

# Czas geologiczny a paleontologiczne metody odtworzenia ewolucji

Jerzy Dzik  
Instytut Paleobiologii PAN

W warstwach skalnych zapisany jest przebieg ewolucji świata żywego o bardzo różnym stopniu kompletności, zależnej przede wszystkim od środowiska bytowania organizmów i podatności ich szczątków na skamienienie. Im dłuższego odcinka czasowego zapisu się domagamy, tym mniejsze szanse na jego znalezienie. Wynika to z samego sposobu powstawania skał osadowych, przy którym krótkie epizody formowania warstw rozdzielone są licznymi przerwami w sedymentacji.

Nawet w sytuacji, gdy w skałach zawarty jest pełen zapis czasu geologicznego, szanse na przechowanie w nich dokumentów ewolucji nie są wielkie. Musiałyby też bowiem przez odpowiednio długi czas trwać warunki sprzyjające powstawaniu skamieniałości, te zaś są raczej wyjątkiem, niż stanem normalnym.

Kiedy i ten warunek udaje się spełnić, przeszkodą dla badacza ewolucji stają się z reguły subtelne zmiany warunków środowiskowych, nie znajdujące odzwierciedlenia w osadzie, wystarczające jednak, by spowodować migracje gatunków i przerwać ciągłość ich bytowania w jednym miejscu.

Mimo tych piętrowych serii trudności, przykłady pełnego zapisu ewolucji są dostatecznie liczne i reprezentatywne dla różnych środowisk, by zaświadczyć o tym, że tylko te czynniki są odpowiedzialne za jego niekompletność. Zresztą, jeśliby nawet ewolucja miała nieciągły charakter, nie dałoby się tego wykazać przy pomocy zapisu kopalnego, skoro sam jest z natury przerywany.

## Założenia i metody stratofenetyki

W rzadkich sytuacjach, kiedy zapis kopalny sprzyja badaczom, sposób postępowania wydaje się intuicyjnie oczywisty. Wystarczy nanieść na diagram ze skalą czasu ilościowy opis próbek wziętych z kolejnych warstw skalnych kompletnego profilu geologicznego.

Jeśli serie próbek ukażą stopniowe przemiany anatomii organizmów o znaczącym zakresie, ewolucja ukazuje się jak na dłoni. Próbkami sąsiadujące ze sobą parami nie różnią się wówczas od siebie, ale skrajne są do siebie zupełnie niepodobne. Nic dziwnego, że ta technika badawcza w mniej lub bardziej poprawnej postaci jest w użyciu od ponad półtora wieku.

W 1979 roku została nazwana przez Philipa D. Gingericha stratofenetyką. Stratofenetyka, wbrew naturalnej nieciągłości zapisu kopalnego, pozwoliła na udokumentowanie ciągłych przemian ewolucyjnych obejmujących zakres przekształceń, który odpowiada konwencjonalnym różnicom między współwystępującymi rodzajami.

Możliwe jest też odtwarzanie tą drogą ewolucji przebiegu ontogenezy, czy behawioru.

Na pozór działania prowadzące do stratofenetycznego odtwarzania przebiegu ewolucji są oparte na metodzie wnioskowania indukcyjnego: kumulowanie informacji o właściwościach i rozprzestrzenieniu próbek prowadzi do sformułowania teorii o przebiegu ewolucji w określonym

wycinku drzewa rodowego. W rzeczywistości poprzedzone jest to złożonym rozumowaniem, choć znaczna jego część wykonywana jest w sposób rutynowy, nieuświadomiony. Metoda opiera się przecież na serii założeń mających swoje korzenie zarówno w geologii jak i biologii.

Niezbędną podstawą jest geologiczna zasada superpozycji, z której wynika, że w niezaburzonym profilu geologicznym warstwa skały osadowej znajdująca się w górze jest młodsza od tej znajdującej się w dole. Ten fundament stratygrafii w geologii i archeologii jest w istocie dedukcją z twierdzenia, iż skała, w której znajdują się szczątki kopalne, jest skamieniałym osadem. Sama idea osadzania z zawiesiny implikuje przecież to, że pierwsze warstwy pozostają na dole.

