Mozaika ewolucji: od tektoniki Afryki i genezy dwunożności po genom jako palimpsest środowiska w świetle książki Neila Shubina The Universe Within The Deep History of the Human Body

AUTOR

Fundacja Dobre Państwo

STRESZCZENIE / ABSTRACT

Artykuł poddaje krytyce liniowe koncepcje ewolucji dwunożności, przeciwstawiając im model mozaikowy. Autor analizuje przejście od lokomocji nadrzewnej do habitualnego chodzenia na dwóch nogach, wskazując na wczesne formy, takie jak Sahelanthropus tchadensis, które łączyły obie te cechy. Tekst kwestionuje uproszczoną hipotezę sawannową, sugerując, że dwunożność nie była nagłym efektem wysychania Afryki, lecz długotrwałym procesem adaptacyjnym. Istotną rolę przypisano Systemowi Wielkiego Ryftu Afrykańskiego, jednak nie jako sztywnej barierze biogeograficznej, lecz jako generatorowi heterogeniczności środowiskowej. Geologia Afryki stworzyła zróżnicowane warunki brzegowe, które wymusiły elastyczność adaptacyjną homininów, czyniąc zapis kopalny w tym regionie niezwykle bogaty, choć potencjalnie nadreprezentowanym w obecnym obrazie ewolucji.

The article criticizes linear concepts of bipedalism evolution, opposing them with a mosaic model. The author analyzes the transition from arboreal locomotion to habitual bipedal walking, pointing to early forms such as Sahelanthropus tchadensis, which combined both traits. The text questions the simplified savanna hypothesis, suggesting that bipedalism was not a sudden effect of Africa's drying, but a long-term adaptive process. A significant role is attributed to the East African Rift System, however, not as a rigid biogeographic barrier, but as a generator of environmental heterogeneity. Africa's geology created diverse boundary conditions that forced

adaptive flexibility in hominins, making the fossil record in this region exceptionally rich, although potentially overrepresented in the current picture of evolution.

Artykuł rzuca wyzwanie linearnym i uproszczonym narracjom na temat ewolucji człowieka, zastępując wizję „marszu postępu” koncepcją mozaikowej historii etapowej. Autor dowodzi, że kluczowe cechy gatunku – od dwunożności po adaptacje genomiczne – nie były wynikiem pojedynczych impulsów (takich jak samo wyjście na sawannę), lecz efektem złożonych sprzężeń zwrotnych między geologią, klimatem, kulturą a biologiczną zmiennością. Dwunożność jawi się tu nie jako nagły przełom, lecz jako proces eksaptacji i serii kompromisów anatomicznych, który wyprzedził rozwój dużego mózgu i technologii. Z kolei ludzki genom zostaje przedstawiony jako statystyczny palimpsest – wielowarstwowe archiwum, w którym ślady selekcji przeplatają się z efektami migracji, introgresji od archaicznych homininów oraz koewolucji genów i kultury. Główną tezą tekstu jest uznanie człowieka za produkt systemowy: organizm, który przestał być jedynie biernym odbiorcą presji środowiskowych, a stał się aktywnym konstruktorem własnej niszy ewolucyjnej, tworząc świat, który zmienia się szybciej niż jego własne DNA.

SŁOWA KLUCZOWE

ewolucja mozaikowa | dwunożność homininów | tektonika Afryki Wschodniej | genom jako palimpsest | konstrukcja niszy | eksaptacja posturalna | hipoteza sawannowa | koewolucja gen-kultura | zmienność środowiskowa pliocenu | paleogenomika populacyjna | mismatch ewolucyjny | lokomocja nadrzewna | variability selection | konsiliencja danych

Dwunożność jako proces mozaikowy, a nie liniowy

Afrykańska mozaika – tektonika, klimat i ewolucja dwunożności od późnego miocenu do rodzaju **Homo**

Przejście od historii oka do analizy ludzkiego sposobu poruszania się wymaga szczególnej ostrożności. Dwunożność jest bowiem jedną z tych cech, wokół których przez ponad stulecie narosło wyjątkowo wiele atrakcyjnych, lecz nazbyt prostych opowieści. Najbardziej znana z nich

przedstawiała przodka człowieka jako nadrzewną małpę, która w wyniku wysychania Afryki została zmuszona do opuszczenia kurczącego się lasu i wyjścia na sawannę. Tam miała wyprostować ciało, uwolnić ręce, zacząć wytwarzać narzędzia, a w konsekwencji rozwinąć większy mózg. Autor książki zachowuje część tej klasycznej sekwencji, wiążąc powstanie dwunożności z ryftingiem Afryki Wschodniej, ekspansją sawann około 2–3 mln lat temu, uwolnieniem kończyn górnych, wzrostem efektywności marszu oraz termoregulacją. Jako historyczna synteza jest to ważny punkt wyjścia, lecz współczesna paleoantropologia rozmontowała niemal każde z jego liniowych ogniw. Dwunożność jest znacznie starsza niż plejstoceńskie zlodowacenia; najwcześniejsze homininy nie zamieszkiwały wyłącznie otwartych sawann, a ich lokomocja miała charakter mozaikowy. Ręka nie czekała biernie na „uwolnienie", technologia kamienna pojawiła się na długo przed wyraźnym powiększeniem mózgu, a ludzki sposób marszu jest efektem milionów lat modyfikacji, nie jednorazowym przełączeniem z czworonożności na dwunożność.

W pierwszej kolejności należy uporządkować chronologię. Autor przywołuje późnomioceńskie formy, takie jak **Sahelanthropus tchadensis** i **Orrorin tugenensis**, lecz następnie przesuwa główny „przełom dwunożności" na okres około 2–3 mln lat temu. W świetle obecnych danych taki układ jest nie do utrzymania. **Sahelanthropus** żył około 7 mln lat temu, a opublikowana w 2022 roku analiza kości udowej i dwóch kości łokciowych interpretuje morfologię jego femuru jako najbardziej zgodną z habitualną dwunożnością, przy jednoczesnym zachowaniu istotnych cech nadrzewnych. Innymi słowy: jedna z najstarszych możliwych linii homininów prawdopodobnie potrafiła poruszać się na dwóch kończynach, lecz nadal intensywnie wykorzystywała drzewa. Samo położenie otworu wielkiego w czaszce, na którym wcześniej opierano część argumentacji, nie pozwalało z pełną pewnością rekonstruować lokomocji; dane postkranialne wzmacniają tezę o dwunożności, choć nawet dziś status **Sahelanthropus** i szczegóły jego sposobu poruszania pozostają przedmiotem debaty. Znaczenie tego gatunku jest jednak jeszcze większe z powodów geograficznych.

Jego szczątki odnaleziono w Czadzie, w Afryce Środkowej, a nie w klasycznym pasie stanowisk etiopsko-kenijsko-tanzańskich. Sam ten fakt podważa zbyt dosłowną wersję tezy, według której dwunożność miałaby być bezpośrednim produktem konkretnego segmentu Ryftu Wschodnioafrykańskiego. Nie oznacza to, że tektonika Afryki była nieistotna. Oznacza natomiast, że nie możemy utożsamiać miejsca, w którym zapis geologiczny najlepiej zachował homininy, z jedynym obszarem, gdzie procesy ewolucyjne rzeczywiście zachodziły. Ryft jest niezwykłym archiwum paleontologicznym: dostarcza basenów sedymentacyjnych, osadów jeziornych i rzecznych oraz licznych poziomów popiołów wulkanicznych, które umożliwiają precyzyjne datowanie.

Ryft Afrykański jako generator heterogeniczności, a nie bariera

To jednak właśnie sprawia, że region ten może być geograficznie **nadreprezentowany w naszym obrazie ewolucji**. Autor książki przypisuje Systemowi Wielkiego Ryftu rolę bezpośredniego czynnika specjacyjnego, przedstawiając go jako strukturę rozciągającą się od Egiptu po Mozambik, która izolowała populacje wschodnioafrykańskich naczelnych od lasów zachodniej Afryki. Wymaga to jednak dwóch korekt.

Po pierwsze, właściwy East African Rift System obejmuje przede wszystkim systemy rozciągania od Afaru i Etiopii, przez Kenię i Tanzanię, aż po południowo-wschodnią Afrykę; włączenie do niego Morza Czerwonego i Zatoki Adeńskiej oznacza przejście do szerszej afro-arabskiej domeny ryftowej. Po drugie, nie ma podstaw, by traktować ryft jako jedną, nieprzenikalną barierę oddzielającą „wschodnie" populacje naczelnych od stabilnego lasu na zachodzie. Rifting generował niezwykle zróżnicowaną topografię: wyniesienia, uskoki, baseny jeziorne, nowe systemy rzeczne, lokalne cienie opadowe i strefy wilgotniejsze. Była to raczej maszyna produkowania **heterogeniczności środowiskowej** niż pojedynczy mur biogeograficzny. Istotna jest również chronologia samego procesu – ryftowanie nie rozpoczęło się w tym samym czasie co ewolucja homininów.

Dane geologiczne wskazują, że w niektórych częściach zachodniej gałęzi systemu rozwój basenów, wulkanizmu i zmian drenażu ruszył już około 25 mln lat temu. Afrykańska topografia była zatem przebudowywana przez miliony lat, zanim pojawili się pierwsi potencjalni homininy. Geologia mogła ustanowić warunki brzegowe — zmieniać rozmieszczenie wód, wysokość terenu, sezonowość opadów i lokalną fragmentację siedlisk — lecz nie oznacza to, że rifting w konkretnym momencie „wywołał" dwunożność. Podobnie jak w przypadku Himalajów i opsyn, geologiczna antecedencja nie jest jeszcze identyfikacją bezpośredniego mechanizmu selekcji.

Klasyczną hipotezę sawannową jeszcze mocniej podważają dane paleośrodowiskowe. Współczesny przegląd w **Annual Review of Anthropology** z 2024 roku stwierdza wprost, że dawny dominujący model, według którego homininy powstały wskutek ekspansji sawann, pozostaje w sprzeczności z faktem, iż najwcześniejsze homininy są powiązane z bardziej zamkniętymi i wilgotnymi siedliskami. Pliocen nie przyniósł jednego, jednolitego krajobrazu „sawanny", lecz wysoką heterogeniczność środowiskową i częstą obecność trwałych źródeł wody. Wcześniejsze badania Middle Awash wykazały z kolei, że homininy sprzed około 5,5 mln lat występowały w stosunkowo wilgotnych i zalesionych środowiskach, podobnie jak **Orrorin** z Kenii.

Orrorin tugenensis, datowany na około 6 mln lat, dodatkowo wzmacnia obraz wczesnej, choć jeszcze nie w pełni ludzkiej dwunożności. Morfologia proksymalnej części jego kości udowej wskazuje na sposób obciążania kończyny zgodny z chodem dwunożnym, a późniejsze analizy morfometryczne lokują go pomiędzy mioceńskimi małpami a późniejszymi homininami.

Dwunożność jako mozaikowy proces eksaptacji

Nie jest to jednak "miniaturowy człowiek" chodzący już w pełni współczesnym krokiem. Kluczowa okazuje się tu mozaikowość: niektóre elementy szkieletu mogą wskazywać na habitualne obciążanie kończyn dolnych podczas dwunożności, podczas gdy inne zachowują kompetencje niezbędne do przemieszczania się po drzewach.

Ten sam problem jeszcze wyraźniej ujawnia **Ardipithecus ramidus** sprzed około 4,4 mln lat. Jego szkielet łączy cechy interpretowane jako przystosowania do dwunożności naziemnej z cechami przydatnymi podczas wspinaczki – między innymi chwytnym, odchylonym paluchem i stopą pozbawioną w pełni ludzkiego łuku. Znaczenie **Ardipithecus** polega również na tym, że zmusza do porzucenia stereotypu, jakoby ostatni wspólny przodek ludzi i szympansów musiał przypominać dzisiejszego szympansa poruszającego się po ziemi na kostkach dłoni. Szympans nie jest "żyjącym przodkiem człowieka"; jest równie współczesnym produktem kilku milionów lat własnej ewolucji, a jego anatomia lokomocyjna zawiera cechy wysoce wyspecjalizowane. To pozornie oczywiste stwierdzenie ma fundamentalne znaczenie.

