przekształconego modelu zaliczyć do innej klasy.

Stąd dalszy, potwierdzony obserwacją wniosek o istnieniu różnych rodzajów zmienności, a więc i różnej wartości czy hierarchii wskaźników, jak i o dopuszczalności pewnego przedziału zmienności w obrębie danego wskaźnika — dopuszczalności „dopuszczalnej”, jeśli można tak powiedzieć z punktu widzenia wartości (rozdzielającej) danej jednostki klasyfikacyjnej.

Byłby to więc jeden z następnych momentów umownych. Dalszy wynika z faktu, iż szerokość przedziału zmienności jest sprawą umowną wszędzie tam, gdzie brak jest wyraźniejszych znamion nieciągłości.

Wskaźniki ujmowane w postaci średnich mogą się różnić od siebie nieraz nawet znacznie w zależności od liczby obserwacji. Dodajmy, że w wypadkach, w których pewne kombinacje (odchylenia) są bardzo rzadkie — co rzutuje na ujęcie rzeczywistej dyspersji — szansa znalezienia tych odchyłeń będzie nieduża.

Jednak również przy bardziej symetrycznych rozkładach sprawa „reprezentatywności próby” ma duże znaczenie dla „opisu zbioru” i oceny różnicy w stosunku do innego zbioru. Z praktycznego punktu widzenia szukamy raczej granicy dla „minimum dopuszczalnych powtórzeń” niż dla maksimum. Znow więc natrafiamy na umowność kryteriów — zarówno o ile chodzi o wielkość próby reprezentacyjnej, jako szerokość przedziału dopuszczalnej zmienności bez zmiany modelu, jak wreszcie w stosunku do liczby wydzielonych przez nas klas zmienności.

3

Tu należałoby dodać jeszcze jedno — przy typologicznym ujmowaniu różnic między zbiorami „typ” ujmujemy również w postaci „przedziału”, a więc w ramach pewnej skali zmienności.

Liczba wariantów nie oznacza tu jednak określonego odchylenia od średniej, gdyż pojęcie średniej jest tu pozbawione sensu. Ujęcie typu jest raczej intuicyjne, a więc można by tu mówić, iż poprzez zmienność „jednostek” przebija jakby „idea” typu — sformułowanie więc nieomalże platońskie. Jest rzeczą ciekawą, że trafność rozróżnień zbiorów nieciągłych na zasadzie „typu” jest względnie duża.

Dążenie do poznania mechanizmu zmienności organizmów żywych, a po uświadomieniu sobie nieciągłego charakteru tej zmienności, opisanie jej w ramach takich czy innych systemów klasyfikacyjnych — jest jak najbardziej zrozumiałe z racji czysto praktycznych. Klasyfikacje, umożliwiające rozróżnianie zbiorów, są niezbędne, gdyż znow z punktu widzenia utylitarne pragniemy móc wartościować zbiory. Zrozumiałe jednak i z racji innych od czysto praktycznych. Chęć porządkowania, klasyfikowania a równocześnie jakiegoś stopniowania zjawisk świata wynika z tego, że człowiek z „natury swojej” pragnąc, aby świat był deterministycznie uporządkowany, aby był wyrazem organizacji — porządkuje go i organizuje. Ta antyentropijna dążność wynikać by mogła z samego faktu, iż człowiek sam jest wytworem antyentropii — wytworem bardzo już złożonego etapu organizacji biologicznej.

Wiara w obiektywne istnienie i działanie sił organizujących w świecie (wiara tak silna i wciąż od nowa afirmowana w ramach różnych religii, systemów filozoficznych czy postaw naukowych) mogłaby być sama biologiczną właściwością strukturalną natury ludzkiej — jednym z mechanizmów regulacji przeciwdziałających czy opóźniających procesy rozkładu.

To podwójne, „uitylitarne” i „strukturalne” źródło pochodzenia systemów klasyfikujących, było i jest nadal przyczyną sporu bardzo starego i wciąż się jeszcze odnawiającego, sporu o to, czy wydzielane przez nas pod różnymi nazwami klasy, rzędy, rodziny, rodzaje, gatunki, podgatun-

ki, odmiany, rasy... biotypy, a więc różne s hierarchizowane jednostki, są odbiciem nieciągłych zbiorów istniejących w przyrodzie ożywionej, czy jedynie konwencjonalnymi przedziałami — czy jednym i drugim jednocześnie, czy wreszcie — niektóre z tych zbiorów są realne, inne zaś konwencjonalne, gdyż i takie stanowiska zaznaczały się.

