Architektura ciała i zmysłów jako zapis głębokiej historii Ziemi

AUTOR

Fundacja Dobre Państwo

STRESZCZENIE / ABSTRACT

Tekst analizuje masowe wymierania nie jako zwykłe zubożenie biosfery, lecz jako kluczowe operatory ewolucji, które drastycznie zmieniają hierarchię szans biologicznych. Autor omawia przejście od jakościowego katastrofizmu do ilościowej paleobiologii, przywołując prace Newella, Sepkoskiego i Raupa. Szczególną uwagę poświęcono koncepcji „Wielkiej Piątki" – pięciu najsilniejszych pików wymierania w fanerozoiku, w tym granicy kreda-paleogen. Analiza wskazuje na brak jednej uniwersalnej przyczyny tych kryzysów; od zlodowaceń i anoksji oceanicznej po wpływ roślin lądowych i wulkanizmu. Masowe wymierania działają selektywnie, promując cechy wcześniej drugorzędne, co prowadzi do całkowitej przebudowy ekosystemów i pojawienia się nowych dominujących grup organizmów.

The text analyzes mass extinctions not as a simple impoverishment of the biosphere, but as key evolutionary operators that drastically change the hierarchy of biological opportunities. The author discusses the transition from qualitative catastrophism to quantitative paleobiology, citing the works of Newell, Sepkoski, and Raup. Particular attention is paid to the concept of the 'Big Five'—the five strongest extinction peaks in the Phanerozoic, including the Cretaceous-Paleogene boundary. The analysis points to the lack of a single universal cause for these crises; ranging from glaciations and oceanic anoxia to the influence of land plants and volcanism. Mass extinctions act selectively, promoting previously secondary traits, which leads to a complete restructuring of ecosystems and the emergence of new dominant groups of organisms.

Artykuł analizuje ludzką biologię nie jako zbiór przypadkowych przystosowań, lecz jako wielowarstwowe archiwum głębokiej historii Ziemi. Autor stawia tezę, że kluczowe cechy anatomiczne i sensoryczne człowieka są wynikiem splotu zastanego dziedzictwa genetycznego oraz gwałtownych reorganizacji ekologicznych wywołanych przez

katastrofy geologiczne. Analizując mechanizm masowych wymierań, tekst pokazuje, jak globalne kryzysy – od wulkanizmu po uderzenia asteroid – „strącają królów wzgórza", zmieniając reguły selekcji i otwierając przestrzeń dla grup dotychczas marginalnych, takich jak ssaki. Na przykładzie ewolucji trichromatycznego wzroku naczelnych autor ilustruje, że innowacje biologiczne często wynikają z wtórnego wykorzystania starych struktur w nowym kontekście środowiskowym. W konsekwencji ludzkie ciało jawi się jako zapis historycznych kompromisów i eksaptacji, gdzie konkretne rozwiązania sensoryczne czy anatomiczne są utrwalonymi odpowiedziami na problemy ekologiczne sprzed milionów lat, ukształtowane przez dynamikę całej planety.

SŁOWA KLUCZOWE

masowe wymieranie | architektura ciała i zmysłów | selektywność wymierania | Wielka Piątka | granica kreda-paleogen | trichromatyzm naczelnych | kontyngencja historii | eksaptacja | radiacja ssaków | impact winter | duplikacja opsyn L/M | krajobraz adaptacyjny | niekonstruktywna selektywność | prowincja magmatyczna

Masowe wymierania jako mechanizmy przebudowy biosfery

Katastrofa jako operator ewolucji – masowe wymierania, selekcja makroewolucyjna i wymiana "królów wzgórza"

Tektonika płyt wyjaśnia, dlaczego geografia życia nieustannie się zmienia, lecz sama zmiana mapy nie oddaje pełnej dynamiki biosfery. W dziejach Ziemi występują bowiem epizody, w których zwykłe tempo zanikania gatunków zostaje gwałtownie przekroczone, a całe zespoły ekologiczne ulegają przebudowie w czasie geologicznie bardzo krótkim. Masowe wymieranie nie jest po prostu „większą liczbą zwykłych wymierań".

W najważniejszych przypadkach zmienia się zarówno intensywność eliminacji, jak i jej selektywność: cechy sprzyjające sukcesowi w stabilnym świecie mogą stracić na znaczeniu, natomiast właściwości wcześniej drugorzędne – szeroki zasięg geograficzny, tolerancja środowiskowa, niewielkie rozmiary ciała, określony sposób odżywiania albo zdolność korzystania z

zasobów detrytusowych – mogą nagle decydować o przeżyciu. Właśnie dlatego masowe wymierania należy traktować nie tylko jako epizody zubożenia biosfery, lecz jako procesy zdolne przestawiać hierarchię szans ewolucyjnych całych kladów. Autor książki prowadzi tę problematykę od Cuviera i stratygrafii ku Normanowi Newellowi, Alvarezom, Sepkoskiemu i Jablonskiemu, akcentując przejście od jakościowego rozpoznawania „utraconych światów" do ilościowego badania tempa wymierania. Wymaga jednak korekty historycznej pewna zbyt prosta opozycja między „katastrofizmem" a „gradualizmem". Charles Lyell rzeczywiście programowo przeciwstawiał się dawnemu katastrofizmowi, zakładającemu wyjątkowe i często nieweryfikowalne kataklizmy, ale jego uniformitaryzm nie oznaczał twierdzenia, że szybkość wszystkich procesów geologicznych jest zawsze jednakowa. Darwin również nie negował istnienia wymierań ani gwałtownych wydarzeń; uważał przede wszystkim, że nieciągłości zapisu kopalnego mogą wyolbrzymiać pozorną nagłość zmian. Współczesna geologia nie „wróciła" więc po prostu do Cuviera przeciw Lyellowi, lecz zsyntetyzowała procesy ciągłe i epizody katastroficzne w jeden historyczny model Ziemi.

Norman Newell odegrał w tej transformacji istotną rolę, traktując wymierania jako zjawiska możliwe do porównywania ilościowego w dużej skali stratygraficznej. Autor książki przedstawia jego badania jako dowód na globalnie jednoczesne zanikanie całych zespołów faun, przekraczające tempo wymierania tła. Nie można tu mówić o idealnej „jednoczesności" wszystkich warstw w skali całej planety, gdyż rozdzielczość stratygraficzna i tempo reakcji ekosystemów różnią się między środowiskami. Niemniej Newell przesunął uwagę z pojedynczych lokalnych luk ku globalnym wzorcom wymierania i odbudowy, przygotowując grunt dla paleobiologii ilościowej. Ta zmiana metodologiczna osiągnęła szczególną dojrzałość w pracach Jacka Sepkoskiego oraz Davida Raupa. Autor książki podkreśla gigantyczny wysiłek Sepkoskiego, polegający na zestawianiu pierwszych i ostatnich pojawień tysięcy morskich taksonów i budowie cyfrowych kompendiów paleontologicznych.

Należy jednak doprecyzować autorstwo pojęcia „Wielkiej Piątki". To analizy Raupa i Sepkoskiego, szczególnie praca z 1982 roku, wykazały pięć wyjątkowo silnych pików wymierania w fanerozoicznym zapisie morskich rodzin. Późniejsza literatura utrwaliła dla nich nazwę **Big Five**: późny ordowik, późny dewon, koniec permu, koniec triasu oraz granica kreda-paleogen. Sam termin „Wielka Piątka" należy traktować jako użyteczną klasyfikację, a nie prawo natury wyznaczające pięć i tylko pięć jakościowo odmiennych zdarzeń. Intensywność wymierania tworzy bardziej ciągłe spektrum, którego interpretacja zależy od rozdzielczości czasowej, poziomu taksonomicznego, jakości próbkowania oraz sposobu korygowania nierówności zapisu kopalnego.

Granica między dużym kryzysem biotycznym a „masowym wymieraniem" nie jest ontologicznym murem. Pięć klasycznych wydarzeń wyróżnia się jednak skalą oraz długoterminowym wpływem na

strukturę biosfery. Porównanie tych epizodów pokazuje, że nie istnieje jedna uniwersalna przyczyna masowych wymierań. Kryzys późnoordowicki około 444 mln lat temu był silnie związany z krótkim epizodem zlodowacenia, spadkiem poziomu morza i późniejszą reorganizacją oceanów; rozpoznaje się w nim co najmniej dwa główne impulsy wymierania. Późnodewoński kryzys około 372 mln lat temu również nie był jednym momentem zagłady, lecz zespołem epizodów, wśród których szczególnie ważne były zdarzenia Kellwasser. Współczesne modele łączą je z rozległą anoksją oceaniczną, zaburzeniami obiegu składników odżywczych, zmianami klimatu, ewolucją roślin lądowych oraz możliwym udziałem wulkanizmu. Modelowanie opublikowane w ostatnich latach wskazuje, że zwiększony dopływ fosforu z przekształcanych przez rośliny krajobrazów mógł przyczyniać się do eutrofizacji i odtlenienia mórz, przy czym sam kryzys prawdopodobnie miał charakter wieloczynnikowy.

Największym znanym kryzysem fanerozoiku pozostaje wymieranie permsko-triasowe około 252 mln lat temu. Autor książki podaje tradycyjnie bardzo wysokie szacunki strat i wiąże to wydarzenie z trapami syberyjskimi. Współczesne rekonstrukcje mówią o około 81–94% wymarłych gatunków morskich oraz ogromnym kryzysie ekosystemów lądowych.

Geologiczne i kosmiczne mechanizmy masowych wymierań

Głównym czynnikiem inicjującym była aktywność wielkiej prowincji magmatycznej trapów syberyjskich, jednak zabójczy mechanizm nie polegał na prostym "zalaniu świata lawą". Emisje CO_2, SO_2, halogenów i innych związków, w połączeniu z kontaktem magmy z bogatymi w substancje lotne osadami, wywołały kaskadę globalnego ocieplenia, zakwaszenia oceanów, deoksygenacji oraz zaburzeń obiegu składników odżywczych, a także kwaśnych opadów i prawdopodobnych perturbacji warstwy ozonowej.