Jeżeli za punkt początkowy przyjmiemy współczesnego szympansa, geneza ludzkiej dwunożności staje się problemem przejścia od knuckle-walkingu do chodu wyprostowanego. Jeżeli natomiast wspólny przodek posiadał inny repertuar lokomocyjny – więcej pionowej wspinaczki, ostrożnego chodzenia po gałęziach, podwieszania się i okresowej dwunożności – wówczas ludzki chód może częściowo wyrastać z już istniejących zachowań posturalnych, a nie z nagłego wynalezienia pionowej pozycji po zejściu na ziemię. Krytyka "chimpanzee referential doctrine" zwraca uwagę właśnie na ryzyko traktowania współczesnych afrykańskich małp jako niezmienionych modeli wspólnego przodka. Z tego punktu widzenia szczególnie interesująca jest hipoteza nadrzewnych antecedencji dwunożności. Duże małpy, przemieszczając się w koronach drzew, muszą radzić sobie z gałęziami o bardzo różnej średnicy i podatności; wyprostowana pozycja może wówczas umożliwiać korzystanie z kilku punktów podparcia, zwiększać zasięg podczas żerowania albo ułatwiać ostrożne chodzenie po giętkich podporach.

Modele wywodzące dwunożność z zachowań nadrzewnych nie twierdzą, że człowiek "nauczył się chodzić na dwóch nogach w drzewach" w sensie pełnej lokomocji współczesnej. Ich przesłanie jest

subtelniejsze: selekcja mogła wcześniej wytworzyć cechy ułatwiające pionizację tułowia i przenoszenie ciężaru na kończyny dolne, a późniejsze przejście ku częstszej lokomocji naziemnej wykorzystało już obecny repertuar posturalny. Hipoteza posturalnego żerowania rozwija podobną intuicję na poziomie ekologii zachowania. Współczesne szympansy i inne naczelne stosunkowo często przyjmują pozycję dwunożną podczas pobierania pokarmu, sięgania po owoce albo stabilizowania ciała przy manipulowaniu gałęziami.

Obserwacje terenowe wskazują, że takie zachowania mogą występować częściej w określonych, bardziej otwartych środowiskach, lecz pozostają częścią znacznie szerszego repertuaru lokomocyjnego. Zaletą tego modelu jest brak konieczności zakładania, że pełna dwunożność powstała nagle po opuszczeniu drzew. Zachowanie obecne wcześniej epizodycznie mogło być stopniowo rozszerzane, a jego biomechanika przekształcana. Taka rekonstrukcja dobrze współbrzmi z ogólną zasadą eksaptacji. Ewolucja rzadko otrzymuje możliwość zaprojektowania układu od początku; częściej zmienia ona częstość i funkcję istniejących zachowań oraz struktur. To, co początkowo służyło sięganiu po pokarm albo utrzymaniu równowagi na gałęzi, mogło później uczestniczyć w lokomocji naziemnej. Dwunożność mogła zatem być najpierw zachowaniem, potem coraz częstszym reżimem biomechanicznym, a dopiero ostatecznie podstawowym sposobem lokomocji całego organizmu.

Dlatego również pytanie "kiedy powstała dwunożność?" jest mniej precyzyjne, niż się wydaje. Czy za jej początek uznać pierwsze okazjonalne stawanie na dwóch nogach? Habitualne poruszanie się dwunożne przy zachowaniu intensywnej arborealności? A może anatomiczny układ miednicy umożliwiający stabilizację w fazie podporu, przyśrodkowe ustawienie palucha, wysklepienie stopy czy współczesna kinematyka przetaczania stopy i ekonomiczny długodystansowy marsz? Każda z tych cech ma własną historię, a ich pojawienie się nie było jednoczesne. Ewolucja dwunożności jest zatem przykładem ewolucji mozaikowej, podobnie jak wcześniejsze przemiany czaszki, szczęki czy ucha ssaków.

Nie istnieje jeden anatomiczny "przełącznik". Przesunięcie otworu wielkiego wpływa na równowagę głowy względem kręgosłupa, podczas gdy krótsza i szersza górna część miednicy zmienia działanie mięśni pośladkowych, które stabilizują ciało w fazie podporu na jednej kończynie. Kąt kości udowej zbliża kolana ku osi ciała, pomagając utrzymać środek ciężkości nad stopą, a zmiany w samym kolanie umożliwiają wydajne przenoszenie obciążeń w wyproście. Krzywizny kręgosłupa z kolei pomagają pozycjonować tułów nad miednicą. Stopa stopniowo traci funkcję chwytnej dłoni na rzecz właściwości sztywnej dźwigni, zdolnej magazynować i oddawać energię sprężystą.

Każdy z tych elementów wiąże się jednak z kompromisem. Szeroka miednica pozwala stabilizować ciało podczas chodu, ale zmienia mechanikę biodra i kanału rodnego. Przywiedziony paluch

poprawia funkcję stopy jako dźwigni podczas wybicia, lecz ogranicza zdolność chwytania gałęzi. Dłuższe kończyny dolne mogą obniżać koszt transportu na ziemi, ale zmieniają kompetencje wspinaczkowe. Pełna specjalizacja do naziemnego chodu oznacza więc utratę części zdolności przodków. Ewolucyjna innowacja nie jest darmowym dodatkiem; rekonfiguruje bilans możliwości.

Dwunożność jako mozaika eksperymentów adaptacyjnych

W tym kontekście szczególnie pouczające są tropy z Laetoli. Klasyczne ślady ze stanowiska G, datowane na około 3,66 mln lat, stanowią bezpośredni dowód dwunożnego chodu pliocenowych homininów i zazwyczaj przypisuje się je **Australopithecus afarensis**. Jednak ponowna analiza enigmatycznego stanowiska A wykazała, że w tym samym czasie i na tym samym obszarze mógł poruszać się inny hominin, którego stopa i sposób chodu różniły się od twórców tropów G. Badania z 2021 roku interpretują ślady A jako należące do dwunożnego hominina o bardziej pierwotnej morfologii stopy i nietypowej kinematyce, co sugeruje koegzystencję co najmniej dwóch form dwunożności. Odkrycie to podważa wizję jednej, prostoliniowej sekwencji: „prymitywne chodzenie → coraz lepsze chodzenie → człowiek". W pliocenie mogło równocześnie istnieć kilka eksperymentów lokomocyjnych; różne homininy mogły osiągać funkcjonalną dwunożność za pomocą nieidentycznych konfiguracji stopy, stawu biodrowego i kończyny dolnej. Nie wiemy jeszcze, które z tych rozwiązań reprezentują linie prowadzące ku **Homo**, a które były jedynie bocznymi eksperymentami ewolucyjnymi.

Warto zauważyć, że sama Laetoli nie dokumentuje w pełni współczesnej biomechaniki człowieka. Analizy modelujące powstawanie tropów wskazują, że ślady pliocenowe wykazują pewne właściwości ludzkiego chodu, w tym kontakt pięty, lecz różnią się wzorcem napędu stopy. Najstarsze znane ślady wyraźnie wskazujące na w pełni nowoczesną kinematykę typu pięta-podeszwa-palce pochodzą dopiero z wczesnego plejstocenu w Ileret w Kenii i wiąże się je z przedstawicielami rodzaju **Homo**.

Australopithecus afarensis jest pod tym względem formą przejściową nie dlatego, że był „w połowie małpą, w połowie człowiekiem", lecz ponieważ jego anatomia łączyła sprawną dwunożność z cechami użytecznymi podczas wspinaczki. U „Lucy" i innych okazów miednica, kość udowa i kolano wykazują adaptacje do chodu dwunożnego, podczas gdy proporcje kończyn, budowa obręczy barkowej czy zakrzywienie paliczków wskazują, że wykorzystanie drzew nie zostało całkowicie porzucone.

Taką kombinację cech dawniej interpretowano jako niedoskonały etap przejściowy. Trafniej jest jednak traktować ją jako skuteczny, utrzymujący się przez setki tysięcy lat sposób życia w mozaikowym środowisku. Taka perspektywa rzuca nowe światło na klasyczną hipotezę sawanny. Autor książki lokalizuje „utrwalenie dwunożności" w okresie 2–3 mln lat temu, kiedy rozszerzanie otwartych przestrzeni miało zmuszać homininy do zmiany lokomocji. Tymczasem habitualna dwunożność istniała już co najmniej kilka milionów lat wcześniej.

Nie oznacza to jednak, że późniejsze otwieranie krajobrazu było nieistotne. Mogło ono silnie wpływać na udoskonalenie naziemnego chodu, długość kończyn, mobilność, dietę czy termoregulację i późniejszą ewolucję rodzaju **Homo**, ale nie może wyjaśniać samego początku dwunożności. Współczesna rekonstrukcja paleośrodowisk odchodzi zresztą od prostej osi „las kontra sawanna". Badania izotopów gleby, szkliwa zębów, faun towarzyszących, pyłków, fitolitów oraz proxy geochemicznych ukazują krajobrazy mozaikowe: las galeriowy może przylegać do otwartej murawy, zarośla do brzegu jeziora, a wilgotna dolina do suchego wyniesienia. To, czego doświadcza zwierzę, zależy nie od abstrakcyjnej kategorii biomu, lecz od przestrzennego układu zasobów w zasięgu jego codziennej aktywności.

Najnowsze przeglądy podkreślają również, że zależność między klimatem a ewolucją człowieka pozostaje trudna do wykazania na poziomie przyczynowym. Przegląd morskich archiwów paleoklimatycznych z 2025 roku stwierdza wprost, że związek ten jest złożony, a konkretne mechanizmy nie są jeszcze wystarczająco rozpoznane. Nie wystarczy zatem wykazać, że pojawienie się nowego gatunku z grubsza odpowiada okresowi osuszania lub wzrostu zmienności; rozdzielczość datowania, lokalność zapisu środowiskowego i niepełność dokumentacji kopalnej mogą tworzyć pozorne korelacje.

Historia hipotez klimatycznych pokazuje ewolucję samego pytania. Klasyczna hipoteza sawannowa kładła nacisk na kierunkowe wysychanie. Elisabeth Vrba w teorii **turnover pulse** podkreślała natomiast, że długotrwałe zmiany klimatu mogą wywoływać skoordynowane epizody specjacji, wymierania i migracji w wielu kladach. Richard Potts zaproponował później koncepcję **variability selection**, według której główną presją nie musiał być jeden stabilny typ środowiska, lecz zmienność sama w sobie: przewagę zyskiwały organizmy zdolne do funkcjonowania w szerokim zakresie warunków, modyfikowania zachowań i eksploatowania różnych zasobów. Współczesne opracowania historii środowiskowej człowieka podtrzymują znaczenie adaptacyjności wobec niepewności jako silnego motywu, choć nie czynią z niego jedynego uniwersalnego mechanizmu.

Koncepcja zmienności staje się szczególnie interesująca w połączeniu z riftingiem. Aktywna tektonika może wzmacniać przestrzenną mozaikowość, podczas gdy orbitalnie sterowane zmiany klimatu powodują temporalne przesuwanie granic jezior, zarośli, lasów i obszarów trawiastych.

Organizm żyjący w takim świecie nie jest selekcjonowany wyłącznie do „sawanny” albo „lasu”, lecz do przemieszczania się pomiędzy zmieniającymi się fragmentami siedlisk. To właśnie w tym kontekście dwunożność mogła z czasem uzyskać dodatkową wartość – jako sposób ekonomicznego przemieszczania się między rozproszonymi zasobami – choć byłoby nieuprawnione twierdzić, że taki mechanizm sam w sobie wystarcza do wyjaśnienia jej powstania.