System klasyfikacyjny Linneusza był systemem czysto konwencjonalnym, mimo, a może właśnie dlatego linneuszowskie gatunki czy rodzaje były kategoriami stałymi, rozdzielonymi od siebie w pełni i od początku — wszystkie one były tworam i Boga w postaci skończonej. Ten sam charakter konwencjonalny mają dzisiaj jeszcze „klucze” botaniczne czy rolniczo-botaniczne opisy różnych odmian w obrębie danego gatunku uprawnego.

Szczególnie w odmianoznawstwie jedynym kryterium klasyfikacyjnym jest wygoda, a więc łatwość i możliwie duża pewność w odróżnianiu jednej odmiany od drugiej. Systemy te nie są budowane w oparciu o poznawanie szerszej zmienności możliwej dla danego gatunku, ale po prostu klasyfikują w danej chwili uprawiane odmiany — zdając sobie sprawę, że zarówno sposób opisu, jak i sama podstawa podziału ulec może zmianie.

Idee transformizmu — szczególnie widziane w świetle teorii ewolucji — wprowadziły do analiz klasyfikacyjnych szereg nowych momentów, a mianowicie: rozwoju w czasie, a więc powstawania i rozchodzenia się szeregów zmienności, a tym samym stopnia pokrewieństwa.

Kategorie więc przyjęte dla oznaczania zbiorów nieciągłych tu niejako obiektywizowałyby się, będąc wyrazem „rzeczywistej” odczytywanej zmienności w przyrodzie — rzeczywistej w sensie również pochodzenia, a więc ewolucyjnym, i to zarówno w aspekcie makro- jak i mikroewolucji oraz w aspekcie hierarchii, z tym że „gatunek” byłby tu najbardziej naturalną jednostką nieciągłej zmienności.

Jako kryterium możliwie obiektywnej, „naturalnej” systematyki u roślin przyjęto budowę organów rozrodczych. Wynikło to częściowo z założeń, które chyba są słuszne, mianowicie iż w rozwoju indywidualnym moment przejścia w fazę generatywną łączy się z odrębnością morfologicznego zróżnicowania i ma charakter jakiegoś szczególnego momentu, że poza tym „struktura organów generatywnych”, zamykająca w sobie gamety — ów nośnik ciągłości genetycznej — powinna być najbardziej chroniona, najbardziej autonomiczna.

Kryteria „różności” na tej podstawie budowane miałyby szanse najlepiej odbijać rzeczywisty przebieg ewolucji, byłyby najbardziej „naturalnymi”, stąd tytuł podstawowego dzieła systematycznego końca XIX w. Englera i Prantla „*Natürliche Pflanzenfamilien*”. Nie wchodzę na razie w dalszy opis systemów klasyfikacyjnych czy zasad, na których się opierają, nie rozwijam rozważań nad poszczególnymi jednostkami systema-

tyki, jak np. gatunek, rodzaj, rodzina. Liczne są tu wypowiedzi badaczy, liczne i bardzo różne. Pytania (czy dyskusja) odnośnie „obiektywnej rzeczywistości” czy „konwencjonalnego charakteru” różnych systemów klasyfikacyjnych, stawiane były wielokrotnie i gorąco dyskutowane. Pytania te nie odnoszą się właściwie do samego faktu „nieciągłego charakteru zmienności”, faktu bezspornego, ile do metod jej ujmowania. W tych sporach i dyskusjach chodziłoby o sprawę kryteriów wydzielenia jednostek klasyfikacyjnych, jak i ustalania hierarchicznych powiązań czy zależności między wydzielanymi jednostkami klasyfikacyjnymi.

Nieciągłość struktur i zbiorów jest realna. Można również przyjąć ich różnostopniowość, a więc istnienie mniejszych zbiorów nieciągłych w obrębie większych. Mechanizmy rozdzielcze izolujące mogą być różne a szereg z nich o charakterze zarówno genetycznym i ekologicznym czy fizjologicznym wielokrotnie opisywano. Przedziały między zbiorami mają stąd różny charakter, czasami wynikający jedynie z izolacji przestrzennej; w tym ostatnim wypadku, jeżeli z tych czy innych powodów zasięgi tych dwóch dotychczas odrębnych zbiorów zetkną się, to tworzące się mieszańce likwidują nieciągłość.