Współczesne analizy podkreślają, że szczegółowy układ tych mechanizmów oraz różnice w reakcjach środowisk morskich i lądowych pozostają przedmiotem intensywnych badań. Szczególnie pouczające jest wymieranie na granicy triasu i jury sprzed około 201,5 mln lat, gdyż łączy ono kwestię ryftowania Pangei z problemem kryzysu biologicznego. Autor książki upraszcza tę relację, twierdząc, że wymieranie "wywołał rozpad Pangei". Precyzyjniej jest jednak stwierdzić, że procesowi ryftowania towarzyszyła gigantyczna aktywność Central Atlantic Magmatic Province (CAMP). Emisje i intruzje magmatyczne zaburzały cykl węglowy i klimat, a geochemiczne sygnatury wulkanizmu pojawiają się w bezpośrednim sąsiedztwie interwału wymierania. Badania wskazują również, że istotna odbudowa części ekosystemów nastąpiła dopiero po wygaśnięciu

głównych impulsów aktywności CAMP. Przyczyna geologiczna jest zatem powiązana z rozpadem Pangei, lecz realizuje się poprzez konkretny mechanizm wielkoprowincjonalnego magmatyzmu i jego następstwa atmosferyczno-oceaniczne.

Najbardziej spektakularny przypadek – granica kreda-paleogen sprzed około 66 mln lat – ma odmienny charakter, gdyż główny impuls przyszedł spoza Ziemi. Autor książki rekonstruuje historię Waltera i Luisa Alvarezów, anomalię irydową w Gubbio oraz hipotezę zderzenia wielkiego ciała pozaziemskiego. Jest to jeden z najważniejszych przykładów interdyscyplinarnej inferencji w dziejach nauk o Ziemi.

Iryd, rzadki w skorupie kontynentalnej z powodu wcześniejszego różnicowania planety, lecz obfitszy w niektórych meteorytach, wystąpił w warstwie granicznej w anomalnie wysokim stężeniu. Później odnaleziono kolejne sygnatury impaktu: sferule, kwarc szokowy, globalne ejecta i wreszcie strukturę Chicxulub na Jukatanie. Obecnie konsensus jest wyjątkowo silny: zderzenie asteroidy o średnicy około 10–15 km, która utworzyła krater Chicxulub o szerokości około 180–200 km, było główną przyczyną wymierania K-Pg, w wyniku którego zniknęło około 75% gatunków, w tym wszystkie nieptasie dinozaury.

Konwergencja dowodów i mechanizmy wymierania K-Pg

W tym przypadku warto skorygować określenie anomalii irydowej jako samodzielnego, "niepodważalnego dowodu". To nie pojedynczy pik irydu rozstrzygnął sprawę, lecz konwergencja wielu niezależnych linii dowodowych: geochemicznych, mineralogicznych, stratygraficznych, geofizycznych i kraterowych. Również mechanizm samej śmiertelności wymaga większej precyzji niż popularna opowieść o "chmurze pyłu blokującej Słońce". Impakt wyrzucił do atmosfery i stratosfery ogromne ilości pyłu, siarki i sadzy, co radykalnie ograniczyło dopływ promieniowania słonecznego i wywołało gwałtowne ochłodzenie powierzchni. Załamanie fotosyntezy uderzyło w lądowe i morskie sieci troficzne. Współczesne przeglądy uznają **impact winter** za centralny mechanizm katastrofy, choć dokładny udział siarki, pyłu i sadzy oraz czas trwania poszczególnych faz chłodzenia są wciąż doprecyzowywane. Badanie z 2025 roku oszacowało emisję siarki znacznie niżej niż niektóre wcześniejsze modele; sugeruje to łagodniejszy komponent chłodzenia siarkowego, ale nie podważa roli samego impaktu jako głównego czynnika wymierania.

Należy również zachować ostrożność wobec rozpowszechnionego twierdzenia o "globalnym podpaleniu wszystkich lasów". Istnieją dowody na intensywne pożary regionalne i rozległy

transport sadzy, lecz skala globalnego zapłonu termicznego pozostaje bardziej dyskusyjna niż sam fakt impaktu. Nauka o K-Pg jest dobrym przykładem dojrzewania teorii: główna przyczyna została mocno ustalona, natomiast szczegółowy udział poszczególnych mechanizmów zabójczych wciąż może podlegać korektom. Równolegle zachodził drugi wielki proces – wulkanizm trapów dekańskich. Przez lata debatowano, czy to on, a nie impakt, odpowiadał za wymieranie. Obecnie dominuje pogląd, że to Chicxulub był bezpośrednim i głównym sprawcą nagłej katastrofy K-Pg, przy jednoczesnym uznaniu wpływu wcześniejszego i późniejszego wulkanizmu dekańskiego na klimat oraz kondycję ekosystemów.

To istotny przykład, gdyż rzeczywista historia rzadko wymusza wybór między "jedną przyczyną A" a "jedną przyczyną B". Możliwe, że układ był już perturbowany przez jeden proces, a drugi nadał kryzysowi ostateczną skalę. Paleontologia masowych wymierań zmieniła się jednak najbardziej nie wtedy, gdy rozpoznano ich przyczyny, lecz kiedy zaczęto pytać, kto ginie i dlaczego. Właśnie tutaj prace Davida Jablonskiego mają znaczenie teoretyczne wykraczające daleko poza jeden kryzys. Jego badania mięczaków kredowo-paleogeńskich wskazują, że podczas katastrofy rozległy zasięg geograficzny może być ważniejszy dla przeżycia niż cechy przynoszące przewagę w warunkach zwykłego funkcjonowania ekosystemu. Zasadniczy wniosek jest mocny, lecz autor tekstu zbyt radykalnie formułuje kontrast, pisząc, że podczas wymierania "cała wyrafinowana machina adaptacyjna przestaje mieć jakiekolwiek znaczenie". Jablonski proponował coś subtelniejszego.

Masowe wymierania zmieniają reguły selekcji i otwierają przestrzeń ekologiczną

Masowe wymierania potrafią zmienić reżim selektywności. Cechy, które gwarantowały sukces w warunkach stabilnych, tracą moc prognostyczną, a kluczowe stają się właściwości działające na poziomie gatunków lub całych kladów. Szczególnie powtarzalnym predyktorem przeżycia okazuje się szeroki zasięg geograficzny kladu. Jablonski określał taką sytuację mianem "niekonstruktywnej selektywności": przeżycie nie jest czystym losem, ale nie faworyzujekoniecznie tych samych cech, które wcześniej budowały lokalną przewagę ekologiczną. Rozróżnienie to jest kluczowe dla teorii ewolucji. W klasycznym ujęciu mikroewolucyjnym selekcja działa na różnice między osobnikami w populacjach; w skali masowego wymierania decydujące mogą się stać własności emergentne wyższych poziomów. Zasięg geograficzny rodzaju nie jest bowiem prostą średnią zasięgu tworzących go gatunków, lecz właściwością kladu wynikającą z jego historii specjacji, dyspersji i rozmieszczenia. Jablonski wykazywał, że właśnie taka cecha mogła zwiększać prawdopodobieństwo

przetrwania granicy K-Pg, niezależnie od cech organizmów składowych. Nie oznacza to jednak, że im szerzej rozmieszczony gatunek, tym zawsze bezpieczniejszy – typ katastrofy ma znaczenie.

Kryzys oceanicznej anoksji wybiera inaczej niż uderzenie asteroidy; gwałtowne ochłodzenie inaczej niż hipertermia, a zakwaszenie oceanu uderza szczególnie w organizmy zależne od określonych mechanizmów biomineralizacji. Selektywność wymierania jest więc interakcją właściwości organizmu i natury zaburzenia. Nie istnieje uniwersalna "cecha przetrwania" skuteczna we wszystkich katastrofach, co czyni szczególnie interesującym porównanie biot lądowych i słodkowodnych po Chicxulubie.

Ekosystemy silnie zależne od bieżącej fotosyntezy były wyjątkowo wrażliwe na nagłe ograniczenie światła. Systemy słodkowodne, oparte w większym stopniu na detrytusie, mogły przetrwać lepiej, gdyż magazynowana wcześniej materia organiczna podtrzymywała sieci pokarmowe nawet przy krótkotrwałym załamaniu pierwotnej produkcji. Badania nad selektywnością K-Pg wskazują właśnie na relatywnie wysoką przeżywalność części słodkowodnych zespołów w porównaniu z lądowymi. Katastrofa nie niszczy zatem "najgorzej przystosowanych" w zwyczajnym sensie, lecz szczególnie te układy, których architektura funkcjonalna jest najbardziej zależna od zasobu właśnie usuniętego. W tym miejscu Jablonski wprowadza obrazową zasadę "Króla Góry". Dominująca grupa zajmuje ekologiczny szczyt i ogranicza ekspansję konkurentów; katastrofa "strąca króla", otwierając nisze dla grup dotychczas marginalnych.

Metafora ta jest użyteczna, o ile potraktujemy ją jako heurystykę, a nie formalne prawo makroewolucji. Ekosystemy nie posiadają jednego tronu, a dominujące klady nie blokują wszystkich alternatywnych linii w sposób przypominający szkolnego osiłka. Różnorodność ekologiczna jest wielowymiarowa; nisze nakładają się częściowo, a konkurencja nie jest jedyną siłą ograniczającą dywersyfikację. Silniejsza wersja tezy brzmi inaczej: kiedy masowe wymieranie usuwa dużą część dotychczasowej bioty, maleje konkurencja i drapieżnictwo, zmienia się dostępność zasobów, opróżniają się nisze funkcjonalne, a ocalałe linie mogą wejść na trajektorie radiacji, które przed katastrofą były ekologicznie niedostępne. Ekstynkcja przebudowuje zatem nie tylko liczbę gatunków, ale także strukturę przestrzeni ekologicznej. Niezwykle ważna jest tu poprawka do tezy Jablonskiego, jakoby "wymieranie było warunkiem koniecznym innowacji". Jest to stwierdzenie zbyt mocne.