Rozdzielenie pochodzenia cechy od jej optymalizacji

Co więcej, klimat Afryki nie ewoluował według jednej, prostej trajektorii ku coraz większej suchości; regionalne archiwa hydroklimatyczne wskazują często na przeciwstawne trendy. W przypadku południowej części Afryki Wschodniej zapis jeziorny z ostatnich około 1,3 mln lat sugeruje nawet długofalowe przejście ku warunkom bardziej wilgotnym, choć w kontekście rosnącej zmienności. Z kolei badania Chew Bahir z południowej Etiopii ukazują następujące po sobie fazy stabilizacji i okresy silnej zmienności hydroklimatycznej, których późniejsze epizody nakładały się chronologicznie na istotne przemiany technologiczne i populacyjne. Korelacje te są cenne, lecz wciąż nie stanowią dowodu na to, że konkretny skok klimatyczny "wyprodukował" konkretną innowację biologiczną. Z podobną ostrożnością należy traktować argument efektywności energetycznej.

Autor książki zauważa, że chód dwunożny okazał się znacznie wydajniejszy energetycznie niż czworonożny chód kostkowy małp człekokształtnych, co wiąże on z późniejszą mobilnością długodystansową **Homo erectus**. Dla współczesnego człowieka ekonomia chodu jest rzeczywiście znakomita: długie kończyny dolne, odpowiednie proporcje segmentów, wykorzystanie wahadłowego ruchu środka masy oraz magazynowanie energii sprężystej znacząco obniżają koszt pokonywania odległości. Nie wynika z tego jednak, że ten poziom efektywności występował u najstarszych homininów ani że oszczędność energii była pierwotną przyczyną ich pionizacji. Korzyść biomechaniczna jest bowiem właściwością całego systemu. Jeśli przodek posiadał krótkie kończyny dolne, odmienną stopę i miednicę oraz wciąż często się wspinał, koszt jego dwunożnego chodu mógł istotnie odbiegać od kosztu współczesnego człowieka. Ewolucja mogła zatem najpierw utrwalić dwunożność z innych powodów, a dopiero później, poprzez dobór, stopniowo zwiększać jej ekonomię. Jest to kolejny przypadek, w którym należy rozdzielić pochodzenie cechy od późniejszej optymalizacji jej funkcji. Podobnie wygląda kwestia hipotezy termoregulacyjnej.

Pionowa postawa może zmniejszać powierzchnię ciała eksponowaną na bezpośrednie promieniowanie słoneczne w południe i wynosić organizm ponad silnie nagrzaną warstwę powietrza tuż nad gruntem, gdzie prędkość wiatru bywa niższa. Utrata większości owłosienia,

rozwinięte pocenie ekrynowe i smukłe proporcje ciała mogły następnie stworzyć wyjątkowo skuteczny system odprowadzania ciepła podczas aktywności w gorących, otwartych środowiskach. Autor książki przedstawia zatem termoregulację nie jako przyczynę, lecz jako jedno z kluczowych następstw pionizacji.

Dwunożność nie była wynikiem potrzeby termoregulacji ani impulsem do stworzenia narzędzi

Hipoteza ta jest fizycznie sensowna, lecz chronologicznie zbyt słaba, by wyjaśniać moment powstania pierwszej dwunożności. Najstarsze możliwe homininy żyły bowiem na długo przed wykształceniem się wysoce wyspecjalizowanej anatomii termoregulacyjnej późnego **Homo** i zamieszkiwały środowiska częściowo zalesione. Nie wiemy nawet dokładnie, kiedy w linii ludzkiej doszło do zasadniczej redukcji owłosienia ciała ani kiedy dzisiejsza intensywność pocenia ekrynowego stała się normą. Termoregulacja może zatem dobrze tłumaczyć późniejszą selekcję pewnych właściwości ciała wyprostowanego, ale słabo wyjaśnia pierwszy krok dokonany około 6–7 mln lat temu.

Jeszcze później pojawił się pakiet adaptacji związanych z długodystansowym chodem i biegiem rodzaju **Homo**. Wraz z pojawieniem się form o bardziej współczesnych proporcjach ciała, w tym **Homo erectus** sensu lato, kończyny dolne wyraźnie się wydłużyły, stopa wyspecjalizowała do lokomocji naziemnej, a zależność od wspinaczki zmalała. Hipoteza biegu wytrzymałościowego Bramble'a i Liebermana wiąże część anatomii rodzaju **Homo** z możliwością długotrwałego biegu, potencjalnie przydatnego podczas polowań wytrzymałościowych lub przemieszczania się między rozproszonymi zasobami.

Nie jest to jednak teoria genezy dwunożności, lecz opis późniejszego przekształcenia organizmu, który już był dwunożny. Autor książki łączy uwolnienie kończyn górnych z manipulacją, transportem pokarmu i produkcją narzędzi, a także ze sprzężeniem prowadzącym do rozwoju mózgu. Historia nauki zna rzeczywiście bardzo wpływową intuicję „wolnych rąk” – już Darwin uważał, że pionizacja i uwolnienie kończyn przednich stworzyły warunki dla manipulacji i technologii. Sam kierunek tej zależności jest jednak bardziej skomplikowany.

Po pierwsze, ręce naczelnych były narządami złożonej manipulacji na długo przed powstaniem człowieczej dwunożności. Chwyt, dotyk, precyzyjna kontrola palców oraz koordynacja oko-ręka wywodzą się z życia nadrzewnego. Dwunożność nie "wynalazła ręki"; zmieniła ograniczenia jej użycia. Po drugie, wytwarzanie i używanie narzędzi nie jest domeną wyłącznie człowieka czy

rodzaju **Homo**. Szympansy, kapucynki i inne zwierzęta posługują się narzędziami, choć skala kumulatywnej technologii ludzkiej pozostaje nieporównywalna. Po trzecie, zapis archeologiczny całkowicie podważył prostą sekwencję „najpierw **Homo**, potem narzędzie". Stanowisko Lomekwi 3 w Kenii zawiera narzędzia kamienne datowane na około 3,3 mln lat, co czyni je o pół miliona lat starszymi od najwcześniejszych powszechnie przyjmowanych skamieniałości rodzaju **Homo**.

Ewolucja jako mozaika sprzężeń i eksperymentów

Autorzy rekonstrukcji paleoekologicznej umieszczają stanowisko w środowisku zalesionym. Produkcja narzędzi kamiennych pojawia się zatem w zapisie przed wielkim rozwojem mózgowia rodzaju **Homo** i nie wymaga świata ograniczonego do otwartej sawanny. Zależność ręka-narzędzie-mózg powinna być zatem modelowana jako sprzężenie zwrotne, a nie linearny ciąg. Naczelna ręka umożliwia manipulację; częstsza dwunożność zwiększa zakres sytuacji, w których ręce mogą transportować i przetwarzać obiekty podczas lokomocji. Technologia z kolei może zwiększać dostępność wysokoenergetycznego pożywienia, co oddziałuje na energetykę organizmu. Większy mózg rozwija możliwości uczenia się i planowania, podnosząc wartość technologii, która z kolei tworzy nowe środowisko selekcyjne dla zdolności manualnych, komunikacji i społecznego uczenia się.

Żadne pojedyncze ogniwo nie musi być pierwszą przyczyną całego układu. Taki model dobrze odpowiada obserwowanej chronologii rozwoju mózgu. Najwcześniejsze homininy i australopiteki były dwunożne, mimo że ich pojemność mózgowa pozostawała bliższa wielkim małpom niż późniejszym przedstawicielom **Homo**. Dwunożność wyprzedza więc silną encefalizację o kilka milionów lat. Wystarczy to, aby odrzucić intuicję, że wyprostowany chód był prostym skutkiem lub bezpośrednim towarzyszem rozwoju wielkiego mózgu. Późniejszy wzrost mózgowia wymagał nie tylko „uwolnienia ręki", lecz zmiany całego budżetu energetycznego organizmu. Tkanka nerwowa jest kosztowna metabolicznie – u człowieka mózg dorosłego zużywa około jednej piątej energii spoczynkowej, mimo niewielkiego udziału w masie ciała. Modele ewolucji rodzaju **Homo** wiążą encefalizację z kombinacją lepszej jakości diety, zmian wielkości ciała, mobilności, magazynowania tłuszczu, spowolnienia ontogenezy, współpracy społecznej i późniejszej obróbki pokarmu. Analizy energetyki rodzaju **Homo** podkreślają reorganizację całego bilansu kosztów utrzymania organizmu, a nie pojedynczy mechanizm ręka-narzędzie-mózg.

Podobnego rozdzielenia wymaga relacja między dwunożnością a ludzką miednicą. Miednica nie jest wyłącznie elementem lokomocyjnym; jednocześnie przenosi ciężar tułowia, kotwiczy mięśnie, chroni narządy i tworzy kanał rodny. Tradycyjna „hipoteza dylematu położniczego" zakładała

konflikt pomiędzy miednicą korzystną dla ekonomicznego chodu a taką, która byłaby wystarczająco szeroka dla porodu wielkogłowego noworodka. Współczesne badania wskazują jednak na większą złożoność: znaczenie mają energetyczne granice ciąży, termoregulacja, stabilność dna miednicy, wymiary płodu, zmienność płciowa i populacyjna oraz wielowymiarowa biomechanika chodu. Ludzka miednica nie jest więc prostym kompromisem dwóch sił, lecz węzłem wielu presji funkcjonalnych.

W tym kontekście istotne staje się pojęcie lokomocyjnej różnorodności. Przyzwyczajenie do współczesnego chodu człowieka sprawia, że łatwo uznać go za nieuchronny etap końcowy. Tymczasem pliocen dostarcza dowodów na współistnienie odmiennych sposobów dwunożności. Laetoli wskazuje co najmniej dwa typy tropów, a stopa z Woranso-Mille sprzed około 3,4 mln lat zachowuje bardziej odchylony paluch niż znany u **Australopithecus afarensis**. Selekcja eksperymentowała więc z różnymi konfiguracjami stopy i lokomocji, z których tylko część weszła do późniejszej historii rodzaju **Homo**. Słowo „eksperymentowała" jest oczywiście metaforą – nie istniał projektant porównujący kolejne prototypy.

Równolegle istniejące populacje posiadały odmienne kombinacje cech, na które działały różne środowiska selekcyjne. Niektóre linie zanikły, inne przetrwały. Z perspektywy współczesnej widzimy tylko jedną pozostałą linię homininów – siebie – co tworzy złudzenie, że cała wcześniejsza historia była drogą do **Homo sapiens**. Skamieniałości odsłaniają natomiast coś przeciwnego: przez znaczną część historii na Ziemi współistniało kilka linii, a człowiecza ewolucja przypomina raczej rozgałęziający się krzew z licznymi zakończonymi gałęziami. Również „afrykańskość" tej historii wymaga właściwego rozumienia. Afryka nie była jedną jednostką ekologiczną. W późnym miocenie, pliocenie i plejstocenie istniały w niej ogromne różnice między strefą równikową, basenem Czadu, Afarem, wyżynami etiopskimi, regionem Turkana, wschodnioafrykańskimi wyżynami, południem kontynentu i jego północnymi korytarzami. Populacje homininów mogły okresowo łączyć się w fazach wilgotnych i fragmentować podczas faz suchych.

Dzisiejszy model pochodzenia naszego gatunku również coraz mniej przypomina historię jednej małej populacji powstałej w jednym „ogrodzie Eden". Autor książki lokuje anatomicznie współczesnego **Homo sapiens** około 200 tys. lat temu, co odzwierciedla wcześniejszy stan wiedzy, lecz wymaga aktualizacji. Skamieniałości z Jebel Irhoud w Maroku datowane są na około 315 ± 34 tys. lat i wykazują mozaikę cech: stosunkowo współczesną twarz i uzębienie obok bardziej archaicznego kształtu mózgoczaszki. Odkrycia te wzmocniły modele pan-afrykańskie, według których cechy charakterystyczne dla **Homo sapiens** mogły powstawać i łączyć się stopniowo w sieci populacji rozsianych po kontynencie, a nie pojawić się w jednym miejscu i momencie. Historia naszego gatunku powtarza zatem schemat obecny w historii dwunożności: najpierw mozaika cech,

potem różne kombinacje, wielokrotne kontakty populacyjne i dopiero na końcu konfiguracja, którą z perspektywy teraźniejszości nazywamy „współczesną”. Nie ma ostrej granicy, po jednej stronie której stoi „przodek”, a po drugiej nagle pełny człowiek.