Fakty mówiące o różnych typach zbiorów nieciągłych, opisujące te zbiory jak i mechanizmy, dzięki którym utrzymują one swoją rozłączność, opierają się często na sprawdzonych wynikach doświadczalnych. Fakty te jednak nie zmuszają do przyjęcia wszystkich opisywanych gatunków odmian czy rodzajów jako realnych zbiorów nieciągłych. Z drugiej strony nie sądzę, aby przyjmowanie np. rzeczywistości gatunku, a uważanie np. rodziny za jednostkę opisowo konwencjonalną miało rację bytu. Szereg zbiorów nieciągłych opisywanych i wydzielanych jako rodziny, rodzaje, gatunki, odmiany, odpowiada realnym zbiorom nieciągłym, inne jednak byłyby w dużym stopniu konwencjonalne, a więc utworzone w ramach umownie ustalanych. Jest rzeczą interesującą, że wieloletnie usiłowania zupełnie jednoznacznego rozumienia pojęcia np. gatunku czy rodzaju zawiodły. Stąd różne kryteria, przesunięcia w jedną czy drugą stronę dokonywane przez systematyków, stąd i nieprzemijająca wartość tzw. przez nas typu.

Zbiór biologicznie rozłączny można by ujmować w postaci modelu — pola rozciągniętego w czasie i przestrzeni. Byłby to układ o strukturze heterogenicznej, dopuszczający pewną zmienność wewnątrz zbioru zlokalizowaną w niszach, lub rozłożoną wzdłuż pewnych gradientów, zbioru jednak zintegrowanego i oddzielonego „barierami” stabilizującymi jego odrębność w przestrzeni i powtarzalność w czasie.

Widzenie przyrody żywej w postaci zbiorów nieciągłych jest bardzo stare. Dzisiejsza oczywistość transformizmu — oczywistość całkowicie

przyjęta nie tylko przez biologów ale nawet przez teologów sprawia, iż zapominamy, że pytania odnoszące się do zagadnienia powstawania gatunków mają nie tak dawny rodowód historyczny. Zmienność, a raczej stałość świata w ramach kreacjonizmu była łatwo wytłumaczalna.

Przyjęcie transformizmu nie zamknęło naturalnie — raczej dopiero otworzyło problem, czy problemy wiążące się z analizą przyczynowości w zmienności oraz mechanizmu, czy mechanizmów regulujących zarówno „stałość” typu jak i jego „zmienność”.

Można by powiedzieć, że zarówno stałość, a więc pewien stopień ciągłości, jak i zmienność, a więc pewna nieciągłość, należą do najbardziej ogólnych cech istot żywych charakteryzujących rozwój w ontogenezie jak i (używam tego słowa z wahaniem) w filogenezie.

a. Najbardziej stabilne byłyby zbiory jednorodne, np. linia czysta uzyskana na drodze pełnego samozapylenia z osobnika homozygotycznego w stosunku do wszelkich aleli i o zerowym ciśnieniu mutacyjnym. Jeżeli takie zbiory istnieją — to w każdym razie są one bardzo rzadkie. Selekcja w obrębie takiego zbioru nie ma miejsca.

Innym wypadkiem zbioru stabilnego byłaby populacja dowolnie wielka, o ile założymy, że działa w jej obrębie pełna panmiksja, że mutacje nie zachodzą, że wszystkie genotypy mają jednakową szansę przeżycia i że wreszcie selekcja nie działa.

W stosunku do dowolnej pary alelomorfów A i a wystąpią w ramach populacji osobniki AA — Aa i aa . Przy zachowaniu założeń jak wyżej — koncentracja genu A i a w każdym następnym pokoleniu będzie ta sama.

Jeżeli koncentrację genu A określimy jako q a „ a ” jako $1-q$, to skład populacji w każdym następnym pokoleniu w odniesieniu do A lub a będzie się równał $q^2AA:2q(1-q)Aa:(1-q)^2aa$. W takich więc populacjach względna częstotliwość genu jest stała i niezależna od jego początkowej ilości (jest to tzw. prawo Hardy’ego). Przy panmiksji i jednakowej fenotypowej wartości genotypów populacja osiąga stan trwałej równowagi. Staje się zbiorem statycznym, w ramach którego nie może powstać żaden trend zmienności.