Drugie z fundamentalnych założeń paleontologii ewolucyjnej to wyprowadzone z biologii przypuszczenie, że jeśli skamieniałości w dwu warstwach sąsiadujących ze sobą w profilu geologicznym nie różnią się istotnie od siebie, to stanowią one część jednego ciągu genetycznego.

Innymi słowy, to zlokalizowane geograficznie następstwo osobników pozostających ze sobą w związku przodek-potomek. Rozumowanie to jest prostym zastosowaniem do sytuacji kopalnej założenia o związku morfologii z genami. Założenia, bez którego nie byłoby do pomyślenia genetyka, choć wiemy, że stosunek między genomem a morfologią bywa w pewnych sytuacjach trudny do odcyfrowania.

Nie są to więc założenia specyficzne dla paleontologii.

Zrozumiałe też jest, że wiarygodność tezy o identyczności morfologii i genetyki zmniejsza się nie tylko wraz z wzrastającą odległością geograficzną znalezisk (jak jest i w neontologii), lecz także wraz ze wzrastającą odległością czasową między próbkami. Im większe i bardziej informatywne podobieństwo, tym większe odległości czasoprzestrzenne jest w stanie znieść hipoteza o związku genetycznym (czyli ewolucyjnym) organizmów. Obserwacja ta pozwala na płynne przejście od sytuacji nienormalnej, jaką jest pełen zapis kopalny pozwalający na zastosowanie metody stratofenetyki, do sytuacji zwyczajnej, czyli zapisu bardzo niekompletnego.

Jednakże jest więc metodologiczne podejście do zapisu kopalnego jakiegokolwiek postaci. W każdej sytuacji, jeśli uwzględnione jest następstwo czasowe znalezisk, sposób postępowania jest ten sam. Jest to metoda chronofiletyki.

Metodologicznymi fundamentami tej metody jest formułowanie hipotez ewolucyjnych przodek-potomek (opatrzonych zatem strzałką czasu) i testowanie ich wstecz osi czasowej, czyli w drodze retrodykcji.

### Retrodykcja i testowanie hipotez o przebiegu ewolucji

Ewolucję śledzi się wstecz osi czasu, a nie przewiduje jej późniejszego przebiegu. Jest wiele powodów, dla których nie jest możliwe przewidywanie ewolucji. Powodem oczywistym i wystarczającym jest techniczna niemożność testowania takich hipotez.

Z każdego osobnika powstać może bowiem w krótkim czasie niezliczona liczba ciągów genealogicznych, a z każdego gatunku niezliczona liczba linii rozwojowych. Nawet znalezienie zapisu kopalnego sprzecznego z oczekiwaniami dotyczącymi znacznej części linii nie daje możliwości wykluczenia, że postulowany rezultat ewolucji jest mimo to prawdziwy, a jedynie nie został dotąd udokumentowany.

Szczęśliwie dla nas, tak osobnik bezpłciowego organizmu jak i gatunek biologiczny mogą mieć tylko jednego bezpośredniego przodka swojej rangi. Jakiegokolwiek odmienne interpretacje ewolucyjnego pochodzenia określonego gatunku są więc ze sobą sprzeczne.

Tylko jedna z nich może być prawdziwa. Uprawdopodobnienie jednej z hipotez to zmniejszenie wiarygodności wszystkich pozostałych. Wykazanie jej prawdziwości oznacza ostateczne obalenie pozostałych. Jest to jednak możliwe tylko pod warunkiem prowadzenia rozumowania wstecz osi

czasu, czyli drogą retrodykcji (postdykcji).

Do zobrazowania, o co chodzi, posłużyć się można przykładem niegdyś uznawanej hipotezy, że żyjąca w Afryce populacja australopiteków sprzed ponad półtora miliona lat temu, umownie klasyfikowana jako *Australopithecus robustus*, jest przodkiem dzisiejszego człowieka.

Prześledzenie naszej ewolucji wstecz po osi czasu, od dzisiejszego rozległego rozprzestrzenienia przez subtropikalne azjatycko-afrykańskie populacje określane jako *Homo erectus* do populacji afrykańskich nazywanych *Homo ergaster*, a wreszcie do *Homo habilis* wyklucza prawdziwość tej hipotezy, czyli w istocie ją falsyfikuje. Jest tak, bowiem *H. habilis* współwystępował sympatrycznie z *A. robustus*.