Dwunożność jako wieloprzyczynowa historia etapowa

Ludzka dwunożność stanowi znakomity przykład ewolucji systemowej. Nie wystarczy tu wyjaśnić kształtu jednej kości; należy uwzględnić położenie głowy, kręgosłup, miednicę, kończyny dolne i stopę, a także mięśnie, równowagę, układ przedsionkowy, termoregulację, energetykę, sposób zdobywania pożywienia, reprodukcję, zachowania społeczne oraz strukturę środowiska. Każda z tych warstw może ograniczać pozostałe, dlatego żadna pojedyncza klasyczna hipoteza genezy dwunożności nie jest dziś wystarczająca. Hipoteza sawannowa słusznie zwraca uwagę na konsekwencje otwartych przestrzeni, lecz kłóci się z wiekiem i paleoekologią najstarszych homininów. Hipoteza termoregulacyjna identyfikuje realną korzyść postawy pionowej, ale prawdopodobnie odnosi się do późniejszych etapów zasiedlania otwartych środowisk. Hipoteza energetyczna trafnie ujmuje zalety późnego ludzkiego marszu, lecz nie wyjaśnia samej początkowej pionizacji. Z kolei hipotezy transportu pożywienia i provisioning wskazują na znaczenie wolnych rąk, choć wymagają trudnych do zweryfikowania założeń o strukturze społecznej bardzo wczesnych homininów. Hipoteza posturalnego żerowania oraz modele nadrzewnych antecedencji dobrze odpowiadają mozaikowej anatomii najstarszych form, ale również nie obejmują wszystkich późniejszych etapów. Najbardziej dojrzałym stanowiskiem autora jest więc przyjęcie **wieloprzyczynowej historii etapowej**.

Zachowania dwunożne mogły mieć antecedencje nadrzewne. Początkowa selekcja mogła dotyczyć żerowania, stabilizacji ciała, przemieszczania się między podporami i sporadycznej lokomocji naziemnej. Wraz ze zmianą środowisk i rosnącym znaczeniem ruchu na ziemi zwiększała się korzyść z habitualnego dwunożnego chodu. Później selekcja mogła doskonalić ekonomię długodystansowego przemieszczania, termoregulację, transport obiektów i zdolność biegu. Jeszcze później technologia i organizacja społeczna zaczęły tworzyć własne sprzężenia z anatomią.

Takie ujęcie nie jest nieokreślonym kompromisem polegającym na stwierdzeniu, że „wszystko miało trochę znaczenia”. Przeciwnie – narzuca ono znacznie bardziej rygorystyczny program badawczy: dla każdej hipotezy trzeba wskazać **konkretny etap**, **konkretną cechę anatomiczną**, **konkretny przedział czasu** i **konkretny mechanizm selekcyjny**. Termoregulacja nie musi wyjaśniać późnomioceńskiego femuru, aby mogła wyjaśniać część

późniejszej anatomii **Homo**. Transport nie musi wywoływać pierwszej pionizacji, by uwolnione ręce mogły później zwiększać wartość ekonomiczną dwunożności.

W ten sposób hipotezy przestają walczyć o tytuł jedynej „przyczyny człowieka" i stają się komponentami modelu historycznego. Najgłębsza korekta w książce dotyczy samego języka konieczności. Ryft nie „wymusił" dwunożności, sawanna nie „zmusiła" homininów do opuszczenia drzew, wolne ręce nie „spowodowały" wielkiego mózgu, a pionizacja nie „musiała" prowadzić do **Homo sapiens**. Geologia i klimat zmieniały rozkład prawdopodobieństwa sukcesu różnych wariantów. Ewolucja działała na już istniejącą zmienność; niektóre populacje wygasały, inne dzieliły się i kontaktowały ponownie, a ich cechy zyskiwały nowe znaczenie w zmieniającym się środowisku. To właśnie tutaj koncepcja **"czasu jako innowatora"** osiąga bardziej precyzyjne znaczenie.

Czas nie przekształcił małpy w człowieka. Pozwolił natomiast na sekwencyjne kumulowanie modyfikacji, z których każda zmieniała warunki dla następnej. Okazjonalna pionizacja mogła poprzedzać habitualny chód, a ten z kolei współczesną stopę. Dwunożność poprzedzała narzędzia kamienne, choć zdolności manualne poprzedzały dwunożność. Narzędzia kamienne wyprzedziły wielki mózg, ale później większy mózg zwiększał złożoność technologii. Technologia zmieniała dietę, mobilność i strukturę społeczną, co z kolei wpływało na dalszą selekcję. Człowiek nie jest więc wynikiem jednej przyczyny, lecz **wielokrotnie zamykających się sprzężeń**.

Szczególnie wymowne jest przy tym zestawienie dwóch dat: możliwej habitualnej dwunożności **Sahelanthropus** około 7 mln lat temu oraz narzędzi Lomekwi około 3,3 mln lat temu. Między tymi punktami mieszczą się niemal cztery miliony lat ewolucji lokomocyjnej, zanim w zapisie pojawia się konkretna technologia kamienna. Następne ponad milion lat dzieli Lomekwi od bardziej współczesnych proporcji ciała wczesnego **Homo**. Kolejne prawie półtora miliona lat oddziela wczesnego **Homo erectus** od najstarszych znanych przedstawicieli naszej własnej morfologicznej linii **Homo sapiens**.

Człowiek jako palimpsest: konsiliencja dowodów od geologii po genom

To nie eksplozja, lecz wielowarstwowe odkładanie zmian. Istotne jest zrozumienie, że każda z tych przemian pozostawiała materialne ślady w różnych archiwach dostępnych współczesnej nauce. Kość udowa rejestruje rozkład obciążeń, miednica zachowuje informacje o lokomocji i porodzie, a paliczki świadczą o kompetencjach wspinaczkowych. Tropy dokumentują rzeczywiste zachowanie w

ruchu, a nie jedynie potencjalną funkcję kości. Izotopy szkliwa informują o diecie i środowisku, osady jeziorne przechowują sygnały hydroklimatyczne, zaś tephra wulkaniczna pozwala budować chronologię. Narzędzia kamienne dokumentują zachowania technologiczne, natomiast genomy współczesnych i archaicznych populacji odsłaniają przepływ genów, liczebność grup i selekcję.

Paleoantropologia jest więc nauką szczególnie zależną od konsiliencji – zgodności niezależnych źródeł. Sama kość nie wyjaśnia przyczyny danej adaptacji, klimat nie wskazuje, jaki fenotyp był selekcjonowany, a gen nie mówi, w jakim środowisku osiągnął przewagę. Dopiero ich synteza pozwala budować historyczne wyjaśnienie, przy czym każda kolejna warstwa musi zachować własną niepewność. Właśnie dlatego Ryft Wschodnioafrykański ma dla historii człowieka podwójne znaczenie: był częścią środowiska ewolucji, ale jest także niezwykłą maszyną zachowywania i odsłaniania jej śladów. Subsydencja tworzyła baseny gromadzące osady, wulkanizm dostarczał warstw popiołów nadających się do datowania izotopowego, a późniejsza erozja przecinała te serie, odsłaniając dawne powierzchnie. Fakt, że znamy tak wielu homininów właśnie z Afaru, Turkany czy Olduvai, jest wynikiem zarówno biologicznej historii populacji, jak i geologicznej historii archiwizacji.

Mamy tu do czynienia z paradoksem znanym z paleontologii Grenlandii: geologia jednocześnie wpływa na życie i decyduje, które jego fragmenty zostaną zachowane dla przyszłego obserwatora. Krajobraz ryftowy mógł zmieniać przepływ genów między populacjami, lecz ten sam basen po milionach lat dostarczył kości, na podstawie których rekonstruujemy owo rozdzielenie. Proces i dokument procesu powstają częściowo dzięki tej samej dynamice planety.

Dwunożność nie jest zatem jedynie cechą anatomiczną; to długi eksperyment historyczny na styku geologii, ekologii, biomechaniki i zachowania. Nasza miednica, kolano, stopa i kręgosłup nie są konstrukcjami zaprojektowanymi dla abstrakcyjnego „chodzenia", lecz odziedziczonym rezultatem milionów lat kompromisów między wspinaniem, stabilnością, transportem, energetyką, termoregulacją, rozrodem a różnymi formami mobilności. W tym świetle „wyprostowanie człowieka" traci swój dawny symboliczny sens. Nie było jednego biologicznego momentu, w którym zwierzę pochylone stało się istotą wyprostowaną, a wolne dłonie otworzyły prostą drogę ku rozumowi. Dwunożność istniała przy mózgu niewiele większym niż u innych małp, a narzędzia mogły powstawać jeszcze przed pojawieniem się rodzaju **Homo**.

Złożoność poznawcza narastała później. Ewolucyjna chronologia odwraca więc starą ikonografię „marszu postępu": najpierw pojawiło się ciało zdolne do poruszania się na dwóch nogach, a znacznie później mózg, który potrafił zapytać, dlaczego tak się dzieje. Kolejny poziom tej historii prowadzi od kości ku genomowi. Tam ślady środowiska nie są już odczytywane z kąta kości udowej czy kształtu stopy, lecz z częstości alleli, duplikacji, wariantów regulatorowych i sygnałów selekcji.

Pigmentacja skóry zapisuje historię promieniowania ultrafioletowego i migracji; aktywność laktazy – historię pasterstwa; liczba kopii **AMY1** i inne warianty metaboliczne – historię diet; adaptacje wysokościowe zaś pokazują molekularne odpowiedzi populacji na hipoksję. Ludzkie DNA staje się więc palimpsestem geografii, diety, klimatu, patogenów i kultury – archiwum, w którym historia środowiska została zapisana nie jako obraz przeszłości, lecz jako zmieniona statystyka dziedziczonych wariantów.

Po przejściu od kosmicznego pochodzenia materii, przez geologię Ziemi, tlenową przebudowę atmosfery, ruch kontynentów i masowe wymierania, aż po ewolucję wzroku i dwunożności, można wreszcie zapytać o najbardziej dosłowny zapis historii we współczesnym człowieku: genom. Nie jest on jednak kroniką w zwyczajnym rozumieniu tego słowa. W DNA nie istnieją zdania mówiące: „nadeszło zlodowacenie" czy „przodkowie zamieszkali na Wyżynie Tybetańskiej". Historia środowiska zostawia ślad inaczej: zmienia prawdopodobieństwo przeżycia i reprodukcji nosicieli określonych wariantów, a przez to – po wielu pokoleniach – modyfikuje częstości alleli, długości haplotypów, strukturę nierównowagi sprzężeń, rozkład mutacji i genealogie fragmentów chromosomów.

Genom jest zatem archiwum statystycznym, nie narracyjnym. Autor książki ujmuje ten problem poprzez badania Jonathana Pritcharda oraz koncepcję genomowych „paszportów ewolucyjnych", wskazując, że ślady niedawnego doboru można odnajdywać w architekturze haplotypów i częstościach wariantów. Ta intuicja jest trafna, lecz wymaga istotnego rozwinięcia.