Innowacje ewolucyjne powstają również bez masowych wymierań, a wiele kluczowych cech biologicznych wyewoluowało długo przed katastrofą, która później umożliwiła ich szerokie wykorzystanie. Masowe wymieranie może stać się warunkiem ekspansji pewnej innowacji, ale nie musi być warunkiem jej powstania.

Rozdział pochodzenia innowacji od ekologicznej ekspansji

Ssaki stanowią tu klasyczny przykład. Ich linia nie pojawiła się nagle po zagładzie dinozaurów; ssaki i ich bliscy krewni istnieli przez większą część mezozoiku, wykazując już przed K-Pg znaczne zróżnicowanie ekologiczne. Obejmowali formy nadrzewne, kopiące, pływające i szybujące, stosując różnorodne strategie pokarmowe. Również fundamenty ssaczej anatomii – zróżnicowane uzębienie, charakterystyczny staw żuchwowy, trzy kosteczki ucha środkowego, włosy, laktacja czy endotermia – mają głęboką historię przedkredową. Autor książki słusznie podkreśla tę antecedencję, wskazując na innowacje anatomiczne wczesnych ssaków, które istniały na długo przed ich późniejszą ekspansją.

Wymieranie K-Pg zmieniło natomiast strukturę ekologicznej konkurencji. Po zniknięciu nieptasich dinozaurów i licznych innych grup, w paleogenie nastąpiła silna radiacja ssaków, objawiająca się wzrostem różnorodności, rozmiarów ciała oraz sposobów odżywiania. Najnowsze badania wciąż dokumentują intensywne paleogeńskie przetasowania ssaczych faun i regionalne radiacje, które nastąpiły po „wyczyszczeniu" wielu nisz przez K-Pg. Nie wszystkie współczesne linie ssaków musiały jednak powstać dopiero wtedy. Analizy filogenetyczne sugerują, że część głębokich rozgałęzień łożyskowców może sięgać kredy, a tempo dywersyfikacji niektórych dzisiejszych kladów ma historię bardziej złożoną niż prosty „wybuch" tuż po impakcie. Mamy zatem do czynienia z dwoma różnymi zjawiskami, które należy rozdzielić: pochodzeniem innowacji oraz ekologiczną ekspansją jej nosicieli.

Wczesny ssak mógł posiadać wyspecjalizowane zęby, zaawansowane ucho i wysoki metabolizm, a mimo to przez miliony lat pozostawać marginalnym elementem mezozoicznych ekosystemów. Po K-Pg te same odziedziczone struktury mogły zostać wykorzystane w zupełnie nowych kombinacjach rozmiaru, diety i lokomocji. W ten sposób katastrofa działa jak operator zmieniający wartość istniejących cech. Nie musi niczego „wynajdywać" – zmienia jedynie układ, w którym cechy są oceniane przez dobór. Mechanizm ten można opisać językiem teorii krajobrazu adaptacyjnego. Przed katastrofą populacja porusza się w przestrzeni możliwości, gdzie określone kombinacje cech zapewniają wyższe lub niższe dostosowanie. Katastrofa może gwałtownie przeobrazić sam krajobraz: dotychczasowy szczyt fitness znika, a wcześniej peryferyjne strategie stają się korzystne. Nie chodzi więc wyłącznie o to, że organizmy „spadają ze szczytu". Zmienia się topografia funkcjonalna całego środowiska. W tym ujęciu masowe wymieranie jest szczególnie silnym testem tezy o kontyngencji historii.

Gdyby asteroida Chicxulub ominęła Ziemię, nie oznaczałoby to automatycznie, że nieptasie dinozaury dominowałyby do dziś, lecz trajektoria kenozoicznej biosfery prawdopodobnie byłaby zasadniczo inna. Nie wiemy, czy naczelne, homininy i Homo sapiens pojawiliby się w alternatywnym świecie. Stwierdzenie, że „gdyby nie asteroida, nie byłoby człowieka", jest kontrfaktycznie nieweryfikowalne i zbyt kategoryczne. Można jednak sformułować tezę naukowo silniejszą: obecna historia ssaków, w tym nasza własna genealogia, rozwinęła się w biosferze gruntownie przebudowanej przez K-Pg, a usunięcie dominujących mezozoicznych zespołów zmieniło warunki dalszej dywersyfikacji. To rozróżnienie jest centralne dla problemu przypadku. Katastrofa nie jest „czystym przypadkiem" w sensie braku prawidłowości jej fizycznych skutków. Energia zderzenia, skład skał celu, aerozole atmosferyczne, ochłodzenie i załamanie produktywności podlegają prawom fizyki. Przypadkowe historycznie jest natomiast to, że konkretny impaktor przeciął orbitę Ziemi właśnie w czasie, gdy biosfera miała określoną strukturę. Kontyngencja działa więc na poziomie spotkania niezależnych procesów, a nie jako przeciwieństwo przyczynowości. Podobnie wulkanizm trapów syberyjskich nie był „losowym cudem" geologicznym – wynikał z dynamiki wnętrza Ziemi i budowy litosfery.

Katastrofa nie tworzy cech, lecz zmienia ich wartość

Dla organizmów permskich katastrofa była zewnętrznym zaburzeniem, którego nie mogły przewidzieć ani „wyewoluować w odpowiedzi" przed jego wystąpieniem. Ich przetrwanie zależało od cech powstałych wcześniej, w zupełnie innych kontekstach. Ewolucja korzysta zatem z repertuaru zastanego przez historię, a katastrofa testuje go według nowych kryteriów. To właśnie tutaj pojęcie eksaptacji spotyka się z masowym wymieraniem: cecha wykształcona w jednym środowisku może przypadkowo zwiększyć szanse na przeżycie w nowym. Niewielki rozmiar ciała, będący efektem wcześniejszej historii ekologicznej, podczas kryzysu pozwala zmniejszyć zapotrzebowanie energetyczne. Zdolność kopania nor mogła służyć ochronie przed temperaturą lub drapieżnikami, a w czasie katastrofy łagodzi ekspozycję na krótkotrwałe skrajności. Podobnie ogólna dieta, choć mniej wydajna niż wysoka specjalizacja w stabilnym środowisku, podczas załamania sieci pokarmowej staje się kluczową zaletą.

Katastrofa nie tworzy tych cech; ona zmienia ich wartość. Nie oznacza to jednak, że po wymieraniu życie automatycznie „odbija" w prostym wzroście różnorodności. Odbudowa może trwać miliony lat, a pierwsze ekosystemy po kryzysie są często uproszczone i zdominowane przez taksony oportunistyczne. Wymieranie permsko-triasowe szczególnie dobrze obrazuje, że przetrwanie i pełna odbudowa funkcjonalnej złożoności to dwie różne kwestie. Niektóre linie przechodzą przez granicę kryzysu, lecz później pozostają tak zwanymi dead clade walking – kladami, które formalnie

przetrwały, ale tracą zdolność długoterminowej dywersyfikacji i w niedługiej skali geologicznej znikają. Badania Jablonskiego podkreślają, że selekcja podczas samego wymierania oraz selekcja w fazie odbudowy mogą działać według odmiennych reguł. Prowadzi to do głębszego wniosku: efekt masowego wymierania nie sprowadza się wyłącznie do tego, kto ginie. Równie ważne jest to, kto po katastrofie potrafi wykorzystać pustą przestrzeń ekologiczną. Przetrwanie jest warunkiem koniecznym radiacji, lecz niewystarczającym; niezbędna jest zdolność specjacji, innowacji funkcjonalnej, ekspansji geograficznej i wejścia w nowe sieci interakcji. Destrukcja i kreatywność biologiczna są zatem asymetryczne.

Katastrofa może w ciągu tysięcy lub dziesiątek tysięcy lat usunąć struktury budowane przez dziesiątki milionów lat, podczas gdy odbudowa złożoności ekologicznej wymaga długiej historii. Wymieranie jest szybkie; innowacja i stabilizacja zazwyczaj wolniejsze. Ta asymetria ma znaczenie także dla współczesnej ochrony różnorodności biologicznej: z faktu, że życie jako całość przeżywało wcześniejsze kryzysy, nie wynika, iż utrata dzisiejszych ekosystemów jest biologicznie „odwracalna” w ludzkiej skali czasu. Historia masowych wymierań obnaża również ograniczenia teleologicznego myślenia o ewolucji. Nie ma gwarancji, że lepiej wyspecjalizowany, bardziej inteligentny, silniejszy czy energetycznie wydajniejszy organizm przetrwa globalny kryzys. Sukces jest zawsze relacją między cechą a środowiskiem. Gdy środowisko gwałtownie zmienia reguły, dawna przewaga może stać się obciążeniem. To właśnie w masowych wymieraniach najwyraźniej widać, że ewolucja nie jest turniejem prowadzącym ku absolutnie "najlepszemu" organizmowi. Metafora „Króla Góry” zachowuje wartość, jeśli pozbawi się ją prostego triumfalizmu. Król nie zostaje zdetronizowany dlatego, że ukryty pretendent był od początku „bardziej zaawansowany”. Może zginąć dlatego, że zmieniła się sama góra.