Czy tego rodzaju układy istnieją? — może tak, ale po pierwsze są one rzadkie, po drugie mogłyby wytworzyć się li tylko w wyniku bardzo ostrej selekcji i wreszcie byłyby „realne” na niezbyt długich odcinkach czasu.

b. W procesie dziedziczenia jak i w ontogenezie działają, obok czynników zwiększających zmienność, równocześnie czynniki o kierunku przeciwnym — ograniczające występowanie zmienności, a więc działające stabilizująco.

Można by rzec, że nieciągła zmienność w przyrodzie jest właśnie wynikiem pewnej równowagi między przyczynami zwiększającymi zmienność, a z drugiej stabilizującymi.

W pewnych wypadkach można by zakładać stopniowe ześlizgiwanie się tej dynamicznej równowagi na stronę stabilizacji, a więc i zbalansowania strukturalnego, co może mieć miejsce zarówno w wyniku zwiększania się stopnia autonomii w stosunku do środowiska zewnętrznego, jak i np. w wyniku zwięźnienia amplitudy zmienności w warunkach ostrej i dłuższej selekcji. Wynikiem będzie w obu wypadkach zmniejszanie się szans powstawania mutantów, spontanicznego czy indukowanego pochodzenia, o typie plus wariantów dla danego układu.

W miarę zwiększania się stopnia zbalansowania i autonomii szanse ujawnienia się mutacji zdążać będą do „0”. Tak powstają formy relikto-we, ustabilizowane, o zawężonej zmienności w czasie, braku form zbliżonych, a więc o szerokiej strefie rozłącznej i najczęściej o małym zasięgu.

c. Zmienność dziedziczna, występująca na poziomie rekombinacji, w wielu wypadkach możliwa do ilościowej oceny różnorodności fenoi i genotypów pochodnych, odbywa się w ramach „genów” zastanych, czy „zastanego układu chromosomalnego”. Rozszerzenie z kolei zmienności o nowe elementy jest naturalnie wynikiem mutatywności na poziomie genu jak i zmian w aparacie chromosomalnym.

Wynikiem będzie tu zmiana genotypu wyjściowego (stąd i możliwość nowych wariantów w ramach rekombinacji), a z kolei zmiany fenotypowe, jak i zmiany w rozkładach geno- i fenotypów, wreszcie zmiany koncentracji genu w obrębie danej populacji (naturalnej i doświadczalnej).

Zmiany na poziomie chromosomów mogą mieć charakter zmian strukturalnych w obrębie chromosomów (crossing over, deficiencje, inaktywacja), czego wynikiem będą zmiany albo w pozycji genów, albo w ich liczbie. Innego typu zmiany odnoszą się do liczby chromosomów — aneuploidy, auto- lub alloploidy. Zmiany strukturalne i ilościowe w obrębie chromosomów, na co mamy wiele przykładów, są istotnym czynnikiem zmienności.

Można również sądzić, że w wypadkach dziedziczenia plazmatycznego zmiany strukturalne w plazmie mogą mieć wpływ na dziedziczność.

d. Analizując zależność różnych zbiorów na poziomie populacji od czynników środowiskowych wyraźnie i powszechnie stwierdzalne jest działanie selekcji jako czynnika segregującego.

Efekty działania selekcji, łatwe do zaobserwowania, a wielokrotnie opisywane i analizowane zarówno w swej dynamice jak i w ogniach końcowych, a więc wyizolowanych populacji o charakterze przystosowawczym były i są jeszcze różnie interpretowane. W związku z zagadnieniem oceny roli i mechanizmu selekcji stoi sprawa zmienności adekwatnej, wywołanej bezpośrednio przez czynniki zewnętrzne (sprawa więc tzw. cech nabytych).

Jak dotąd, nie ma żadnych pewnych danych dla przyjęcia możliwości powstawania cech nabytych. Przyjmuje się więc, iż selekcja działa jedynie jako czynnik segregujący w gotowym materiale genetycznym. Zagadnienie nie wydaje mi się jednak zamknięte z racji możliwości mutacji indukowanych.

Panmiksja, jak już wspomniałem, jest raczej wypadkiem granicznym. W populacjach naturalnych w stopniu pogłębiającym się na skutek działania selekcji pojawiają się różne i o różnym stopniu nateżenia bariery izolujące od siebie poszczególne zbiory nieciągłe, czego wynikiem jest wybiórczość już na poziomie gamet, albo różna wartość fenotypowa zygot, a więc i ich różne zdolności w tzw. walce o byt.