Genom jako palimpsest złożonych procesów adaptacyjnych

Genetyka populacyjna nie odczytuje bowiem adaptacji z obecności pojedynczego „dobrego genu". Próbuje raczej oddzielić skutki selekcji od efektów dryfu genetycznego, migracji, zmian wielkości populacji, efektów założycielskich czy domieszek. Wszystkie te procesy potrafią bowiem wytwarzać wzory, które powierzchownie przypominają dobór naturalny. Klasycznym przykładem są analizy **extended haplotype homozygosity**: jeśli korzystny wariant szybko zwiększa swoją częstość, może „pociągnąć" za sobą sąsiednie fragmenty chromosomu szybciej, niż rekombinacja zdąży je rozdrobnić. W pobliżu takiego wariantu obserwujemy wówczas długi i stosunkowo mało zróżnicowany haplotyp. Statystyka iHS (**integrated haplotype score**), rozwijana m.in. przez Benjamina Voighta i Jonathana Pritcharda, pozwoliła zidentyfikować setki obszarów będących kandydatami na ślady niedawnej selekcji w ludzkim genomie. Inne metody wykorzystują skrajne różnice częstości alleli między populacjami (jak F_ST), kontrasty haplotypowe (XP-EHH) lub

zaburzenia spektrum częstości alleli. Każda z nich bada inny fragment procesu i każda jest w inny sposób podatna na zakłócenia demograficzne.

To właśnie dlatego określenie „selective sweep", użyte przez autora książki, nie może być stosowane jako synonim każdej adaptacji. Klasyczne, „twarde" **selective sweep** zachodzi wtedy, gdy nowa korzystna mutacja powstaje raz i szybko rozprzestrzenia się w populacji, pociągając za sobą otaczający haplotyp. Wiele ludzkich adaptacji przebiegało jednak jako **soft sweeps** – selekcja działała wówczas na warianty istniejące już wcześniej w populacji lub na kilka funkcjonalnie podobnych wariantów powstałych niezależnie. Jeszcze inne cechy, takie jak wzrost, metabolizm czy odpowiedzi immunologiczne, mają architekturę poligenową; niewielkie zmiany częstości bardzo wielu alleli mogą tu prowadzić do przesunięcia średniej wartości cechy bez pozostawiania spektakularnego śladu wokół pojedynczego locus.

Genom człowieka jest więc palimpsestem, ponieważ różne procesy zapisują się na tych samych chromosomach jeden na drugim. Dawny sygnał selekcji może zostać osłabiony przez rekombinację, a migracja może przynieść wariant wyewoluowany w innej populacji. Dryf z kolei potrafi zwiększyć częstość allelu bez związku z jego funkcją, zaś późniejsza selekcja może działać na haplotyp odziedziczony po wcześniejszym epizodzie domieszki. W genomie nie istnieje jedna warstwa czasu – są w nim nałożone genealogie o różnych głębokościach.

Rewolucję metodologiczną przyniosło pradawne DNA. Zamiast wnioskować wyłącznie z dzisiejszego rozkładu alleli, możemy coraz częściej obserwować ich częstość w kolejnych próbkach historycznych. Analizy tysięcy genomów pradawnych Eurazjatów pozwalają rekonstruować trajektorie wariantów związanych m.in. z dietą, odpornością i pigmentacją, co pomaga odróżnić selekcję od zmian wynikających z migracji populacji. Jest to zasadnicza różnica epistemologiczna: genomika populacyjna przechodzi od rekonstruowania historii wyłącznie na podstawie współczesnego stanu rzeczy ku dysponowaniu częściową serią czasową samej ewolucji. Jednocześnie rozwój metod opartych na grafach genealogicznych i **ancestral recombination graphs** pozwala rekonstruować odmienne drzewa dla kolejnych fragmentów genomu, ponieważ rekombinacja sprawia, że każdy chromosom jest mozaiką odcinków posiadających nieco inną historię. Współczesna genetyka ewolucyjna nie traktuje więc ludzkiego genomu jako jednej genealogii, lecz jako ogromny zbiór lokalnych genealogii splecionych przez rekombinację. Już sama ta właściwość czyni metaforę palimpsestu bardziej trafną niż metaforę księgi.

Pigmentacja jako mozaikowy kompromis między UV a witaminą D

Autor książki rozpoczyna przykłady adaptacji od pigmentacji, łącząc intensywność promieniowania ultrafioletowego z ochroną folianów oraz potrzebą skórnej syntezy witaminy D, wskazując na geny takie jak **SLC24A5** i **KITLG**. Jest to właściwy kierunek analizy, jednak stwierdzenie, że ciemna skóra „uniemożliwiała" syntezę witaminy D w Europie, byłoby biologicznie nadmierne. Silniejsza pigmentacja zmniejsza efektywność fotochemicznej produkcji tej witaminy w warunkach słabego UVB, lecz nie oznacza całkowitego zahamowania procesu.

Równie istotne są dieta, pora roku, szerokość geograficzna, ubiór oraz czas ekspozycji. Ewolucję ludzkiej pigmentacji należy osadzić przede wszystkim w kontekście utraty znacznej części funkcjonalnego owłosienia ciała. U aktywnego, długodystansowo poruszającego się **Homo** zwiększona zdolność chłodzenia poprzez parowanie potu prawdopodobnie współewoluowała z redukcją futra. Odsłonięta skóra znalazła się jednak pod silniejszą presją promieniowania UV. Trwała, bogata w eumelaninę pigmentacja w wysokich szerokościach UV Afryki jest interpretowana jako adaptacja fotoprotekcyjna. W klasycznym modelu Jablonski i Chaplin zwracają szczególną uwagę na ochronę folianów i funkcji reprodukcyjnych, choć skala wpływu fotodegradacji folianów w naturalnych warunkach wciąż budzi pewne spory. Melanina nie działa przy tym jak zwykła "farba skóry". Melanosomy wytwarzane przez melanocyty są przekazywane keratynocytom i rozmieszczane tak, by zwiększyć ochronę jądra komórkowego przed promieniowaniem. Eumelanina pochłania i rozprasza promieniowanie oraz ogranicza część uszkodzeń oksydacyjnych. Różnice w pigmentacji populacyjnej wynikają w znacznie większym stopniu z liczby, wielkości, rozmieszczenia i trwałości melanosomów oraz regulacji melanogenezy niż z zasadniczych różnic w liczbie melanocytów. Kiedy populacje **Homo sapiens** zaczęły trwale zamieszkiwać wyższe szerokości geograficzne, zmienił się bilans selekcyjny.

Ilość UVB zdolnego inicjować w skórze przemianę 7-dehydrocholesterolu w witaminę D_3 staje się silnie sezonowa, a przy dużej pigmentacji synteza zachodzi wolniej. Utrzymanie wysokiego poziomu eumelaniny może wtedy generować koszt, szczególnie w środowisku o diecie ubogiej w naturalne źródła tej witaminy. Model adaptacyjny zakłada więc kompromis pomiędzy fotoprotekcją a przepuszczaniem wystarczającej ilości UVB do produkcji witaminy D.

Kluczowe jest jednak to, że depigmentacja nie powstała na świecie raz. Podobne fenotypy jaśniejszej skóry rozwinęły się częściowo niezależnymi drogami genetycznymi w różnych populacjach Eurazji. To doskonały przykład konwergencji: podobne środowisko selekcyjne może prowadzić do zbliżonego rezultatu fenotypowego poprzez odmienne warianty genomowe.

Pigmentacja jest cechą wysoce poligenową, a geny istotne w populacjach europejskich nie muszą odpowiadać dokładnie mechanizmom genomicznym różnic pigmentacyjnych w Azji czy Afryce.

Szczególnie wymowny jest **SLC24A5**. Wariant mający duży wpływ na jaśniejszą pigmentację osiągnął dziś bardzo wysoką częstość w Europie, lecz pradawne DNA pokazuje, że europejscy łowcy-zbieracze nie byli pod względem pigmentacji genetycznie jednorodni. Allel związany z jaśniejszą skórą rozprzestrzeniał się między innymi wraz z migracjami neolitycznych rolników pochodzenia anatolijskiego, a następnie podlegał dalszej selekcji. W przypadku **SLC45A2** trajektoria była częściowo odmienna i wariant zwiększał swoją częstość w Europie później. Dane pradawne obalają zatem potoczną wizję, jakoby „europejska jasna skóra" była jednolitym fenotypem obecnym od pierwszego zasiedlenia kontynentu. Ta historia ma także konsekwencję antropologiczną. Pigmentacja jest podatną na stosunkowo szybką selekcję cechą powierzchniową, silnie zależną od geograficznego reżimu UV i migracji. Nie stanowi dobrej miary całkowitego pokrewieństwa genomicznego. Dwie populacje mogą niezależnie wyewoluować podobniejszą pigmentację pod wpływem podobnego środowiska, pozostając bardziej odległe genealogicznie w większości genomu. Z biologicznego punktu widzenia kolor skóry jest więc szczególnie niebezpiecznym kandydatem na "skrót" opisujący całą historię człowieka.

Środowisko działa ponadto poprzez kulturę. Odzież, budownictwo, dieta bogata w tłuste ryby, magazynowanie żywności, a później suplementacja i współczesny styl życia zmieniają ekspozycję na UV oraz podaż witaminy D. Kultura może więc osłabić, zmienić albo odwrócić presję selekcyjną związaną z wcześniej czysto fizycznym parametrem środowiska. Już tutaj genom przestaje być wyłącznie zapisem natury: staje się częściowo zapisem **środowiska stworzonego przez człowieka**.

Laktazopersystencja jako efekt koewolucji genów i kultury

Jeszcze wyraźniejszym przykładem jest utrzymywanie aktywności laktazy u dorosłych. Autor książki słusznie wskazuje, że u większości ssaków oraz u znacznej części ludzi ekspresja laktazy spada po okresie karmienia mlekiem matki. W niektórych populacjach pojawiły się jednak warianty regulatorowe, które umożliwiają zachowanie wysokiej aktywności tego enzymu w dorosłości. Należy przy tym doprecyzować, że kluczowe warianty europejskiej laktazopersystencji nie są prostą mutacją genu LCT; znajdują się one w elementach regulatorowych w obrębie sąsiedniego genu MCM6, które sterują ekspresją LCT.

Z punktu widzenia biologii ewolucyjnej jest to kwestia fundamentalna. Adaptacja ta nie wymagała stworzenia nowego enzymu – ten sam białkowy mechanizm, który od zawsze trawił laktozę u niemowląt, został utrzymany w późniejszym etapie życia dzięki zmianie regulacji czasowej genu. Ewolucja zmodyfikowała zatem moment aktywacji funkcji, a nie samą naturę białka. Co więcej, laktazopersystencja wyewoluowała konwergentnie: o ile w populacjach europejskich dominuje wariant -13910*T, o tyle w różnych grupach pasterskich Afryki i Bliskiego Wschodu wysoką aktywność laktazy warunkują inne mutacje regulatorowe. Podobna praktyka kulturowa – regularne spożywanie świeżego mleka – wywołała zatem zbliżoną presję selekcyjną, na którą różne populacje odpowiedziały niezależnymi zmianami genomowymi. To podręcznikowy przykład koewolucji gen-kultura. Najpierw kultura zmienia środowisko: ludzie udomawiają zwierzęta i zaczynają pozyskiwać mleko, co tworzy nowy zasób dostępny po dzieciństwie. Następnie warianty pozwalające lepiej wykorzystać ten zasób zyskują przewagę adaptacyjną, a wzrost ich częstości może z kolei potęgować wartość gospodarki mlecznej. Geny zmieniają odpowiedź na kulturę, kultura zaś modyfikuje środowisko selekcji genów.

Autor książki sugeruje jednak zbyt uproszczony mechanizm, według którego świeże mleko miało być przede wszystkim sterylnym źródłem energii i płynów, szczególnie cennym w okresach suszy i głodu. Współczesne dane kreślą bardziej złożony obraz. Analiza około siedmiu tysięcy pozostałości tłuszczów mlecznych w neolitycznej ceramice wykazała, że mleczarstwo w Europie było rozpowszechnione na tysiące lat przed tym, zanim allel laktazopersystencji osiągnął wysoką częstość. Oznacza to, że ludzie bez tej zdolności również spożywali produkty mleczne, prawdopodobnie po fermentacji i przetworzeniu ograniczającym zawartość laktozy. Co więcej, sama skala prehistorycznego wykorzystywania mleka nie wyjaśnia w pełni szybkości selekcji europejskiego wariantu. Evershed i współpracownicy zaproponowali hipotezę, że nosiciele laktazopersystencji zyskiwali szczególnie silną przewagę w okresach głodu oraz zwiększonego obciążenia chorobami zakaźnymi. U osoby nieutrzymującej aktywności laktazy spożycie dużych ilości świeżego mleka może wywoływać objawy jelitowe, które zazwyczaj są jedynie dyskomfortem, lecz w połączeniu z niedożywieniem lub infekcyjną biegunką mogą zwiększać ryzyko odwodnienia i śmierci. Jeśli ten model jest trafny, jedna z najsilniejszych ludzkich adaptacji ostatnich czasów nie była prostym wynikiem „lubienia mleka”, lecz efektem splotu pasterstwa, głodu, zagęszczenia osadnictwa i chorób.