Anatomia jako archiwum przetrwania i relacyjna natura wzroku

Pretendent odnosi sukces nie dlatego, że historia zawsze ku niemu zmierzała, lecz dzięki zestawowi cech wystarczającemu do przetrwania i wykorzystania nowej konfiguracji ekologicznej. Człowiek jest dalekim beneficjentem takich reorganizacji, a nie ich celem. Nasza linia odziedziczyła aparat ssaczy rozwijany długo przed K-Pg, później ewoluowała w kenozoicznej biosferze powstałej po katastrofie, a następnie została ukształtowana przez kolejne przemiany klimatu, geografii i roślinności. Anatomia człowieka jest zatem archiwum katastrof nie dlatego, że każdy ząb czy kosteczka słuchowa „powstały dzięki asteroidzie”, lecz ponieważ struktury te zostały zachowane i modyfikowane w linii, której późniejsza ekspansja przebiegała w świecie gruntownie

przekształconym przez wymieranie. Rozróżnienie pomiędzy **powstaniem cechy, jej przetrwaniem oraz późniejszym sukcesem jej nosicieli** stanowi jedną z najważniejszych reguł interpretacyjnych głębokiej historii. Po katastrofach pozostaje jednak pytanie bardziej subtelne: w jaki sposób narządy współczesnego człowieka przechowują pamięć konkretnych środowisk, w których działał dobór?

Jednym z najbardziej czytelnych przykładów jest wzrok naczelnych. Geny opsyn, duplikacje na chromosomie X, trichromatyzm małp wąskonosych oraz spór między hipotezą owocową a hipotezą młodych liści pozwalają przejść od wielkoskalowej historii klimatu i wymierań do precyzyjnej molekularnej historii jednego zmysłu. Należy zatem zapytać, **co naprawdę znaczy twierdzenie, że oko pamięta dawny las** – i gdzie kończy się rzetelna ewolucyjna rekonstrukcja, a zaczyna zbyt elegancki łańcuch Himalaje-klimat-roślinność-opsyna.

O ile masowe wymierania pokazują, że historia może gwałtownie zmieniać wartość istniejących cech, o tyle ewolucja wzroku pozwala zejść na drugi kraniec skali – do pojedynczych aminokwasów w białku fotoreceptorowym i sposobu, w jaki niewielka zmiana molekularna przekształca relację organizmu ze środowiskiem. Oko jest pod tym względem wyjątkowo wdzięcznym obiektem analizy, gdyż łączy fizykę promieniowania, chemię chromoforu, biologię błony komórkowej, neurofizjologię siatkówki, genetykę duplikacji, ekologię żerowania oraz historię klimatu i roślinności.

Jednocześnie jest to przykład niebezpieczny metodologicznie. Właśnie dlatego, że poszczególne ogniwa układają się w przekonującą narrację, łatwo zbudować nadmiernie elegancki łańcuch przyczynowy od wypiętrzenia Himalajów do ludzkiego widzenia czerwieni i zieleni. Autor książki formułuje taki związek wyjątkowo mocno, przedstawiając zmiany klimatyczno-roślinne jako bezpośrednią przyczynę ewolucyjnej przebudowy aparatu wzrokowego.

Wartość naukowa tego tropu nie polega jednak na jego dosłownym przyjęciu, lecz na rozłożeniu go na mechanizmy, których siłę dowodową można oceniać oddzielnie. Najpierw trzeba porzucić intuicję, że oko działa jak aparat fotograficzny, a kolor jest własnością przedmiotu prostą do zarejestrowania przez odpowiedni receptor. Fotoreceptor nie „widzi czerwieni” ani „zieleni”. Rejestruje prawdopodobieństwo absorpcji fotonów zależne od widma padającego światła, właściwości reflektancyjnych powierzchni oraz charakterystyki absorpcyjnej pigmentu wzrokowego. Dopiero porównanie sygnałów z różnych klas czopków umożliwia układowi nerwowemu skonstruowanie wymiarów barwnych. Barwa jest zatem relacyjną własnością percepcyjną: powstaje w interakcji widma światła, obiektu, receptorów i neuronalnych mechanizmów porównawczych.

Określenia „opsyna niebieska”, „zielona” i „czerwona” są więc użytecznymi skrótami dydaktycznymi, lecz nieprecyzyjnym opisem fizjologii. Autor książki trafnie identyfikuje trzy klasy pigmentów czopkowych u katarrinów, przybliżając maksima czułości w zakresach krótkich, średnich i długich fal. Lepszy język naukowy mówi jednak o czopkach S, M i L – **short-, medium- oraz long-wavelength sensitive**. Ich charakterystyki spektralne są szerokie i silnie się nakładają.

Biologiczna kompresja widma jako zapis ewolucyjny

Foton o długości fali 550 nm nie należy biologicznie do kategorii „zielonej” czy „czerwonej”; może zostać pochłonięty zarówno przez pigment M, jak i L, choć z różnym prawdopodobieństwem. Informację barwną dostarcza stosunek aktywacji receptorów, a nie pojedynczy receptor przypisany do konkretnej etykiety językowej. Na poziomie molekularnym fotorecepcja rozpoczyna się od kompleksu opsyny z retinalem, pochodną witaminy A. W ciemności chromofor występuje zasadniczo w konfiguracji 11-cis. Absorpcja fotonu powoduje jego izomeryzację do formy all-trans, co zmienia konformację opsyny i uruchamia kaskadę białka G – transducyny. Aktywacja fosfodiesterazy PDE6 obniża stężenie cGMP, co prowadzi do zamknięcia kanałów kationowych zależnych od cyklicznego nukleotydu i hiperpolaryzacji fotoreceptora. To ciekawa osobliwość układu wzrokowego: światło nie depolaryzuje klasycznego neuronu receptorowego, lecz poprzez hiperpolaryzację błony zmniejsza uwalnianie neuroprzekaźnika. Autor książki słusznie wskazuje na retinal i zmianę konformacji po pochłonięciu kwantu, jednak skraca cały proces do „wyzwolenia impulsu elektrycznego”. W rzeczywistości informacja zostaje przetworzona przez złożoną sieć komórek dwubiegunowych, poziomych, amakrynowych i zwojowych, zanim opuści siatkówkę nerwem wzrokowym. Już na tym etapie widać, że układ nerwowy nie przesyła do mózgu fotograficznej kopii świata.

Koduje on kontrasty. W przypadku widzenia barwnego kluczowe są kanały antagonistyczne, które porównują aktywność czopków L i M oraz sygnał S z kombinacją sygnałów L i M. Klasycznie mówi się o osi czerwono-zielonej oraz niebiesko-żółtej, lecz te nazwy są jedynie psychofizycznymi skrótami. Istotne jest to, że kolor zostaje zakodowany jako różnica aktywności receptorów, a nie bezwzględna intensywność pojedynczego sygnału. Dodatkowo kanał luminancji, zasilany głównie sumą sygnałów L i M, niesie informację o jasności i kontraście przestrzennym. Zwiększenie liczby typów czopków nie oznacza więc po prostu „widzenia większej liczby kolorów”, lecz uzyskanie dodatkowego wymiaru porównywania widm. To rozróżnienie ma również konsekwencję epistemologiczną. Spektrum promieniowania jest wielowymiarowe, podczas gdy siatkówka próbuje je odtworzyć na podstawie zaledwie kilku klas receptorów. Wiele odmiennych rozkładów

spektralnych może zatem wywoływać identyczne pobudzenie czopków i być postrzeganych jako ten sam kolor – jest to zjawisko metameryzmu.

Człowiek nie otrzymuje pełnej fizycznej informacji o widmie świata, lecz jego biologicznie skompresowaną reprezentację, ukształtowaną przez historię ewolucyjną receptorów i sieci nerwowych. Ta historia jest znacznie starsza niż naczelne. Przodkowie kręgowców posiadali bogatszy repertuar pigmentów czopkowych niż większość współczesnych ssaków, jednak linie prowadzące do wczesnych ssaków przeszły prawdopodobnie przez długi okres silnej aktywności nocnej, określany hipotezą nocturnal bottleneck. W tej fazie znaczenie widzenia przy słabym świetle wzrosło, natomiast część wcześniejszej różnorodności czopków została utracona.

W genomach ssaków brak dwóch klas opsyn czopkowych zachowanych u wielu ptaków, gadów i ryb – RH2 i SWS2 – co stanowi jeden z molekularnych śladów tej historii. Nie należy jednak przedstawiać „nocnego wąskiego gardła" jako pojedynczego, udowodnionego wydarzenia, w którym wszystkie ssaki jednocześnie schroniły się przed dinozaurami w noc. Jest to model rekonstruowany na podstawie anatomii, genomów, chronobiologii i ekologii kopalnych ssakokształtnych. Istnieje silne poparcie dla dominującej nocności znacznej części mezozoicznych linii ssaczych, lecz dokładny czas, głębokość i jednolitość tego etapu pozostają przedmiotem dyskusji.

Trichromatyzm jako wynik duplikacji i wtórnego wykorzystania

Nauka może z pewnością mówić o odziedziczonych konsekwencjach redukcji repertuaru fotopigmentów, lecz ostrożniej już o jednej konkretnej presji, która ją spowodowała. Ewolucja naczelnych nie przebiegała więc poprzez doskonalenie od początku bogatego systemu barwnego, lecz częściowo przez wtórne wykorzystanie i rozbudowę układu, który wcześniej został uproszczony. Jest to istotna korekta intuicji o linearnym „postępie". Przodek kręgowców posiadał pewne możliwości, przodek ssaków część z nich utracił, a konkretne linie naczelnych później ponownie zwiększyły rozdzielczość widzenia barwnego, korzystając z innej drogi genetycznej. Ewolucja nie tworzy drabiny; tworzy historię strat, duplikacji, modyfikacji i wtórnego użycia.