Jeżeli obrazem panmiktycznego zbioru o $n + 1$ elementach mogłaby być siatka o symetrycznie rozłożonych punktach, to obrazem zbioru nie podlegającego prawu Hardy'ego byłby zbiór o układzie asymetrycznym. Na jego obrazie widzianym w strukturze przestrzennej występowałyby nisze (analogia do nisz ekologicznych) charakteryzujące się większą koncentracją danego typu czy typów (jak również większą koncentracją genu), a więc pól o malejącym odśrodkowo gradiencie.

Na obrazie widzianym, czy ściślej mówiąc konstruowanym w ramach czasu, te same pola można by ujmować jako proces historyczny pojawiają się, rozszerzania, zróżnicowania i zawężania skupień przy stopniowym rozchodzeniu się szeregów zmienności.

Zbiory wykazujące większy lub mniejszy stopień odchylenia od panmiksji są najczęstsze. Maksymalnym odchyleniem byłaby apogamia, jak wiadomo występująca w przyrodzie. Częste są formy samopylne, odwrotnością byłaby samobezpłodność.

e. Wypadałoby tu jeszcze wspomnieć o dwóch mechanizmach zmiennościowych, występujących na płaszczyźnie populacji, o tzw. wchłanianiu mutacji i o procesie odwrotnym „utracie genu”.

Częstotliwość mutacji genowych może być różna. Częstość ta dla różnych „loci” u poznanych pod tym względem zwierząt i roślin waha się od 1:1 000 000 do 1:1 000. U *Drosophila* średnio 2% osobników okazuje się być mutantami (w ramach mutacji spontanicznych). Dla chromosomu X częstość ta zwiększała się do 4%, co przy 1800 genach chromosomu X dałoby częstość mutacyjną na 1 gen 2×10^{-6} . Naturalnie, przy założeniu, iż częstość mutacyjna każdego „loci” jest ta sama, co chyba nie byłoby słuszne.

Każda mutacja zmienia skład genowy danej populacji, wzbogaca o możliwości nowych rekombinacji. Otóż, jaka jest szansa, że nowy gen odegrać może rolę, tzn. poprzez udział w rekombinacjach ujawnić swój wpływ na poziomie fenotypu?

Jest rzeczą wielokrotnie stwierdzaną, że większość mutantów poja-

wiających się w ramach dużego zbioru ma selekcyjną wartość minus wariantów.

Jeżeli jednak w wyniku mutacji $A \rightarrow a$ „ a ” ma niższą żywotność niż A , ale ujawniającą się dopiero w homozygocie, to AA i Aa będą się rozwijały jednakowo, natomiast granicą dla stopnia koncentracji „ a ” jest powstawanie zygot aa . Subletalny gen „ a ” nie zostanie jednak eliminowany w tych wszystkich wypadkach, w których obniżona żywotność wystąpi dopiero na poziomie homozygotycznym, a tak jest najczęściej. Mutant minus wariant w danym układzie zostaje zmagazynowany w populacji. Znaczenie tego zmagazynowania, wchłonięcia, dla zmienności ewolucyjnej, jest chyba duże, oznacza to bowiem potencjalną możliwość rozszerzania się zmienności, a więc przystosowywania się do różnych warunków.

Równocześnie jednak obserwuje się proces odwrotny „utruty” genu występujący w populacjach o ograniczonej liczbie osobników. Czynniki ten ma charakter losowy i w bardzo dużych populacjach zdąża do zera. W populacjach ograniczonych (a takich jest większość) można obliczyć szanse wypadnięcia, tj. utraty genu. Fischer obliczył, że na przykład na 10 000 mutantów o charakterze neutralnym z punktu widzenia działania selekcji, w ciągu 3 pokoleń ulega eliminacji 6259. W wypadku minus wariantów eliminacja jest szybsza.

5

Można łatwo zauważyć, że z opisanych poprzednio w dużym skrócie mechanizmów, wynikiem działania których jest powstawanie zmienności dziedzicznej, jak i jej utrwalania się w postaci zbiorów nieciągłych, mechanizmami *sensu stricto* różnicującymi, a więc zwiększającymi zmienność, są.