Równie istotne są różnice regionalne. Gospodarka mleczna rozwijała się w Europie, Afryce i Azji w odmiennych warunkach środowiskowych i na różnych podstawach kulturowych. Nie wszystkie populacje pasterskie osiągnęły wysoką częstość laktazopersystencji; fermentacja mogła redukować potrzebę takiej adaptacji, a inne elementy diety zmieniać jej wartość. Koewolucja gen-kultura nie

działa więc jak automat. Kulturę należy traktować jako modyfikator krajobrazu selekcyjnego, a nie jednolitą siłę zawsze prowadzącą do tego samego rezultatu.

Wariacje genomiczne jako zasób, a nie efekt rolnictwa

Autor wiąże zwiększenie liczby kopii genu **AMY1** z przejściem na dietę bogatą w zboża po rewolucji rolniczej. Jeszcze kilkanaście lat temu był to naturalny sposób interpretowania odkrycia, że populacje tradycyjnie spożywające dużo skrobi mają średnio więcej kopii **AMY1** niż grupy o dietach ubogich w ten składnik, a liczba kopii koreluje z ilością amylazy ślinowej. Locus amylazowy jest jednym z najbardziej strukturalnie zmiennych obszarów ludzkiego genomu. **AMY1** koduje amylazę ślinową inicjującą hydrolizę skrobi już w jamie ustnej, natomiast **AMY2A** i **AMY2B** odpowiadają przede wszystkim za produkcję amylazy trzustkowej. Analiza genomów przy użyciu sekwencjonowania długich odczytów ujawniła co najmniej 28 różnych architektur strukturalnych tego obszaru, a liczba kopii **AMY1** może u ludzi wahać się w niezwykle szerokim zakresie.

Kluczowe jest to, że duplikacje amylaz nie powstały dopiero wraz z rolnictwem. Region ten charakteryzuje się bardzo wysokim tempem mutacji strukturalnych – wielokrotnie dochodziło do niezależnych duplikacji i delecji na różnych tłach haplotypowych. W genomach neandertalczyków i denisowian badanych w analizie z 2024 roku rekonstruowano zasadniczo po jednej kopii każdego genu na haplotyp, natomiast u **Homo sapiens** zróżnicowanie kopii powstało i narastało wcześniej. Rolnictwo wydaje się jednak znacząco wzmocnić selekcję na haplotypy zawierające więcej kopii: w 533 genomach pradawnych ludzi częstość takich układów wyraźnie zwiększała się w zachodniej Eurazji w ciągu ostatnich około 12 tys. lat. Jest to doskonały przykład różnicy pomiędzy **pochodzeniem wariacji** a **selekcyjnym wzmocnieniem wariacji**.

Człowiek korzystał ze skrobi na długo przed zasianiem pierwszego pola pszenicy. Bulwy, kłącza, nasiona i inne zasoby roślinne dostarczały polisacharydów łowcom-zbieraczom, a przetwarzanie termiczne dodatkowo zwiększało dostępność skrobi dla enzymów. Rolnictwo nie stworzyło więc presji z niczego. Znacznie zwiększyło regularność i udział skrobi w diecie części populacji, przez co podniosło wartość istniejącej zmienności liczby kopii amylazy. Co więcej, liczba kopii genu nie przekłada się liniowo na fitness. Większa liczba **AMY1** przeciętnie zwiększa poziom enzymu, ale ekspresja podlega także regulacji epigenetycznej, fizjologicznej i środowiskowej. Różnice w trawieniu skrobi zależą od sposobu obróbki żywności, mikrobiomu, pozostałych enzymów trawiennych oraz całej struktury diety. Gen jest częścią układu metabolicznego, nie samotnym "genem chleba".

Jeszcze większego sceptycyzmu wymaga powiązanie wariantów dehydrogenaz alkoholowych z powstaniem piwowarstwa i winiarstwa. Autor sugeruje, że fermentacja przechowywanych zbóż i owoców stworzyła presję na enzymatyczną neutralizację etanolu i jego produktów. Jest to możliwy fragment historii, lecz tak sformułowany model jest zbyt późny i zbyt jednoznaczny.

Etanol występuje w naturze bez udziału rolnictwa. Dojrzałe owoce fermentują pod wpływem drożdży, a zwierzęta owocożerne są narażone na niskie dawki alkoholu od milionów lat. Ewolucja enzymów metabolizujących alkohol jest więc znacznie starsza niż ludzka produkcja napojów fermentowanych. U człowieka szczególne znaczenie mają **ADH1B**, kodujący enzym utleniający etanol do aldehydu octowego, oraz **ALDH2**, którego produkt usuwa toksyczny aldehyd octowy, przekształcając go do octanu. W części populacji wschodnioazjatyckich wariant **ADH1B** rs1229984 zwiększa szybkość utleniania etanolu, natomiast wariant **ALDH2** rs671 silnie zmniejsza zdolność metabolizowania aldehydu octowego. Ten drugi prowadzi do jego szybkiej akumulacji po spożyciu alkoholu, wywołując między innymi rozszerzenie naczyń skóry i tachykardię. Oba loci są silnie związane ze wzorami konsumpcji alkoholu oraz ryzykiem zaburzeń jego używania, ale działają w odmienny sposób. Pradawne dane genomiczne sugerują, że wybrane warianty **ADH1A** i **ADH1B** w Azji Wschodniej zaczęły zwiększać swoją częstość w neolicie i epoce brązu, co chronologicznie może wiązać się ze zmianami diety, gospodarki i fermentacji. W analizie populacji chińskich pochodne allele wykrywano od około siedmiu tysięcy lat temu, a silniejszy wzrost ich częstości następował później.

Nie dowodzi to jednak prostego scenariusza "piwo wyselekcjonowało gen". Selekcja mogła dotyczyć innych substratów metabolizowanych przez te enzymy, patogenów, produktów fermentacji żywności lub szeregu skorelowanych zmian środowiskowych. Chronologia jest przesłanką, a nie identyfikacją mechanizmu. Przypadek **ALDH2** dodatkowo pokazuje, dlaczego pojęcie "korzystnego allelu" wymaga kontekstu. Wariant zmniejszający aktywność enzymu może ograniczać spożycie alkoholu i zmniejszać ryzyko alkoholizmu, ale u osoby, która mimo to regularnie pije, długotrwała ekspozycja na aldehyd octowy zwiększa ryzyko niektórych nowotworów górnego odcinka przewodu pokarmowego.

Adaptacyjna introgresja i mozaikowość odpowiedzi na hipoksję

Jedna mutacja może zatem mieć skrajnie różne konsekwencje w zależności od zachowań kulturowych. Efekt ewolucyjny danego wariantu nie jest tożsamy z jego współczesnym efektem medycznym.

O ile pigmentacja skóry świadczy o adaptacji do promieniowania, a laktaza i amylaza do środowiska żywieniowego, o tyle populacje wysokogórskie pokazują niezwykle precyzyjnie, jak geografia oddziałuje na fizjologię poprzez genom. Na dużych wysokościach spada ciśnienie barometryczne, a wraz z nim parcjalne ciśnienie tlenu. Każdy przybysz doświadcza tam reakcji aklimatyzacyjnej: hiperwentylacji, wzrostu stężenia erytropoetyny, zwiększenia produkcji erytrocytów oraz szeregu zmian metabolicznych. Populacje żyjące w tych warunkach przez setki pokoleń wykształciły jednak także adaptacje dziedziczne, z których najbardziej znany przykład dotyczy Tybetańczyków.

Gen **EPAS1** koduje HIF-2α – jeden z głównych regulatorów komórkowej odpowiedzi na niedotlenienie. U Tybetańczyków określony haplotyp tego genu osiągnął bardzo wysoką częstość; wiąże się on między innymi z ograniczoną tendencją do nadmiernego wzrostu stężenia hemoglobiny na dużej wysokości. Jest to istotne fizjologicznie, ponieważ zbyt intensywna erytrocytoza zwiększa lepkość krwi, co samo w sobie może stać się zagrożeniem.

Jeszcze bardziej niezwykłe jest pochodzenie tego haplotypu. Analizy wykazały, że jego struktura najlepiej wyjaśnialna jest introgresją od denisowian lub populacji z nimi bardzo blisko spokrewnionej. Człowiek współczesny wchodzący na Wyżynę Tybetańską nie musiał zatem czekać, aż odpowiedni wariant powstanie de novo. Otrzymał go wcześniej wskutek krzyżowania z archaiczną populacją człowieka, a środowisko wysokogórskie gwałtownie zwiększyło później jego wartość selekcyjną. To jeden z najczystszych przykładów adaptacyjnej introgresji: wariant powstały w jednej linii homininów zostaje przeniesiony przez hybrydyzację do drugiej, by następnie zwiększyć jej dostosowanie.

Genomy współczesnych ludzi spoza Afryki zawierają niewielkie odsetki DNA neandertalskiego, a niektóre populacje Azji i Oceanii również znaczny komponent denisowiański. Część archaicznych fragmentów została szybko usunięta przez selekcję, lecz niektóre okazały się korzystne i utrzymały się w szlakach związanych z odpornością, fizjologią skóry, metabolizmem czy adaptacją klimatyczną. Najciekawsze jest jednak porównanie Tybetu z Andami i wyżynami Etiopii.

Wszystkie trzy populacje rozwiązują ten sam problem fizyczny – chroniczną hipoksję – lecz ich fenotypy i sygnatury genetyczne nie są identyczne. Tybetańczycy wykazują między innymi stosunkowo ograniczoną erytrocytozę, podczas gdy populacje andyjskie częściej osiągają znacznie wyższe stężenia hemoglobiny.

Genom jako zapis kompromisów i ewolucyjny cień przeszłości

W Etiopii obserwowano inne konfiguracje odpowiedzi, co dowodzi, że ten sam nacisk środowiskowy może prowadzić do kilku lokalnych optimum fizjologicznych. Jest to kluczowe dla zrozumienia konwergencji: adaptacja nie oznacza istnienia jednej „najlepszej mutacji na wysokość". Organizm dysponuje rozbudowaną siecią czujników tlenu, erytropoezy, wentylacji, metabolizmu i rozwoju naczyń, a selekcja może modyfikować różne elementy tej sieci, by osiągnąć podobny rezultat funkcjonalny.

Środowisko człowieka nie składa się jednak wyłącznie z temperatury, promieniowania UV, tlenu czy pokarmu. Od początku ewolucji jednym z jego najbardziej dynamicznych komponentów były inne organizmy – szczególnie patogeny i pasożyty. Część ludzkiego genomu jest zatem zapisem dawnych epidemii i długotrwałych wyścigów zbrojeń między gospodarzem a drobnoustrojem. Klasycznym przykładem jest hemoglobina S. Wariant genu **HBB**, który w homozygocie prowadzi do niedokrwistości sierpowatokrwinkowej, w heterozygocie może zmniejszać ryzyko ciężkiej malarii wywoływanej przez **Plasmodium falciparum**. To modelowy przykład doboru równoważącego: allel potencjalnie szkodliwy w jednym układzie genotypowym utrzymuje wysoką częstość, ponieważ w innym układzie zwiększa dostosowanie w konkretnym środowisku epidemiologicznym. Podobne napięcia obejmują warianty **G6PD**, talasemie oraz locus **ACKR1** (dawniej określane jako **DARC**). Brak antygenu Duffy na erytrocytach zapewnia znaczną ochronę przed klasycznymi szczepami **Plasmodium vivax**, co wyjaśnia wysoką częstość tego wariantu w dużej części Afryki Subsaharyjskiej. Jednocześnie zmiany w erytrocytach lub ich metabolizmie mogą generować własne koszty fizjologiczne.