U antropoidów szczególne znaczenie miał aparat wysokiej ostrości wzrokowej: oczy skierowane ku przodowi, znaczne nakładanie się pól widzenia, duży udział kory w analizie sygnału oraz wyspecjalizowana centralna część siatkówki z dużym zagęszczeniem czopków. Nie należy jednak wyprowadzać tych cech wyłącznie z trichromatyzmu. Widzenie stereoskopowe, precyzyjna koordynacja wzrokowo-ruchowa, poruszanie się w złożonym środowisku nadrzewnym, ocena

odległości, wykrywanie drapieżników i identyfikacja pokarmu tworzyły zestaw nakładających się presji. Trichromatyzm został dobudowany do już wysoko rozwiniętego systemu wzrokowego naczelnych, a nie odwrotnie. Genetyczna podstawa rutynowego trichromatyzmu małp Starego Świata, człekokształtnych i człowieka stanowi klasyczny przykład znaczenia duplikacji genu w ewolucji. U katarrinów gen krótkofalowej opsyny SWS1 znajduje się na autosomie, natomiast geny OPN1LW i OPN1MW, kodujące pigmenty L i M, leżą obok siebie na chromosomie X. Ich bardzo wysoki stopień homologii jest pozostałością stosunkowo niedawnego wspólnego pochodzenia. Autor książki przedstawia ten mechanizm jako nierówny crossing-over, który doprowadził do rozdzielenia funkcji jednego dawnego genu L/M na dwa pigmenty o odmiennej czułości spektralnej. Ogólny schemat jest trafny. Szacunki filogenetyczne lokują powstanie układu L-M w przodku katarrinów mniej więcej 30–40 mln lat temu, zapewne blisko podstawy ich radiacji.

Nie należy jednak traktować tej daty jako wartości odczytanej z molekularnego stopera. Autor książki wspomina o „zegarze molekularnym bazującym na stałym tempie akumulacji neutralnych mutacji" i przedstawia przedział 40–30 mln lat jako jednoznaczny. Współczesna filogenetyka dawno jednak odeszła od założenia doskonale stałego tempa molekularnego. Tempo substytucji różni się między liniami, regionami genomu i klasami mutacji, a tandemowy układ opsyn dodatkowo podlega rekombinacji i konwersji genowej. Dlatego czas duplikacji jest estymacją opartą na połączeniu filogenezy, sekwencji i dat rozdzielenia linii, a nie „ostatecznym dowodem" wskazującym precyzyjny moment. Ewolucyjna siła duplikacji polega na stworzeniu redundancji. Jeśli pojedynczy gen pełni niezbędną funkcję, radykalna zmiana jego sekwencji może być kosztowna, gdyż poprawa jednej właściwości mogłaby zniszczyć inną. Po duplikacji jedna kopia zachowuje zasadniczą funkcję, podczas gdy druga zyskuje większą swobodę ewolucyjną. W przypadku opsyn L i M różnice w zaledwie kilku kluczowych pozycjach aminokwasowych przesuwają maksimum absorpcji pigmentu, mimo że całe białka pozostają niezwykle podobne. Mała różnica sekwencji tworzy zatem nowy wymiar neuronalnego porównania. Sama obecność dwóch genów nie wystarcza jednak do trichromatyzmu; konieczne jest ich różnicowe wyrażanie w odrębnych czopkach oraz istnienie sieci neuronalnej zdolnej porównywać sygnały z tych receptorów.

Jest to niezwykle istotne. Nowa zdolność percepcyjna nie została „zapisana" w pojedynczym genie, lecz powstała z interakcji duplikacji molekularnej, regulacji ekspresji, mozaiki receptorów i starszych obwodów siatkówkowych. Badania naczelnych sugerują, że istniejące obwody parwokomórkowe mogły zostać wykorzystane do odczytania nowej różnicy L-M bez konieczności budowania od podstaw zupełnie nowej siatkówki. Tym samym pojawienie się nowej opsyny nie było równoznaczne z pojawieniem się „nowego koloru". Ewolucja dostarczyła dodatkowego kanału receptorowego, a system nerwowy wykorzystał go do różnicowania bodźców, które wcześniej były

do siebie bardziej podobne. Percepcyjny świat organizmu – jego Umwelt w sensie Jakoba von Uexkülla – został poszerzony nie dlatego, że zmieniło się środowisko fizyczne, lecz dlatego, że organizm zaczął inaczej dzielić istniejące spektrum. Autor książki przeciwstawia dichromatyczne małpy Nowego Świata trichromatycznym małpom Starego Świata. Jest to użyteczny schemat, ale wymaga on szczególnie ważnego uzupełnienia.

Genom jako zapis mechanizmów ewolucyjnych

Większość platyrrhinów nie jest po prostu dichromatyczna jako gatunek. Posiadają one polimorficzny system widzenia barwnego: na chromosomie X występuje jeden locus L/M z kilkoma allelami kodującymi pigmenty o różnej czułości. Samce, dysponujące tylko jednym chromosomem X, są zazwyczaj dichromatami. Samice homozygotyczne również pozostają dichromatkami, natomiast samice heterozygotyczne – dzięki losowej inaktywacji chromosomu X – mogą posiadać dwie różne klasy czopków L/M i funkcjonalny trichromatyzm. Oznacza to, że w jednej populacji żyją obok siebie osobniki postrzegające świat według różnych geometrii barwnych. Jest to niemal idealny naturalny eksperyment, który pozwala zapytać, czy trichromatyzm rzeczywiście daje tak oczywistą przewagę, jak sugerowałaby intuicja. Gdyby każda sytuacja ekologiczna zdecydowanie premiowała trichromatów, selekcja w dłuższym czasie powinna wyeliminować warianty dichromatyczne. Fakt utrzymywania się polimorfizmu przez miliony lat wskazuje jednak, że rzeczywisty bilans korzyści jest bardziej złożony.

Wyjątek stanowią wyjce z rodzaju **Alouatta**. U nich, niezależnie od katarrinów, nastąpiła duplikacja X-związanego genu opsynowego, co stworzyło system rutynowego trichromatyzmu u obu płci. Ta konwergencja ma szczególne znaczenie poznawcze: podobna zdolność sensoryczna powstała w dwóch odległych liniach naczelnych niezależnie, a zatem sama możliwość ewolucji trichromatyzmu nie zależała od jednego, niepowtarzalnego przypadku historycznego. Jednocześnie sposób powstania podobnego fenotypu pokazuje, że ewolucja często wykorzystuje te same strukturalne słabości genomu – tandemowo rozmieszczone, bardzo podobne geny są szczególnie podatne na nierówną rekombinację. Ta podatność nie zniknęła u człowieka.

Wysokie podobieństwo sekwencji OPN1LW i OPN1MW oraz ich sąsiedztwo na chromosomie X sprzyjają nierównemu crossing-over, delecjom, duplikacjom i powstawaniu genów hybrydowych. Współczesne czerwono-zielone zaburzenia widzenia barwnego są zatem kosztem tej samej architektury genomowej, która umożliwiła powstanie rutynowego trichromatyzmu. Adaptacja i podatność genetyczna to dwie strony tej samej konstrukcji. Historia opsyn ukazuje więc coś istotniejszego niż samo pochodzenie widzenia barwnego: genom przechowuje nie tylko

rozwiązania, ale również mechaniczne ślady sposobu, w jaki rozwiązania powstały. Tandemowy układ genów L i M jest jednocześnie zapisem starej duplikacji i źródłem dzisiejszej zmienności. Ewolucyjna historia nie zostaje wyczyszczona po uzyskaniu korzystnego fenotypu.

Wielofunkcyjność widzenia jako kompromis sensoryczny

Owoc czy młody liść – czego właściwie szukał trichromatyczny naczelny? Autor książki szczególną wagę przywiązuje do badań Nathaniela Dominy'ego i Petera Lucasa w Kibale, łącząc zdolność różnicowania barw czerwieni i zieleni z wykrywaniem młodych, miękkich i bogatych w białko liści oraz dojrzałych owoców. Jest to jeden z centralnych sporów ekologii sensorycznej naczelnych. Najbardziej znana hipoteza owocowa zakłada, że dodatkowy kanał L-M pozwala skuteczniej dostrzegać dojrzałe żółte, pomarańczowe lub czerwone owoce na tle zielonych liści. Modelowanie widzenia oraz pomiary reflektancji roślin pokazują, że rozmieszczenie czułości spektralnej pigmentów katarrinów jest dobrze przystosowane do takich zadań. Sumner i Mollon wykazali, że naturalna zmienność barwy dojrzałych liści w określonym wymiarze chromatycznym jest stosunkowo mała, dzięki czemu owoc lub młody liść odbiegający od tego tła tworzy szczególnie wyraźny sygnał. Hipoteza młodych liści podkreśla natomiast, że w okresach niedoboru owoców wysokiej jakości pożywieniem zastępczym stają się świeże liście. Dominy i Lucas analizując pokarm czterech trichromatycznych gatunków naczelnych w Kibale stwierdzili, że wybierane młode liście wyróżniały się właśnie w osi czerwono-zielonej; ich barwa korelowała z większą zawartością białka i mniejszą twardością. Badacze uznali, że zdolność wyszukiwania takich liści może mieć kluczowe znaczenie przy sezonowym ograniczeniu dostępności owoców.

Nie są to jednak hipotezy wzajemnie się wykluczające. Sumner i Mollon pokazali, że rozmieszczenie spektralne pigmentów katarrinów może być korzystne zarówno przy wyszukiwaniu owoców, jak i młodych liści.