— na poziomie jądra: mutacje genowe i chromosomalne oraz rekombinacje;

— na poziomie organizmów: mechanizmy zwiększające obcopylność i samobezpłodność;

— na poziomie populacji: wysoki stopień panmiksji oraz wchłaniania mutantów.

Natomiast, nie mówiąc o wyraźnie już tylko stabilizującej roli procesu utraty genu, selekcja jak i związane z nią wytwarzanie się różnego rodzaju mechanizmów izolujących odgrywałoby rolę zarówno czynnika zmiennościowego, jak i zmienność ograniczającego (stabilizującego w pewnych granicach).

Kilka jeszcze słów o działaniu selekcji. Na ujmowanie sposobu jej działania wywierają wpływ skojarzenia ze znaczeniem pewnych wyrazów używanych w mowie potocznej, a z drugiej reminiscencje wciąż jeszcze silnie z minionego już okresu w nauce (w rodzaju np. walki o byt z całym antropomorficznie emocjonalnym ładunkiem tych sformułowań).

Działanie selekcji ani nie ma charakteru jednoznacznie segregującego, ani nie musi prowadzić do pełnej eliminacji tzw. ujemnych możliwości. Kilka przykładów:

a. Czysta linia homozygotyczna, w danym konkretnym wypadku pszenicy, uprawiana była przez szereg lat w kilku punktach różniących się znacznie szerokością geograficzną. Kontrola pochodzeń przeprowadzana w jednym miejscu nie stwierdziła odchyleń, selekcja nie występowała.

b. Dziesięć odmian jęczmienia (Harlan i Martini, 1910), o różnym typie zmieszanych w jednakowym stosunku, uprawiano przez szereg lat w różnych warunkach klimatyczno-glebowych. Porównywano zmiany w rozkładzie typów w populacjach następczych, w ciągu 10 lat i w każdym punkcie. Wynikiem było wzrastanie najbardziej przystosowanego do danych warunków biotypu, a ubywanie pozostałych z wyraźną tendencją do pełnej dominacji jednego typu. W sumie wystąpiło więc wyraźne zawężanie zmienności.

Przytoczony wariant odnosi się do typu selekcji segregacyjnej z pełną eliminacją wszystkich poza najlepiej zbalansowanymi (w danych warunkach) biotypami nie jest tym najczęstszym wariantem działania selekcji. Mutacje zachodzące w populacjach naturalnych (dzikich), a więc najczęściej w populacjach zbalansowanych w danym siedlisku, w ogromnym procenie będące - wariantami, mogą nie mieć, lub mieć tylko niewielkie szanse ujawniania się na poziomie fenotypów. Z czego nie należy wyciągać wniosku, iż gen zmutowany może ulec eliminacji na innej drodze niż ta, jaka wynika z utraty genu w populacjach ograniczonych. Jeżeli bowiem ujemne oddziaływanie zmutowanego genu na rozwój zygoty ujawnia się jedynie w homozygotie, to genotyp heterozygotyczny, nie różniący się w swojej wartości fenotypowej od roślin niezmutowanych, nie byłby eliminowany w procesie selekcji. Opisane zostały jeszcze inne wypadki, a mianowicie mutant homozygotyczny jest letalny, heterozygotyczne natomiast osobniki mają wprawdzie niższą odporność w stosunku do tego czynnika, który w homozygotie jest letalny, niemniej eliminacja heterozygot nie zachodzi, dlatego, iż okazuje się, że mają one zwiększoną odporność na inny czynnik, który działa również letalnie. Konkretnie chodzi tu o tzw. anemię sierpowatą u ludzi. Homozygoty, które cechuje właśnie szybki rozpad krwinek, umierają w młodym wieku. Heterozygoty mają również większe skłonności do anemii, ponieważ jednak są równocześnie mniej wrażliwe na malarię niż niemutanty — ich udział w populacji nie maleje. Przykład ten jest bardzo pouczający. Nie należy sobie wyobrażać, że selekcja działa według zbyt prostych schematów.

Od dawna genetycy przyjmowali, na co mieli szereg ładnych przykładów, iż stosunek genu do cechy nie jest stosunkiem prostej zależ-

ności. Dzisiaj wiemy, że cechy występujące na poziomie zintegrowanego organizmu są rezultatem złożonego współdziałania całego środowiska genowego.