Przykłady te obnażają istotną kwestię dotyczącą rozumienia „dobrych genów". Dobór naturalny nie maksymalizuje zdrowia ani długowieczności, lecz względny sukces reprodukcyjny w określonym środowisku. Wariant może zwiększać przeżywalność dziecka podczas epidemii, by jednocześnie zwiększyć podatność na chorobę w innym kontekście. Gdy dawny patogen znika, koszt genetyczny często pozostaje, mimo że korzyść już nie istnieje. Współczesna medycyna spotyka się zatem z **ewolucyjnym cieniem przeszłości**. Chorobotwórczy wariant nie musi być „błędem genomu" – może stanowić pozostałość kompromisu, który wcześniej miał korzystny bilans fitness. Jeszcze subtelniejsze są mechanizmy układu odpornościowego. Geny HLA należą do najbardziej polimorficznych loci w ludzkim genomie, gdyż rozpoznawanie zróżnicowanego repertuaru antygenów premiuje utrzymywanie wielu wariantów w populacji. Selekcja zależna od częstości, zmienność patogenów i przewaga heterozygot mogą przeciwdziałać utrwaleniu jednego allelu. W

takim przypadku adaptacja nie prowadzi do wyłonienia „najlepszego genu”, lecz do trwałego polimorfizmu.

Rolnictwo potęgowało tę presję. Osiadłość, wzrost gęstości zaludnienia, magazynowanie żywności, kontakt ze zwierzętami udomowionymi oraz sieci wymiany handlowej zmieniły epidemiologię populacji ludzkich. Kultura ponownie przekształciła środowisko selekcyjne. Te same procesy, które zwiększyły produkcję żywności, stworzyły warunki dla patogenów wymagających dużych skupisk gospodarzy. Rewolucja neolityczna nie była więc tylko przemianą ekonomiczną; stała się również eksperymentem immunologicznym trwającym tysiące lat.

Genom jako mozaika introgresji i poligenowości

Genom nie jest wyłącznie afrykański, neandertalski ani denisowiański – jest genealogiczną mozaiką.

Rozwój paleogenomiki obalił kolejne uproszczenie: model całkowitego zastąpienia archaicznych populacji przez migrujących z Afryki ludzi współczesnych, bez przepływu genów. Dziś wiemy, że pozaafrykańskie populacje **Homo sapiens** krzyżowały się z neandertalczykami, a przodkowie części mieszkańców Azji i Oceanii również z denisowianami. Genom człowieka współczesnego nie jest więc końcem izolowanej linii, lecz produktem rozgałęzień, spotkań i ponownych połączeń.

Introgresja nie zawsze musiała być adaptacyjna. Większość odziedziczonych archaicznych wariantów podlegała tym samym zasadom co inne: mogły być neutralne, szkodliwe albo korzystne. Wiele fragmentów neandertalskich zostało usuniętych przez selekcję, szczególnie tam, gdzie mogły zakłócać funkcje rozrodcze lub skomplikowane sieci regulatorowe; inne utrzymały się przypadkowo. Jedynie niewielka część nosi przekonujące ślady późniejszej pozytywnej selekcji.

Przypadek **EPAS1** jest spektakularny, ponieważ jego funkcja adaptacyjna jest stosunkowo klarowna. W innych loci związek ten pozostaje bardziej niepewny. Archaiczne warianty w obszarach związanych z receptorami TLR czy białkami OAS mogły wpływać na odpowiedź przeciwko patogenom napotykanym przez migrujących ludzi w Eurazji, jednak nawet tutaj należy oddzielić twarde dowody introgresji od hipotetycznych interpretacji konkretnej przewagi.

Adaptacyjna introgresja ukazuje jednak niezwykłą zasadę "czasu jako innowatora". Nowość dostępna dla jednej populacji może być stara dla drugiej. To, co z punktu widzenia Tybetańczyków było użytecznym wariantem zdobytym w procesie hybrydyzacji, mogło mieć setki tysięcy lat wcześniejszej historii w linii denisowiańskiej.

Ewolucja może skracać drogę nie poprzez przyspieszenie mutacji, lecz przez import gotowej zmienności. To prowadzi do problemu, który przez lata komplikował interpretację skanów selekcyjnych: zmiana częstości allelu w danym regionie nie musi oznaczać, że lokalna populacja została przekształcona przez dobór. Mogła ona zostać częściowo zastąpiona przez migrantów, którzy już posiadali inny profil alleli. Pradawne DNA ukazało skalę tego zjawiska szczególnie wyraźnie w Europie. Współczesne populacje kontynentu są wynikiem nałożenia wielu komponentów: paleolitycznych i mezolitycznych łowców-zbieraczy, neolitycznych rolników związanych z Anatolią oraz późniejszych grup o wysokim udziale przodków stepowych.

Częstość genu może wzrosnąć po prostu dlatego, że przybyli ludzie już go posiadali; dopiero później lokalna selekcja mogła dodatkowo zwiększyć jego udział. Właśnie tak należy interpretować część zmian pigmentacji. **SLC24A5** nie musiał osiągnąć w Europie obecnej częstości wyłącznie dzięki temu, że wariant powstawał i rozprzestrzeniał się wśród miejscowych łowców-zbieraczy. Został on w dużej mierze przyniesiony przez migracje rolników, a następnie jego częstość podlegała dalszym procesom selekcyjnym i demograficznym. Pigmentacja współczesnej Europy jest więc produktem równocześnie migracji i selekcji.

Podobnie wysokie różnice w częstości alleli między populacjami nie mogą być automatycznie traktowane jako adaptacyjne. Efekt założyciela, dryf w małej grupie czy historyczna izolacja mogą wytworzyć ekstremalne różnice nawet dla wariantu neutralnego. Dlatego nowoczesna genetyka populacyjna porównuje wiele loci i buduje jawne modele demograficzne, zamiast wyszukiwać pojedyncze "dziwne" częstotliwości.

„Gen dla cechy” jest najczęściej niewłaściwą jednostką myślenia. Przykłady **LCT**, **EPAS1** czy **SLC24A5** są atrakcyjne, ponieważ występują w nich warianty o stosunkowo dużym efekcie. Mogą one jednak stworzyć fałszywe wrażenie, że adaptacja człowieka polegała głównie na silnych mutacjach w pojedynczych genach. Dla większości cech sytuacja wygląda inaczej.

Wzrost, masa ciała, ciśnienie, zdolności metaboliczne, właściwości układu odpornościowego, kształt twarzy czy neurobiologia są zwykle cechami poligenowymi. Setki lub tysiące wariantów mogą przyczyniać się do fenotypu, a każdy z nich wyjaśnia tylko niewielką część zmienności. Dobór może wtedy przesuwać częstość wielu alleli o małe wartości, nie tworząc żadnego spektakularnego „sweepu”. Stanowi to ogromny problem metodologiczny.

Wczesne badania adaptacji poligenowej łatwo myliły subtelne różnice między populacjami z selekcją, jeśli dane GWAS zawierały niedostatecznie skorygowaną strukturę populacyjną. Genetyka wysokości ciała stała się klasycznym przykładem debaty, w której część początkowo silnych sygnałów doboru północ-południe w Europie okazała się wrażliwa na sposób kontrolowania

stratyfikacji. Nie oznacza to jednak, że selekcja na cechy poligenowe nie zachodzi – oznacza jedynie, że dowód na nią jest trudniejszy niż w przypadku pojedynczego haplotypu szybko rosnącego w częstość. Genom jest archiwum, ale nie każde przebarwienie pergaminu jest tekstem.

Ewolucja jako sterowanie modułami i konstrukcja niszy

Analiza kluczowych ludzkich adaptacji prowadzi do istotnej obserwacji: ewolucja często nie wymaga zmiany samego enzymu czy receptora, lecz jedynie jego ekspresji. Przykładem takiej zmiany regulatorowej jest laktazopersystencja. Podobnie różnice w pigmentacji skóry wynikają zarówno z wariantów wpływających na białka, jak i z modyfikacji ekspresji genów melanogenezy. Ewolucja człowieka obejmuje zatem rozległe zmiany elementów regulatorowych, enhancerów, dostępności chromatyny oraz specyficznej tkankowo ekspresji. Jest to rozwiązanie logiczne – białko występujące w wielu tkankach może być silnie ograniczone przez dobór oczyszczający, gdyż drastyczna zmiana jego struktury wywołałaby skutki uboczne w całym organizmie. Zmiana enhancera, aktywnego jedynie w określonej tkance lub fazie rozwoju, pozwala natomiast zmodyfikować jedną funkcję przy znacznie mniejszym koszcie pleiotropowym. Ewolucja złożonego organizmu w znacznej części jest więc ewolucją sterowania istniejącymi modułami.

Wzór ten powtarza się wielokrotnie: wielokomórkowość wykorzystała starsze białka adhezji i sygnalizacji, trichromatyzm oparł się na wcześniejszych obwodach siatkówki, a dwunożność przebudowała odziedziczony szkielet naczelnego. Laktazopersystencja z kolei zachowała dziecięcy program ekspresji enzymu w wieku dorosłym. Nowość powstaje zatem częściej poprzez zmianę czasu, miejsca, intensywności i kombinacji działania starszych elementów, niż przez pojawienie się całkowicie nowej biologii.

W potocznym języku często pada teza, że człowiek dzięki kulturze „uwolnił się od ewolucji". Z biologicznego punktu widzenia jest ona błędna. Medycyna, ubiór, budownictwo czy technologia rzeczywiście niwelują niektóre różnice w przeżywalności wynikające ze środowiska fizycznego, lecz jednocześnie kultura kreuje nowe zmienne. Pasterstwo zwiększyło wartość laktazopersystencji, rolnictwo zmieniło dietę i epidemiologię, a osiadły tryb życia nasilił transmisję patogenów. Gotowanie wpłynęło na dostępność energii, wysokogórskie osadnictwo naraziło kolejne pokolenia na hipoksję, a urbanizacja zmieniła charakter kontaktu z infekcjami.

Normy małżeńskie modyfikują przepływ genów. Człowiek nie wyemancypował się z doboru naturalnego; przebudował jego środowisko działania. Opisuje to teoria konstrukcji niszy jako sprzężenie, w którym organizm modyfikuje otoczenie, a zmodyfikowane środowisko wpływa na późniejszą selekcję tego organizmu. O ile tama bobra jest klasycznym przykładem ekologicznym, o

tyle rolnictwo, hodowla, fermentacja, ogień, miasta i medycyna tworzą u człowieka konstrukcję niszy o wyjątkowej intensywności. Koewolucja gen-kultura jest jej szczególnym przypadkiem. Informacja kulturowa zmienia się znacznie szybciej niż genetyczna i może rozprzestrzeniać się poziomo, między osobami niespokrewnionymi. Innowacja technologiczna potrafi w ciągu kilku pokoleń stworzyć presję selekcyjną, wobec której genom dysponuje jedynie odziedziczonym repertuarem wariacji. Współczesny człowiek funkcjonuje więc w układzie dwóch ewoluujących systemów informacji o radykalnie odmiennych prędkościach.

Pigmentacja, laktaza, amylaza, metabolizm alkoholu, odporność czy hipoksja ukazują wspólną zasadę: adaptacja niemal zawsze oznacza kompromis. Silniejsza pigmentacja zwiększa fotoprotekcję, lecz w warunkach słabego UVB ogranicza tempo skórnej produkcji witaminy D. Laktazopersystencja rozszerza repertuar pokarmowy, ale jej korzyść zależy od kultury mleczarskiej. Duża liczba kopii genu AMY1 może zwiększać zdolność wstępnego trawienia skrobi, jednak znaczenie fenotypowe tej cechy zależy od całego układu metabolicznego. Warianty chroniące przed malarią mogą wywoływać ciężkie choroby w innych konfiguracjach genotypowych, a warianty metabolizmu alkoholu – choć zmniejszają ryzyko uzależnienia – mogą w pewnych warunkach zwiększać toksyczność aldehydu octowego.