Selekcja nie musi mieć jednego „celu ekologicznego”. Ta sama cecha sensoryczna może poprawiać efektywność kilku różnych zachowań, a ich względna wartość może zmieniać się w zależności od sezonu, siedliska, płci, wieku czy gatunku. Co więcej, szczegółowe obserwacje terenowe osłabiły obraz uniwersalnej przewagi trichromatyzmu. W populacjach platyrrhinów nie zawsze obserwowano wyraźnie większą skuteczność trichromatów w poszukiwaniu wszystkich kategorii owoców. Czasem kontrast luminancji okazuje się wystarczający dla obu fenotypów, a zapach i pamięć przestrzenna dodatkowo zmniejszają znaczenie samego koloru. W niektórych warunkach dichromaty mogą być nawet skuteczniejsi w wykrywaniu bodźców maskowanych barwnie lub

kryptycznych owadów. Dane terenowe sugerują więc różnicowanie kompetencji, a nie prostą hierarchię "trichromata widzi lepiej". To interesujący przykład kompromisu sensorycznego.

Dodatkowy wymiar chromatyczny poprawia rozdzielanie części sygnałów, ale może jednocześnie zwiększać podatność na określony rodzaj kamuflażu lub kierować uwagę ku kolorowi kosztem różnic luminancji i tekstury. Widzenie nie posiada jednej obiektywnej skali „doskonałości”. System optymalny do wykrywania czerwonego owocu w zielonej koronie nie musi być optymalny do znajdowania nieruchomego owada ukrytego w mozaice cieni.

Wzrok jako narzędzie przechwytywania sygnałów

Właśnie dlatego utrzymywanie polimorficznego trichromatyzmu u części małp Nowego Świata stało się przedmiotem hipotez dotyczących selekcji równoważącej. Rozważano tu przewagę heterozygotycznych samic, różnicowanie nisz sensorycznych, zależność korzyści od częstości występowania danego fenotypu oraz potencjalną korzyść grupową, wynikającą z obecności osobników o odmiennych sposobach wykrywania pokarmu. Żadna z tych propozycji nie dostarcza jednak uniwersalnego wyjaśnienia dla wszystkich gatunków. Sam polimorfizm stanowi istotne ostrzeżenie: biologiczna różnorodność nie zawsze jest jedynie stanem przejściowym, w którym czeka się na wyłonienie jednego, „najlepszego” wariantu.

Wokół hipotezy owocowej pojawia się pokusa "koewolucyjnego skrótu": rośliny produkują czerwone owoce, aby naczelne mogły je dostrzec, a naczelne rozwijają trichromatyzm, by skuteczniej znajdować pożywienie. Taki model może być częściowo prawdziwy w konkretnych systemach rozsiewania nasion, lecz jako ogólne wyjaśnienie wymaga ostrożności. Kolor owocu jest bowiem produktem pigmentów pełniących również inne funkcje fizjologiczne; zwierzęta rozsiewające nasiona nie należą do jednego rodzaju receptorowego; część sygnałów może być skierowana do ptaków lub innych ssaków, a preferencje frugiworów mogą wtórnie wpływać na ewolucję barwy. Badania porównawcze sugerują związki między kolorem owoców a systemami wzrokowymi ich rozsiewaczy, jednak relacja ta ma charakter probabilistyczny, a nie deterministyczny.

Mamy tu do czynienia z modelem koewolucyjnym, w którym dwa układy wzajemnie modyfikują swoje środowiska selekcyjne. Roślina kształtuje sygnał, zwierzę posiada aparat do jego wykrywania, a sukces obu stron zależy od reakcji drugiej strony. Jeszcze ciekawszym przykładem jest młody liść. Czerwone lub czerwonobrunatne zabarwienie młodych liści może wynikać między innymi z obecności antocyjanów, którym przypisuje się funkcje fotoprotekcyjne, antyoksydacyjne oraz potencjalną rolę w obronie przed roślinożercami. Barwy te nie powstają „po to, aby małpa znalazła

liść". Naczelny może natomiast wykorzystać istniejący sygnał fizjologiczny rośliny jako wskaźnik jakości pokarmu.

To klasyczna różnica między sygnałem wyewoluowanym w ramach komunikacji a wskazówką — **cue** — której odbiorca nauczył się używać lub do której przystosował się ewolucyjnie, choć nie została ona wytworzona z myślą o nim. Jeżeli trichromatyzm rzeczywiście pomaga wykrywać młode liście, to ewolucyjna innowacja sensoryczna może polegać na "przechwyceniu informacji", która wcześniej istniała w środowisku z zupełnie innych przyczyn. Jest to kolejna forma eksaptacji, tym razem zachodząca na granicy ekologii dwóch organizmów. Czy Himalaje zmieniły ludzkie oko?

Wzrok jako wynik sieci wpływów, a nie prostego łańcucha

W tym miejscu dochodzimy do najbardziej śmiałej tezy autora książki. Przedstawiony przez niego ciąg prowadzi od kolizji Indii z Azją, wypiętrzenia Himalajów i Tybetu, wzmożonego wietrzenia krzemianów, spadku CO_2 i ochłodzenia klimatu, poprzez reorganizację lasów, aż po presję żywieniową na naczelne, duplikację genu opsyny i powstanie trichromatyzmu. Autor nazywa tę sekwencję "nienaruszalnym ciągiem powiązań". W tej formie teza nie może jednak zostać utrzymana.

Po pierwsze, jak wykazano wcześniej, związek między himalajską orogenezą, globalnym tempem wietrzenia a kenozoicznym spadkiem CO_2 jest realną, lecz wciąż dyskutowaną hipotezą geochemiczną, a nie zamkniętym mechanizmem. Po drugie, zmiany kenozoicznej roślinności były przestrzennie niejednorodne i zależały nie tylko od poziomu CO_2, ale również od temperatury, opadów, sezonowości, paleogeografii oraz późniejszej ekspansji roślin C_4. Po trzecie, data duplikacji opsyn L/M jest przybliżona i nie pozwala precyzyjnie wskazać momentu, w którym konkretny nacisk środowiskowy ją wywołał. Po czwarte, mutacja duplikacyjna nie pojawia się dlatego, że organizm „potrzebuje" trzeciego pigmentu; powstaje ona niezależnie, a dopiero selekcja naturalna może zwiększyć częstotliwość występowania jej nosicieli. Chronologiczne nakładanie się procesów nie stanowi zatem dowodu na istnienie łańcucha przyczynowego.

Trichromatyzm katarrinów rzeczywiście powstał mniej więcej 30–40 milionów lat temu, a w tym samym szerokim przedziale zachodziły wielkie przeobrażenia klimatu i tektoniki Azji. Jednak równoczesność w skali dziesięciu milionów lat pozostawia zbyt wiele możliwych dróg pośrednich. Aby dowieść szczegółowej hipotezy „Himalaje → trichromatyzm", należałoby nie tylko wykazać korelację dat, lecz także odtworzyć zmiany konkretnych siedlisk przodków katarrinów, dostępność

zasobów i różnice w sukcesie reprodukcyjnym między fenotypami sensorycznymi, wykluczając przy tym alternatywne mechanizmy.

Takiego zestawu dowodów obecnie nie posiadamy. Nie oznacza to jednak, że geologia nie ma związku z ewolucją zmysłów; związek ten jest bardziej wiarygodny na poziomie warunków brzegowych. Kenozoiczne przekształcenia klimatu i roślinności zmieniały strukturę siedlisk naczelnych, sezonowość pokarmu, skład lasów i rozkład zasobów. W tak dynamicznym środowisku zdolność rozróżniania określonych sygnałów barwnych mogła zyskać inną wartość selekcyjną niż wcześniej. Jest to jednak sieć wpływów, a nie pojedyncza geologiczna dźwignia poruszająca genem opsyny. Taka korekta sprawia, że interdyscyplinarny obraz staje się naukowo silniejszy. Nie musimy twierdzić, że Himalaje „stworzyły" widzenie czerwono-zielone, aby uznać, że tektonika, klimat, ekologia roślin i genetyka wzroku stanowią jedną wielopoziomową historię. Istotne jest zachowanie hierarchii przyczyn: tektonika może modyfikować klimat, klimat wpływa na roślinność, roślinność tworzy środowisko selekcyjne, a w tym środowisku już istniejąca wariacja genetyczna zyskuje określoną wartość adaptacyjną.

Hipotezy pokarmowe przez lata dominowały w dyskusji o trichromatyzmie, lecz korzyść z dodatkowego wymiaru barwnego nie musi ograniczać się do pożywienia. Barwa skóry i sierści u części naczelnych niesie informacje o stanie reprodukcyjnym, statusie społecznym, pobudzeniu emocjonalnym lub zdrowiu. Zdolność dostrzegania zmian ukrwienia nagiej skóry może przekształcać sygnały fizjologiczne w informacje społeczne, co prowadzi do hipotezy, że trichromatyzm wspierał również komunikację. Chronologia wymaga tu jednak ostrożności: dane porównawcze nie wskazują na prosty schemat, w którym sygnały społeczne jednoznacznie poprzedzały lub wywołały powstanie trichromatyzmu. Możliwe jest wręcz, że wcześniejsze istnienie odpowiedniego systemu sensorycznego stworzyło warunki, w których później opłacało się ewoluować bardziej widoczne sygnały skórne czy sierściowe. Mamy więc do czynienia z potencjalną ewolucją dwukierunkową: percepcja może poprzedzać sygnał, a sygnał następnie wzmacniać znaczenie percepcji. Podobnie dodatkowy kanał barwny mógł pomagać w wykrywaniu drapieżników, ocenie kondycji osobników, orientacji w złożonym krajobrazie lub rozpoznawaniu roślin.