Nosicielem informacji genetycznej jest DNA. Poprzez replikację DNA, ma miejsce przeniesienie zapisu genetycznego na następne pokolenie, z drugiej strony powielenie go w ciągu ontogenezy na wszystkie komórki somatyczne decyduje o omnipotencjalności poszczególnych komórek. Informacyjne RNA syntetyzuje się w jądrze na matrycy DNA. Stąd DNA jest nie tylko nosicielem informacji genetycznej ale i rozwoju w ontogenezie, łącznie z sekwencją przemian właściwych danemu typowi rozwojowemu.

Stabilność genotypu wymaga stabilności informacji genetycznej, a więc stabilności: replikacji DNA, syntezy m-RNA, kodowania białek, a więc i utrzymywania się specyficznej przemiany materii i właściwej sekwencji w procesach różnicowania się i wzrostu, łącznie z powstawaniem specyficznych struktur w morfogenezie. Z drugiej strony nie ulega wątpliwości, że warunkiem zmienności dziedzicznej jest możliwość powstawania „błędów” nie tylko w kodowaniu białek czy przy syntezie mRNA, ale przede wszystkim replikacja DNA — „błędów” w sensie możliwości odchylenia w matrycy.

Odchylenia te (mutacje) mogą polegać albo na zmianie zasady w danym tryplecie na inną, albo również na „wstawieniu” czy „wypadnięciu”, co w danym wypadku jest zmianą dalej idącą, gdyż pociąga za sobą zmianę sensu następnych trypletów. „Błędy” więc replikacji DNA byłyby tą podstawową przyczyną zmienności dziedzicznej, jako że rzutują one z jednej strony na mechanizm dziedziczenia, z drugiej na syntezę m-RNA: i wreszcie na skład genowy populacji.

Losowa utrata genu, jak i ograniczające zmienność działanie selekcji, są tymi czynnikami, które na poziomie populacji spełniają zadania ochronne, stabilizujące, eliminując minus warianty czy też działając ograniczająco na możliwość ich ukazywania się.

To stabilizujące działanie jest tym większe, im populacja mniejsza, selekcja ostrzejsza, a ujemne wartości mutanta — również w heterozygotcie — wyraźniejsze. Wydaje się jednak, że mechanizmy stabilizujące, zwiększające stopień determinacji zarówno w procesie przekazywania informacji podstawowej na poziomie DNA jak i w ontogenezie, działają, jak można sądzić, na różnych poziomach organizacji. A więc nie tylko na poziomie populacji, może nawet w pierwszym rzędzie nie na poziomie populacji: z czego można wyciągnąć wniosek, że nasze wrażenie czy przyzwyczajenie tradycyjne do osądu, iż selekcja przedstawia sobą główny czynnik segregujący, należałoby zmodyfikować. Nie na poziomie populacji

oznacza, iż działa ona również na poziomie replikacji, syntezy m-RNA, kodowania, wreszcie na poziomie organizmu w ramach ontogenezy.

Mała częstotliwość mutacji wskazuje, że sekwencje w obrębie DNA w małym stopniu podlegają przekształceniom pod wpływem czynników, które dla jądra są zewnętrznymi — niemniej podlegają. „Błędy” mogą powstawać również w procesie syntezy m-RNA, wreszcie przy kodowaniu białek. Otóż, po pierwsze, wydaje się, że tryplety zamykają w sobie nawet pewne „nadmiary” informacji. Stąd część błędów zostaje w skutkach swych eliminowana poprzez rekonstrukcję na innej drodze, analogicznej w swym efekcie informacyjnym. Wydaje się że ten, jakby można rzec „pluralizm”, ulega wzmocnieniu w miarę zwiększania się poziomu organizacji i różnicowania organizmu, a więc i związanej z tym rozbudowy środowiska wewnętrznego, wreszcie — stopnia homeostazji — i to zarówno, gdy ujmujemy „drogę” pod kątem ontogenezy, jak i filogenezy. Duże błędy jako dające zapis „bez sensu”, a stąd dysharmonijne, byłyby od razu eliminowane, nie mając w ogóle szans dojścia do poziomu fenotypu.