O ile były to izolowane genetycznie biologiczne gatunki, tylko jeden z nich mógł być naszym przodkiem. Procedura ta składała się z serii hipotez o związku przodek-potomek, każda z nich osobno wymagających testowania. Granica, do której hipotezę o takim związku wystarczy doprowadzić, to układ dwu sąsiednich czasowo populacji żyjących w tym samym rejonie, które nie różnią się od siebie anatomicznie. Wówczas osiąga się poziom pewności uwarunkowany tylko prawdziwością przyjętych na początku założeń paleontologii ewolucyjnej.

Nie jest istotne, że dowody takie rzadko udaje się przeprowadzić do końca. Nie byłoby zresztą technicznie możliwe przestudiowanie w ten sposób (czy w jakikolwiek inny) milionów potencjalnie możliwych hipotez o przebiegu ewolucji poszczególnych linii gatunkowych.

Z tego samego powodu, który czyni nierealnym oczekiwanie, że test krzyżowania zostanie przeprowadzony w odniesieniu do każdego z milionów dzisiejszych gatunków znanych jedynie na podstawie wypchanych skórek czy zasuszonych liści w zbiorach muzealnych. Ważne, że istnieje potencjalna możliwość falsyfikacji twierdzeń o przebiegu ewolucji przy użyciu bezpośrednio pozyskanych danych empirycznych. Chodzi o testowalność tego rodzaju hipotez jako ich istotną cechę.

Testowalność dotyczy hipotez opisujących stosunek przodek-potomek. Jest to rodzaj przedstawiania rezultatów ewolucji radykalnie odmienny od wszelkich metod wnioskowania opartych na pokrewieństwie w ścisłym tego słowa znaczeniu (czyli podobieństwie krwi szacowanym na podstawie morfofizjologii, bez włączania do tego czasu geologicznego).

## Chronofiletyka

Sposób formułowania hipotez o przebiegu ewolucji (filogenetycznych) ma więc fundamentalne znaczenie z punktu widzenia metodologii nauki. Zależnie od tego przebieg ewolucji może być przedmiotem badań naukowych lub jedynie nietestowalnych narracji.

Hipotezy ewolucyjne powinny mieć taką postać, by możliwe było ich testowanie przy pomocy danych empirycznych, czyli danych o zmianach anatomii w czasoprzestrzennych koordynatach wywnioskowanych ze skamieniałości.

Z tego punktu widzenia nie są istotne nazwy, ani klasyfikacja. Przecież nawet w przypadku oczywistej ciągłości następstwa próbek paleontolodzy zwykle nadają poszczególnym populacjom osobne nazwy, choć w ciągach takich nie ma zjawiska formowania gatunków, czyli specjacji. Nie o arbitralne decyzje nomenklatoryczne chodzi, lecz wnioski co do natury przemian anatomicznych, ich następstwa w czasie geologicznym i lokalizacji geograficznej.

Podstawą wnioskowań o przebiegu ewolucji w paleontologii są w każdym przypadku populacje kopalne. Nie konstrukcje teoretyczne powstałe w umysłach badaczy (czyli taksony), lecz obiektywne byty istniejące w określonych miejscach czasoprzestrzeni.

By miejsca te precyzyjnie określić, populacje powinny być reprezentowane przez próbki z możliwie wąsko geograficznie ograniczonych stanowisk kopalnych, co pozwala uniknąć mieszania populacji o różnych cechach, i z warstw skalnych osadzonych w możliwie wąskim przedziale czasu

geologicznego. Na tyle krótkim, by nie obejmował znaczących zmian ewolucyjnych. Nierzadko populacje kopalne są zresztą reprezentowane przez pojedyncze osobniki, co usuwa problemy z określeniem ich koordynat czasoprzestrzennych.

Zarówno hipoteza o istnieniu wyodrębnionej genetycznie populacji kopalnej jak hipoteza ewolucyjna przodek-potomek są więc prezentacją ewolucji pojmowanej jako proces fizyczny: populacja daje opis jego chwilowego stanu.

Z gruntu odmienną naturę metodologiczną mają wydzielenia taksonów i oszacowywanie stopnia pokrewieństwa krwi między nimi.

Same taksony są mniej lub bardziej subiektywnymi zgrupowaniami danych o gatunkach. Również ich zasięgi czasowe są subiektywnie określone i stale się zmieniają w miarę dopływu danych i zmian interpretacji (np. w wyniku definiowania cech morfologicznych).