Gdy cecha już powstanie, dobór może utrzymywać ją z powodów innych niż te, które odpowiadały za jej początkową ekspansję. Jest to klasyczny problem rozróżnienia przyczyny powstania cechy od przyczyn jej późniejszego utrzymywania, co w biologii ewolucyjnej ma kluczowe znaczenie. Nie każda aktualna funkcja struktury wyjaśnia jej pochodzenie, a pierwotna funkcja nie musi pozostać najważniejsza po milionach lat. Wzrok naczelnych dostarcza szczególnie dobrego przykładu tezy, że ewolucyjna "doskonałość" jest kategorią pozorną. Trichromatyczne widzenie człowieka wydaje się

nam naturalnym standardem, ponieważ przez niego postrzegamy świat. Tymczasem ptaki mogą dysponować większą liczbą klas czopków i widzeniem obejmującym ultrafiolet, wiele ssaków jest dichromatycznych, a niektóre zwierzęta morskie stosują zupełnie odmienne strategie kodowania widma. Nasz aparat nie jest optymalnym rozwiązaniem całej fizyki światła, lecz jednym z historycznie dostępnych rozwiązań konkretnych problemów ekologicznych.

Nawet w obrębie człowieka percepcja koloru zależy od oświetlenia, adaptacji receptorów, kontekstu przestrzennego i działania kory mózgowej. Układ wzrokowy musi bowiem rozwiązać problem stałości barwy: ta sama powierzchnia odbija inne widmo o świcie, w południe, w cieniu czy pod sztucznym światłem, a mimo to zwykle postrzegamy ją jako posiadającą względnie trwałą barwę.

Wzrok jako utrwalone rozwiązanie dawnych problemów ekologicznych

Mózg nie odczytuje długości fali w sposób uproszczony, lecz estymuje właściwości powierzchni na podstawie relacji między bodźcami. Widzenie jest nie tylko detekcją, ale inferencją. Układ sensoryczny wykorzystuje ograniczone dane, by odtworzyć te cechy środowiska, które w historii ewolucyjnej były kluczowe dla przetrwania. Nie oznacza to jednak, że percepcja jest dowolną „konstrukcją rzeczywistości". Jest ona silnie ograniczona fizyką światła i fizjologią receptorów, lecz jej zadaniem nie jest spektrometryczny pomiar świata, a umożliwienie rozpoznania pokarmu, partnera, przeszkody czy drapieżnika oraz trajektorii ruchu – i to wystarczająco szybko, by organizm przeżył.

W tej perspektywie oko jest urządzeniem poznawczym znacznie starszym od ludzkiego poznania konceptualnego. Zanim powstał język zdolny do budowania modeli świata, dobór naturalny kształtował systemy wydobywające ze środowiska statystycznie użyteczne informacje. Rozpoznawanie czerwonego obiektu na zielonym tle to w istocie miniaturowy przypadek predykcji: układ sensoryczny przetwarza widmowe regularności świata na kategorie istotne biologicznie. Można zatem wrócić do pytania, czy oko „pamięta las". W znaczeniu dosłownym – oczywiście nie.

Siatkówka nie przechowuje obrazu paleogeńskiej korony drzew, a gen OPN1LW nie zawiera informacji o konkretnym owocu z oligocenu. W sensie ewolucyjnym metafora ta jest jednak precyzyjna, jeśli rozumiemy pamięć jako utrwaloną zależność struktury od dawnych warunków selekcji. Nasza zdolność do różnicowania barw czerwieni i zieleni opiera się na duplikacji, która utrwaliła się u przodków katarrinów. Jeśli ta cecha zwiększała skuteczność wykrywania konkretnych owoców lub młodych liści, to współczesne rozmieszczenie czułości spektralnej

czopków stanowi pośredni zapis dawnego problemu ekologicznego. Nie jest to zapis obrazu środowiska, lecz zachowane rozwiązanie problemu, który to środowisko stawiało.

Taki zapis pozostaje jednak wieloznaczny, gdyż jedno rozwiązanie może odpowiadać wielu różnym wyzwaniom. Zdolność do odróżniania sygnałów L i M mogła pomagać w identyfikacji liści, owoców, skóry partnera czy wykrywaniu drapieżników. Na podstawie samego współczesnego fenotypu nie jesteśmy więc w stanie jednoznacznie odtworzyć jednej historycznej presji. Dlatego rekonstrukcja adaptacyjna musi korzystać z wielu niezależnych źródeł: porównawczej genomiki, ekologii behawioralnej, spektrofotometrii środowiska, filogenezy, anatomii siatkówki i paleoekologii. To dokładnie ten sam problem epistemologiczny, który pojawiał się wcześniej w kontekście paleontologii i paleoklimatu. Pojedyncza skamieniałość nie opisuje całego ekosystemu, jeden izotop nie oddaje całego klimatu, a pojedynczy gen nie wyczerpuje całej presji selekcyjnej.

Ludzkie oko jako wielowarstwowy zapis ewolucyjny

Wiarygodność rekonstrukcji rośnie, gdy niezależne archiwa wskazują zgodny kierunek. Trichromatyzm stanowi doskonały przykład konwergencji skal. Na jednym końcu znajduje się mutacja i rekombinacja DNA; następnie następuje zmiana sekwencji białka, przesunięcie widma absorpcji, nowa kombinacja sygnałów receptorowych oraz wykorzystanie istniejących obwodów siatkówki. To prowadzi do odmiennej zdolności rozróżniania obiektów, różnicy w zachowaniu podczas żerowania i wreszcie do zróżnicowanego sukcesu reprodukcyjnego. Aby mutacja mogła zostać utrwalona, wszystkie te poziomy muszą zostać połączone rzeczywistym mechanizmem. Geologia może występować jeszcze dalej w tle, jeśli klimat i roślinność kształtują częstotliwość sytuacji, w których nowa zdolność sensoryczna przynosi korzyść. Jednak wraz z każdym kolejnym poziomem związek staje się bardziej pośredni i wymaga osobnego dowodu. To właśnie powinien oznaczać rygor interdyscyplinarny: nie skrócenie odległości pomiędzy naukami, lecz staranne skonstruowanie mostów przyczynowych pomiędzy nimi.

Oko człowieka jest zatem archiwum historii, ale archiwum zapisanym niejednym alfabetem. Budowa fotoreceptorów zachowuje bardzo stare dziedzictwo kręgowców. Rod-dominantna organizacja ssaczej siatkówki nosi ślad mezozoicznej historii nocności, natomiast duplikacja opsyn L/M dokumentuje ewolucję katarrinów. Polimorfizmy i nierówne rekombinacje współczesnego człowieka ujawniają mechaniczne właściwości tej samej struktury chromosomalnej. Obwody kory wzrokowej pokazują z kolei, że nowy receptor został osadzony w starszej sieci neuronalnej, a zdolność wykrywania owoców czy młodych liści łączy molekularne dziedzictwo z historią dawnych lasów.

Oko nie jest więc efektem jednej adaptacji, lecz nakładającym się zapisem wielu epok. Tutaj powraca zasadnicza idea czasu jako innowatora: nowość nie powstała z niczego. Ewolucja wyszła od starego pigmentu, skopiowała gen, dopuściła różnicowanie kopii, wykorzystała istniejącą mozaikę fotoreceptorów i stare obwody neuronalne, a następnie pozwoliła środowisku selekcyjnemu określać wartość nowej zdolności. Innowacja jest rekombinacją dziedzictwa. Jednocześnie historia trichromatyzmu wyznacza granicę naszej pokusy rekonstruowania świata z ciała. Możemy z dużą pewnością stwierdzić, że duplikacja opsyn poszerzyła możliwość dyskryminacji spektralnej i dobrze wykazać, że taka zdolność pomaga w określonych zadaniach pokarmowych. Możemy rozsądnie zakładać, że środowiska leśne naczelnych stanowiły ważny kontekst selekcyjny, lecz znacznie słabiej możemy twierdzić, że jedna konkretna zmiana klimatyczna albo jedno pasmo górskie było historyczną przyczyną utrwalenia trichromatyzmu.

Hierarchia pewności nie jest słabością teorii, lecz jej metodologiczną uczciwością. Dzięki niej obraz "Wszechświata w człowieku" zyskuje precyzyjne znaczenie. Gwiazdy dostarczyły pierwiastków, układ planetarny określił warunki ich zgromadzenia, geologia stworzyła dynamiczną planetę, a fotosynteza przekształciła jej atmosferę. Tektonika zmieniała mapę siedlisk, katastrofy reorganizowały hierarchie ekologiczne, a dobór naturalny modyfikował receptory, które pozwalały organizmom wydobywać z tego świata informacje. Następny etap wymaga porzucenia korony paleogeńskiego lasu i zejścia na afrykańską ziemię.

W linii prowadzącej do człowieka zmieniała się nie tylko percepcja, lecz sposób przemieszczania całego ciała. Wyprostowana postawa i dwunożność, przekształcenie miednicy, kręgosłupa, stopy i kończyny dolnej, uwolnienie ręki, zmiana bilansu termicznego oraz późniejszy wzrost mózgu powstawały w środowisku Afryki podlegającej silnym przemianom tektonicznym i klimatycznym. Tam także trzeba odrzucić nadmiernie prostą opowieść, według której "las zniknął, powstała sawanna, małpa zeszła z drzewa i została człowiekiem". Historia homininów prowadzi raczej przez mozaikę siedlisk, zmienność klimatu, wielokrotne eksperymenty lokomocyjne i nakładające się hipotezy pochodzenia dwunożności. To właśnie ku temu problemowi prowadzi kolejna warstwa głębokiego czasu.

> Nasza anatomia nie jest zatem projektem dążącym do ideału, lecz raczej palimpsestem, w którym każda nowa cecha nadpisuje ślady dawnych katastrof. Czy jesteśmy więc czymś więcej niż biologicznym echem zdarzeń, których nie pamiętamy, a które zadecydowały o tym, jak widzimy kolory i stawiamy pierwsze kroki? Być może największym paradoksem naszego gatunku jest to, że nasza współczesna świadomość spoczywa na fundamencie zbudowanym z ruin dawnych światów.