W związku z powyższym nasuwają się jeszcze dwie uwagi przemawiające za systemami ochronnymi — owymi mechanizmami działającymi na rzecz stabilizacji.

a. Sterowanie ontogenezą odbywa się również poprzez DNA — zapis byłby czymś w rodzaju pamięci z zaszyfrowaną, właściwą danej strukturze biologicznej sekwencją etapów ontogenezy, a więc i kolejnością uaktywniania się poszczególnych genów regulatorów. „Błędy” mogłyby obejmować działanie genów-regulatorów, z drugiej strony występowałyby przy syntezie m-RNA i przy kodowaniu białek. Otóż można by sądzić, że odchylenia te mogłyby być źródłem zmian w procesie ontogenezy. Tymczasem właściwy danej strukturze biologicznej model rozwoju wykazuje dużą stabilność i specyficzność, mimo że różnego typu regulatory działające w procesach inicjacji, jak i przebiegu kolejnych etapów morfogenezy czy też funkcjonalnego stawania się organizmu, nie są specyficzne. Ta stabilność skłania do sądu, iż konsekwencje wszystkich „błędów” występujących przy kodowaniu białek, uaktywnianiu się genów-regulatorów, syntezie m-RNA, są w jakiś sposób osłabiane czy też niwelowane przy przekazywaniu informacji, jak i realizowaniu jej przez następne ogniwa. Można sądzić, na co mamy już pewną liczbę dowodów doświadczalnych (np. przy indukcji kwitnienia, czy wchodzenia i wychodzenia z spoczynku), że dzieje się tak na skutek funkcjonowania alternatywnych rozwiązań.

b. Opisywane często mutacje somatyczne występują normalnie w postaci „inkluzji” komórkowej w tkankach z komórek niezmutowanych. Mutacje somatyczne, będące wynikiem błędów replikacji, najczęściej nie

ujawniają się, tj. nie wywierają wpływu, który byłby uchwytany w postaci odchylenia rozwojowych, morfologicznych lub funkcjonalnych i to właśnie chyba w wyniku działania systemów ochronnych. Można by je nazwać „integracją wewnętrzną” lub „korelacją wewnętrzną”, co naturalnie niewiele mówi o tym, czym są systemy ochronne, ani jak funkcjonują.

* * *

Z tego krótkiego przeglądu mechanizmów zmienności rozszerzających, jak i ją ograniczających, można by wyciągnąć jeszcze kilka wniosków, a mianowicie:

1. Liczba „błędów” w procesie replikacji DNA, jak i syntezy m-RNA, jest na pewno większa od stopnia koncentracji mutantów genowych, a ta większa od liczby ujawnionych mutantów na poziomie fenotypu.

2. Mechanizmy antyzmiennościowe — owe systemy ochronne — działają na wszystkich poziomach z zadaniem ochrony stałości genotypu zmniejszają szansę, ryzyko i wreszcie skalę zmienności.

3. Systemy ochronne działające jako niwelatory skutku „błędu” zyskują na sprawności i zasięgu w miarę zwiększania się poziomu organizacji, tj. w miarę zwiększania się złożoności modelu biologicznego, a więc stopnia regulacji wewnętrznej i integracji całościowej. Konsekwencją byłby wzrost autonomii rozwojowej, tj. rozszerzanie się przedziału dopuszczalnej zmienności warunków zewnętrznych, w ramach których ontogeneza wraz z procesami reprodukcyjnymi przebiega normalnie.

Tym stwierdzeniem wchodzimy już w zakres problematyki ewolucyjnej — zakładającej istnienie zmienności kierunkowej. Tym sprawom poświęciłem uwagi zamieszczone w „Kosmosie”, 1968. XVII, 6, 561-573.

Uwaga końcowa.

Nieciągła zmienność w przyrodzie byłaby wynikiem działania zarówno mechanizmów zmiennościowych jak i ochronnych.

W określonych układach może nastąpić przewaga tych pierwszych — w innych rośnie stabilizacja.

Nasuwać się może pytanie, czy w miarę wzrostu poziomu organizacji, a więc i integracji wewnętrznej, proces stabilizacji — dzięki coraz sprawniejszemu funkcjonowaniu systemów ochronnych — nie staje się w coraz większym stopniu tendencją przeważającą. Jeśli tak, to prowadziłoby to do „wygasania” ewolucji, a w każdym razie do zamierania poszczególnych odgałęzień „drzewa życia”.

Tego rodzaju hipotezy były również wysuwane. Cierpliwego czytelnika, który doczytał do końca niniejsze uwagi, chciałbym przeprosić, że w tym miejscu na razie stawiam kropkę. Do poruszonych na samym końcu spraw chciałbym ewentualnie powrócić kiedy indziej.