Formułując hipotezę przodek-potomek w oparciu o jakikolwiek rodzaj zapisu kopalnego stosuje się zasady jednakże dla wszystkich organizmów. Jednym z podstawowych kryteriów wartości hipotez jest łatwość ich falsyfikacji, a ta jest paradoksalnie tym większa, im uboższy jest zapis kopalny. Wystarczy wówczas pojedyncze znalezisko, by radykalnie zmienić naświetlenie zagadnienia. Archaeopteryx, przedstawiciel grupy o do niedawna bardzo ubogim zapisie kopalnym, jest tego dobrą ilustracją.

Chronofiletyka umożliwiła identyfikację nader kompletnych serii przejść morfologicznych. Postęp badań pozwala na stopniowe łączenie ze sobą coraz większej liczby całych gromad i typów świata zwierzęcego i roślinnego.

W coraz większej liczbie serii hipotez przodek-potomek przeskoki dochodzą do poziomu konwencjonalnych różnic między rodzajami w obrębie jednej rodziny. W zasadzie nie ma w tej dziedzinie ograniczeń a priori wynikających z natury materiału paleontologicznego.

Metoda ta w równym stopniu jest stosowalna do amonitów, co żebroplawów. Odmiennie pozostają jedynie szanse na korroborację hipotez.

### Analiza cech w paleontologii

W zapisie stratofenetycznym nie ma miejsca na specjacje. Gdyby się nawet odbywały, w pojedynczych profilach geologicznych są nierozpoznawalne. Nie da się ich zidentyfikować, bo najwyraźniej nie ma związku między tempem ewolucji a rozdzielaniem się dróg ewolucji. Nie ma więc żadnego powodu do twierdzenia, że specjacja jest niezbywalnym atrybutem ewolucji. Formowanie się gatunków cechuje przecież jedynie organizmy intensywnie wymieniające informację genetyczną.

Gatunek jest ubocznym produktem ewolucyjnej inwencji płci. Co więcej, nie ma mocnych argumentów na rzecz tezy, że istnienie gatunku istotnie wpływa na charakter i tempo ewolucji. Te spośród organizmów wyższych, które wtórnie zrezygnowały z procesów płciowych, ewoluowały mimo to wcale efektywnie. Nie gorzej od swoich płciowych krewniaków.

Zagadnienie specjacji to zatem przedmiot opisu nie tyle teorii ewolucji, co teorii zjawisk płciowych i teorii ekologicznych dotyczących formowania barier reprodukcyjnych. Ewolucja nie wymaga koniecznie płci ani specjacji.

Może się odbywać po prostu w genealogicznych ciągach osobniczych - tak ewoluują prokarioty i organizmy wtórnie bezpłciowe. Często ma miejsce w ogromnych panmiktycznych populacjach nie podlegających rozdziałowi na osobne linie gatunkowe.

Gdyby nie niejednorodność środowiska, gatunków mogłoby nie być. Specjacja jest więc na gruncie paleontologii zagadnieniem podrzędnej wagi. Ani odmienności morfologii pomiędzy różnymi geograficznie populacjami nie są przecież dowodem odrębności gatunkowej, ani też ich nierozróżnialność morfologiczna nie musi oznaczać identyczności gatunkowej.

Sytuacja współwystępowania nierozpoznawalnych gatunków bliźniaczych oznacza w praktyce jedynie to, że moment pojawienia się bariery genetycznej identyfikowany bywa z pewnym opóźnieniem. Trzeba czasu, by skumulowały się i ujawniły odmienności morfologiczne między nimi.

Skutki rozbieżnej natury ewolucji, czy to w sytuacji prawie zupełnego braku horyzontalnej wymiany genów, czy tylko częściowego jej ograniczenia (specjacji) są jednak ważnym i wielu przypadkach (w szczególności organizmów dzisiejszych) niezastąpionym źródłem informacji o jej przebiegu. Założenia metod wnioskowania o przebiegu ewolucji ze zróżnicowania współwystępujących organizmów są dogłębnie odmienne od założeń pozwalających na wnioskowanie w kategoriach hipotez przodek-potomek.