Inspiracje

[1] 

"The Universe Within The Deep History of the Human Body" Neil Shubin

Vintage | ISBN: 9780307907868

Neil Henry Shubin (ur. 22 grudnia 1960) to amerykański paleontolog, biolog ewolucyjny i popularyzator nauki. Jest profesorem biologii organizmów i anatomii im. Roberta R. Bensleya na Uniwersytecie Chicagowskim i pełni funkcję prorektora Field Museum of Natural History. Shubin zasłynął ze współodkrycia Tiktaalik roseae w 2004 roku na Wyspie Ellesmere'a w arktycznej Kanadzie – niezwykłej skamieniałości przejściowej, która stanowi pomost między ewolucyjnym podziałem między rybami a pierwszymi czworonogami posiadającymi kończyny. Jego badania naukowe łączą odkrycia kopalne, anatomię porównawczą i genetykę rozwojową, aby zbadać, jak główne nowinki anatomiczne, zwłaszcza kończyny kręgowców, ewoluowały w długim okresie czasu. Jako członek Narodowej Akademii Nauk, Shubin zyskał również szerokie uznanie za przybliżanie złożonej biologii ewolucyjnej poprzez swoje bestsellerowe, popularnonaukowe prace naukowe.

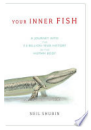
Neil Henry Shubin (born December 22, 1960) is an American paleontologist, evolutionary biologist, and science communicator. He is the Robert R. Bensley Distinguished Service Professor of Organismal Biology and Anatomy at the University of Chicago and serves as the Provost of the Field Museum of Natural History. Shubin is renowned for co-discovering Tiktaalik roseae in 2004 on Ellesmere Island in Arctic Canada, an extraordinary transitional fossil that bridges the evolutionary divide between fish and the first limbed tetrapods. His scientific research combines fossil discovery, comparative anatomy, and developmental genetics to investigate how major anatomical novelties, particularly vertebrate limbs, evolved over deep time. A member of the National Academy of Sciences, Shubin has also received widespread recognition for making complex evolutionary biology accessible through his best-selling popular science writing.

University of Chicago

Literatura uzupełniająca

Książki

Książki autora i dzieła przywołane w tekście:



[1] "Your Inner Fish"

Neil Shubin

2008 | Vintage | ISBN: 9780307377166



[2] "Some Assembly Required"

Neil Shubin

2020 | Vintage | ISBN: 9781101871348



[3] "Ends of the Earth"

Neil Shubin

2025 | Simon and Schuster | ISBN: 9780861542871



[4] "Der Fisch in uns"

Neil Shubin

2015 | S. Fischer Verlag | ISBN: 9783104037073



[5] "Nasza wewnętrzna menażeria"

Neil Shubin

2009 | ISBN: 9788376480985



[6] "Tu pez interior"

Neil Shubin

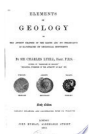
2020 | Capitán Swing Libros | ISBN: 9788412219296

Książki autorów przywoływanych i literatura pokrewna:



[7] "The geological evidences of the antiquity of man : with remarks on theories of the origin of species by variation"

Charles Lyell



[8] "Elements of geology, or, The ancient changes of the earth and its inhabitants as illustrated by geological monuments"

Charles Lyell

[9] "Principles of paleontology / David M. Raup, Steven M. Stanley"

David Raup

W.H. Freeman | ISBN: 9780716702474



[10] "A Foray into the Worlds of Animals and Humans"

Jakob von Uexküll

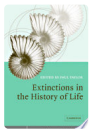
2013 | U of Minnesota Press | ISBN: 9781452903798



[11] "Catastrophes and Lesser Calamities"

Anthony Hallam

2004 | Oxford University Press, USA | ISBN: 9780198524977



[12] "Extinctions in the History of Life"

Paul D. Taylor

2004 | Cambridge University Press | ISBN: 9781139457972



[13] "Mass Extinctions and Their Aftermath"

A. Hallam, P. B. Wignall

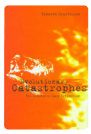
1997 | Oxford University Press, UK | ISBN: 9780191588396



[14] "The Mass-Extinction Debates"

William Glen

1994 | Stanford University Press | ISBN: 9780804722865



[15] "Evolutionary Catastrophes"

V. Courtillot

1999 | ISBN: 9780521583923

[16] "Extinctions"

Michael Hannah

2021 | ISBN: 9781108825665

Artykuły naukowe

Prace autorów przywoływanych w tekście:

[1] "Revolutions in the History of Life"

Norman D. Newell

1967 | Geological Society of America eBooks | DOI: 10.1130/spe89-p63

Źródło

[2] **"Geological Studies on the Great Bahama Bank"**

Norman D. Newell, Jane R. Rigby

1957 | SEPM (Society for Sedimentary Geology) eBooks | DOI: 10.2110/pec.57.01.0015

Źródło

[3] **"Crises in the History of Life"**

Norman D. Newell

1963 | Scientific American | DOI: 10.1038/scientificamerican0263-76

Źródło

[4] **"Principles of geology; being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation"**

Charles Lyell, G. P. Deshayes

1830 | J. Murray eBooks | DOI: 10.5962/bhl.title.50860

Źródło

[5] **"The geological evidences of the antiquity of man : with remarks on theories of the origin of species by variation"**

Charles Lyell

1863 | J. Murray eBooks | DOI: 10.5962/bhl.title.19191

Źródło

[6] **"The Geological Evidences of the Antiquity of Man"**

Charles Lyell

2009 | Cambridge University Press eBooks | DOI: 10.1017/cbo9780511693847

Źródło

[7] **"Principles of geology : being an inquiry how far the former changes of the earth's surface are referable to causes now in operation"**

Charles Lyell

2010 | e-rara.ch | DOI: 10.3931/e-rara-70525

Źródło

[8] **"Essentials of Earth History. An Introduction to Historical Geology.William Lee Stokes"**

David N. Raup

1962 | The Quarterly Review of Biology | DOI: 10.1086/403635

Źródło

[9] **"Mass Extinctions in the Marine Fossil Record"**

David M. Raup, J. John Sepkoski

1982 | Science | DOI: 10.1126/science.215.4539.1501

Źródło

[10] **"Response : Mass Extinctions in the Fossil Record"**

David M. Raup, J. John Sepkoski, Stephen M. Stigler

1983 | Science | DOI: 10.1126/science.219.4589.1240

Źródło

[11] **"Was there 26-Myr periodicity of extinctions?"**

J. JOHN SEPKOSKI, DAVID M. RAUP

1986 | Nature | DOI: 10.1038/321533a0

Źródło

[12] **"Electron- and neutrino-nucleus scattering from the quasielastic to the resonance region"**

TINA LEITNER, O. Buß, Luis Alvarez-Ruso, U. Mosel

2009 | Physical Review C | DOI: 10.1103/physrevc.79.034601

Źródło

[13] **"Progress and open questions in the physics of neutrino cross sections at intermediate energies"**

Luis Alvarez-Ruso, Y. Hayato, J. Nieves

2014 | New Journal of Physics | DOI: 10.1088/1367-2630/16/7/075015

Źródło

[14] **"Recent highlights from GENIE v3"**

Luis Alvarez-Ruso, C. Andreopoulos, Adi Ashkenazi, Christopher Barry, Steve Dennis

2021 | The European Physical Journal Special Topics | DOI: 10.1140/epjs/s11734-021-00295-7

Źródło

[15] **"Nucleon mass and pion-nucleon sigma term from a chiral analysis of lattice QCD data"**

Luis Alvarez-Ruso, Tim Ledwig, Jorge Martin Camalich, M. J. Vicente Vacas

2013 | Physical review. D. Particles, fields, gravitation, and cosmology/Physical review. D. Particles and fields | DOI: 10.1103/physrevd.88.054507

Źródło

[16] "Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient"

David Jablonski, Kaustuv Roy, James W. Valentine

2006 | Science | DOI: 10.1126/science.1130880

Źródło

[17] "Background and Mass Extinctions: The Alternation of Macroevolutionary Regimes"

David Jablonski

1986 | Science | DOI: 10.1126/science.231.4734.129

Źródło

[18] "Species Selection: Theory and Data"

David Jablonski

2008 | Annual Review of Ecology Evolution and Systematics | DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173510

Źródło

[19] "The dynamics of evolutionary stasis"

Niles Eldredge, John N. Thompson, Paul Martin Brakefield, Sergey Gavrilets B, David Jablonski

2005 | Paleobiology | DOI: 10.1666/0094-8373(2005)031[0133:tdoes]2.0.co;2

Źródło

[20] "Diet and the evolution of human amylase gene copy number variation"

George H. Perry, Nathaniel Jay Dominy, Katrina G. Claw, Arthur S. Lee, Heike Fiegler

2007 | Nature Genetics | DOI: 10.1038/ng2123

Źródło

[21] "Ecological importance of trichromatic vision to primates"

Nathaniel Jay Dominy, Peter W. Lucas

2001 | Nature | DOI: 10.1038/35066567

Źródło

[22] "Evolutionary trends in host physiology outweigh dietary niche in structuring primate gut microbiomes"

Katherine Ryan Amato, Jon G. Sanders, Se Jin Song, Michael Nute, Jessica L. Metcalf, Nathaniel Jay Dominy

2018 | The ISME Journal | DOI: 10.1038/s41396-018-0175-0

Źródło

[23] "The sensory ecology of primate food perception"

Nathaniel Jay Dominy, Peter W. Lucas, Daniel Osorio, Nayuta Yamashita

2001 | Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews | DOI: 10.1002/evan.1031

Źródło

[24] "Efficient nonlinear solver for unsteady CFD problems solved with higher order implicit time integration schemes"

P. Lucas, H. Bijl

2007

Źródło

Treść tworzy Fundacja Dobre Państwo.
Redaguje i publikuje APA ONE, autorski system redakcyjny Fundacji oparty na AI.
APA ONE Publishing System
Fundacja Dobre Państwo © 2026
Article ID: 1775f78a-af11-4992-ad61-6d54bd59c1b7