By wykorzystać ten rodzaj informacji trzeba przede wszystkim przyjąć, że istnieje korespondencja pomiędzy odmiennością poszczególnych organizmów a czasem, który upłynął od rozdzielenia się dróg ich ewolucji.

Jeśli z różnic anatomicznych wyprowadzić się chce następstwo czasowe ich powstawania, procedurę należy prowadzić osobno dla danych z każdego horyzontu czasowego. W przeciwnym przypadku grozi błędne koło w rozumowaniu przez wprowadzanie do wyjściowej macierzy danych informacji odpowiadających raczej oczekiwanym skutkom rozumowania. Poza tym z morfologii mamy przecież wywnioskować następstwo czasowe, a obiektywne różnice wieku między formacjami geologicznymi już ten wymiar a priori wprowadzają.

Przy tym prostym i dość oczywistym założeniu, używając którejkolwiek z dostępnych metod analizy danych stworzyć można drzewkowaty diagram, który pokaże hierarchię rozgałęzień dróg ewolucji, które doprowadziły do stanu dzisiejszego.

Jeśli będzie to metoda porównywania zgodności cech pomiędzy organizmami (fenetyka), diagram da się wyskalować w jednostkach podobieństwa. Jeśli przeprowadzi się analizę rozprzestrzenienia cech (kladystyczną), poszczególnym węzłom diagramu przypisać można kolejne pojawianie się specyficznych innowacji ewolucyjnych (synapomorfii). To ostatnie oznacza ukorzenie diagramu, co wymaga wprowadzenia dodatkowych, bardziej szczegółowych i zwykle ryzykownych założeń. Było niegdyś przyjęte np. że tempo ewolucji całych organizmów jest zmienne, czyli że prostota anatomiczna jest z natury wyrazem pierwotności ewolucyjnej.

Pozostało założenie mniej ryzykowne, że tylko poszczególne cechy organizmów wykazują zróżnicowane tempo ewolucji. Bywają też w użyciu założenia jawnie fałszywe, jak wyłącznie dychotomiczny charakter ewolucji, czy o koncentracji zmian w momencie specjacji.

Rzecz jasna, możliwa jest ogromna liczba odmiennych dendrogramów pokrewieństw opartych na tych samych macierzach danych.

Z zasady wybiera się te z nich, które są najbardziej oszczędne, jeśli idzie o liczbę niezbędnych ewolucyjnych zmian morfofizjologii. Jest to zastosowanie fundamentu metody naukowej czyli zasady oszczędności w kreowaniu bytów (brzytwy Occama; parsymonii).

Choć ewolucja nie zawsze idzie najprostszą drogą od zasady tej nie ma ucieczki, jeśli chce się pozostać na gruncie nauki. Podobnie, jak od zasady testowalności twierdzeń naukowych. Pewną formą uwiarygodniania diagramów pokrewieństw jest porównywanie między sobą rezultatów analizy różnych zestawów cech w poszukiwaniu zgodności (kongruencji), w szczególności przez rozszerzanie macierzy danych. Nie jest to jednak testowanie w rozumieniu metody nauki, a jedynie kolejne zastosowanie zasady parsymonii.

Rzeczywiste testowanie (w szczególności falsyfikacja) wymaga takiego sformułowania teorii o kształcie ewolucji, by opisywała realnie przebiegający proces fizyczny. Wówczas możliwe jest skonfrontowanie dedukcji wynikających z zastosowania teorii z obserwacjami bezpośrednio odnoszącymi się do tego procesu. Oznacza to zatem konieczność uwzględnienia czasowego wymiaru ewolucji, czyli (jak to nazwane zostało w 1979 roku przez Nielsa Eldredge'a, w intencji ironicznie) scenariusza ewolucyjnego.

Tylko narracyjny opis ewolucji może być bezpośrednio skonfrontowany z czasowym następstwem form obserwowanym w zapisie kopalnym. To pole stykania się ze sobą obszarów badań ewolucji opartych na metodach filogenetyki (molekularnej czy morfologicznej) i chronofiletyki (bezpośrednio odwołującej się do materiału kopalnego). Jeśli drzewa rodowe przygotowywane przez badaczy organizmów dzisiejszych mają być skutecznie testowane przez paleontologów, powinny łatwo dać się przekształcać w scenariusze.

Postulat ten zbyt rzadko jest spełniany.

<http://okno-wiedzy.xorg.pl>