Nie istnieje genom „najbardziej rozwinięty". Istnieją jedynie genomy o historii dostosowania do konkretnych kombinacji warunków, obciążone kosztami wcześniejszych rozwiązań. Tłumaczy to również, dlaczego współczesne realia mogą zamieniać dawną adaptację w źródło problemu. Genom ewoluuje powoli względem technologii. Populacja może przez tysiące pokoleń funkcjonować w warunkach okresowego niedoboru energii, by następnie w ciągu kilku pokoleń znaleźć się w środowisku trwałej nadwyżki kalorycznej. Podobnie układ immunologiczny kształtowany przez wysoką ekspozycję na patogeny może dziś funkcjonować w świecie radykalnie zmienionej higieny i mikrobioty.

Genom jako dynamiczne archiwum populacji i procesów

Mechanizmy cyrkadiane, zsynchronizowane z astronomicznym rytmem światła, funkcjonują dziś w świecie oświetlenia elektrycznego. To, co dawniej było korzyścią, może stać się elementem współczesnego niedopasowania. Nie oznacza to jednak, że wszystkie choroby cywilizacyjne są prostą konsekwencją jednego "mismatchu ewolucyjnego" – takie wyjaśnienia bywają nadużywane.

Choroby metaboliczne, autoimmunologiczne czy psychiczne mają etiologię wieloczynnikową. Koncepcja niedopasowania okazuje się wartościowa wtedy, gdy można wskazać konkretny dawny stan środowiska, odziedziczony mechanizm fizjologiczny oraz nowy warunek zmieniający jego konsekwencje. Aby uniknąć biologicznego determinizmu, konieczny jest jednak kolejny wniosek: ślad selekcji w DNA nie oznacza, że genom jednoznacznie wyznacza zachowanie lub los człowieka. Fenotyp powstaje z interakcji genotypu, rozwoju, odżywiania, mikrobiomu, środowiska społecznego i historii życia. Nawet warianty o dużym efekcie funkcjonują w szerszym kontekście – genetyczna laktazopersystencja nie nakazuje przecież pić mleka.

Wariant pigmentacyjny nie wyznacza całej zdolności adaptacji do konkretnego klimatu, a **EPAS1** nie jest pojedynczym "genem życia w Tybecie". Podobnie liczba kopii **AMY1** nie pozwala samodzielnie zrekonstruować diety pojedynczego przodka. Genom informuje o prawdopodobieństwach i historii populacji, a nie o esencji jednostki. To właśnie powód, dla którego termin "adaptacja populacji" należy stosować ostrożnie. Populacje ludzkie nigdy nie były absolutnie zamkniętymi jednostkami; przepływ genów jest głęboką cechą naszej historii. Kategorie dziś rozumiane jako geograficzne czy etniczne nie odpowiadają ostrym granicom biologicznym, a częstość allelu zmienia się klinowo i historycznie. Ewolucja człowieka była bardziej siecią niż zestawem oddzielnych gałęzi. Paleogenomika dodatkowo wykazała, że skład populacji zmieniał się tak dynamicznie, iż współczesne mapy genetyczne są słabym przewodnikiem po wielu epokach prehistorii. Człowiek zamieszkujący dzisiejszą Francję nie jest po prostu potomkiem ludzi żyjących w tym samym miejscu osiem tysięcy lat temu. Kontynenty mogą pozostawać nieruchome w ludzkiej skali życia, podczas gdy populacje przemieszczają się przez nie wielokrotnie.

W tym świetle można rozszerzyć pojęcie archiwum rozwijane w poprzednich częściach. Skała przechowuje informację o procesach geologicznych, skamieniałość zachowuje strukturę organizmu, a osad i lód sygnały klimatu. Anatomia z kolei przechowuje skutki dawnych kompromisów funkcjonalnych. Genom stanowi piąte archiwum: przechowuje historię rozgałęziania, migracji, mieszaniny populacji i selekcyjnego różnicowania wariantów. Każde z tych archiwów posiada własne zniekształcenia. Zapis skalny jest niepełny, skamieniałość podlega filtrowi tafonomicznemu, a proxy klimatyczne mieszają kilka sygnałów. Anatomia jest wielofunkcyjna, genom zaś podlega rekombinacji, dryfowi, migracji, mutacji i selekcji. Nie istnieje bezpośrednie okno na przeszłość; istnieją jedynie różne klasy pozostałości wymagające modelu interpretacyjnego. Największą siłę dowodową uzyskujemy wtedy, gdy te archiwa się spotykają.

Człowiek jako aktywny konstruktor własnej niszy ewolucyjnej

Archeologia wskazuje na obecność mleka w naczyniach, pradawne DNA ujawnia częstotliwość wariantu laktazopersystencji, a historia demograficzna pozwala określić kierunki migracji populacji. Genetyka funkcjonalna obrazuje działanie enhancera LCT, natomiast epidemiologia umożliwia testowanie konsekwencji tego wariantu u ludzi współczesnych. Dopiero konsiliencja tych danych przekształca atrakcyjną opowieść w mocne wyjaśnienie.

Podobnie w przypadku pigmentacji – potrzebujemy danych o rozkładzie UV, genetyki melanogenezy, paleogenomów, historii migracji i fizjologii witaminy D. Dla adaptacji wysokogórskiej niezbędne są informacje o wysokości osadnictwa, genealogii populacji, haplotypów EPAS1, genomu denisowian oraz fizjologii hipoksji. W kwestii AMY1 kluczowa jest historia strukturalna locus, pradawne genomy, dieta archeologiczna i funkcja enzymatyczna. Interdyscyplinarność osiąga tutaj swój najbardziej rygorystyczny kształt: każde ogniwo musi zostać dowiedzione osobno.

Autor książki ma rację, twierdząc w podsumowaniu bloku genomicznego, że przemiany środowiska pozostawiły ślady nie tylko w skałach i rdzeniach lodowych, lecz również w ludzkiej fizjologii i DNA. Należy jedynie zastąpić uproszczony ciąg „orbita → klimat → mutacja" bardziej realistyczną siecią zależności. Orbita może zmieniać klimat, a klimat wpływać na rozmieszczenie siedlisk i migracje. Migracja z kolei modyfikuje strukturę populacji, natomiast kultura kształtuje dietę, zagęszczenie osadnicze i kontakt z patogenami. Dopiero w takim układzie selekcja zmienia częstości wariantów, które powstały wcześniej lub napłynęły z innych grup. Genom nie jest więc bierną pieczęcią środowiska. Jest historycznym wynikiem interakcji mutacji, rekombinacji, przypadku, migracji, hybrydyzacji, selekcji i kultury.

Opowieść o głębokiej historii człowieka dociera w tym miejscu do szczególnego progu. Dotychczas to środowisko przede wszystkim zmieniało organizmy, choć życie już wcześniej przekształcało planetę. W przypadku człowieka relacja ta staje się gwałtownie bardziej symetryczna.

Ogień zmienia strawność pokarmu, narzędzia modyfikują anatomię pracy, a hodowla tworzy presję na metabolizm mleka. Rolnictwo przekształca epidemiologię i dietę, odzież zmienia relację skóry z promieniowaniem, a miasto modyfikuje ekspozycję na patogeny. Medycyna wpływa na przeżywalność, zaś antykoncepcja rozdziela zachowania seksualne od reprodukcji.

Cyfrowa informacja reorganizuje środowisko poznawcze, biotechnologia zaś zaczyna umożliwiać świadomą zmianę samego genomu. Czas przejść od genomu jako zapisu środowiska do człowieka jako konstruktora środowiska własnej dalszej ewolucji. Koewolucja genów i kultury, konstrukcja niszy, ogień, gotowanie, rolnictwo, medycyna, urbanizacja, cyfryzacja i edycja genomu odsłaniają nową fazę historii: po miliardach lat, w których organizmy były przede wszystkim selekcjonowane przez zastany świat, jeden z nich uzyskał zdolność systematycznego przebudowywania świata szybciej, niż jego własny genom jest w stanie za tą zmianą podążać.

> Przez miliardy lat życie było rzeźbione przez zastany świat, lecz w człowieku ta relacja uległa gwałtownemu odwróceniu. Dziś nie jesteśmy już tylko zapisem dawnych kompromisów i środowiskowych blizn utrwalonych w genomie, lecz architektami własnej biologii. Pytanie brzmi: czy nasz powolny, statystyczny mechanizm ewolucji zdoła nadążyć za tempem świata, który sami stworzyliśmy?

Inspiracje

[1] 

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

Vintage | ISBN: 9780307907868

Neil Henry Shubin (ur. 22 grudnia 1960) jest amerykańskim paleontologiem, biologiem ewolucyjnym i popularyzatorem nauki. Jest profesorem biologii organizmów i anatomii im. Roberta R. Bensleya na Uniwersytecie Chicagowskim. Shubin uzyskał tytuł licencjata na Uniwersytecie Columbia oraz doktorat z biologii organizmów i ewolucji na Uniwersytecie Harvarda. Jest szeroko znany ze współodkrycia Tiktaalik roseae w 2004 roku na Wyspie Ellesmere'a w kanadyjskiej Arktyce – kopalnego organizmu przejściowego, który stanowi kluczowe ogniwo ewolucyjne między rybami a pierwszymi czworonogami posiadającymi kończyny. Jego badania łączą genetykę rozwojową z paleontologią kręgowców, aby odkryć mechanizmy molekularne leżące u podstaw głównych adaptacji morfologicznych w historii ewolucji. Shubin, członek Narodowej Akademii Nauk i Amerykańskiego Towarzystwa Filozoficznego, jest również wpływowym popularyzatorem nauki.

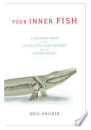
Neil Henry Shubin (born December 22, 1960) is an American paleontologist, evolutionary biologist, and popular science writer. He serves as the Robert R. Bensley Distinguished Service Professor of Organismal Biology and Anatomy at the University of Chicago. Shubin earned his bachelor's degree from Columbia University and his Ph.D. in organismic and evolutionary biology from Harvard University. He is widely renowned for co-discovering Tiktaalik roseae in 2004 on Ellesmere Island in the Canadian Arctic, a transitional fossil organism that represents a crucial evolutionary link between fish and the first limbed tetrapods. His research integrates developmental genetics with vertebrate paleontology to uncover the molecular mechanisms underlying major morphological adaptations in evolutionary history. An elected member of the National Academy of Sciences and the American Philosophical Society, Shubin is also an influential science communicator.

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

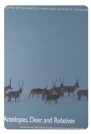


[6] "Tu pez interior"

Neil Shubin

2020 | Capitán Swing Libros | ISBN: 9788412219296

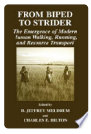
Książki autorów przywoływanych i literatura pokrewna:



[7] "Antelopes, Deer, and Relatives: Fossil Record, Behavioral Ecology, Systematics, and Conservation"

Elisabeth Vrba

ISBN: 9780300081428



[8] "From Biped to Strider"

Jeff Meldrum, Charles E. Hilton

2004 | Springer Science & Business Media | ISBN: 9780306479991

Artykuły naukowe

Prace autorów przywoływanych w tekście:

[1] "Exaptation—a Missing Term in the Science of Form"

Stephen Jay Gould, Elisabeth S. Vrba

1982 | Paleobiology | DOI: 10.1017/s0094837300004310

Źródło

[2] "Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events"

Elisabeth S. Vrba

1985 | South African Journal of Science

Źródło

[3] "Mammals as a Key to Evolutionary Theory"

Elisabeth S. Vrba

1992 | Journal of Mammalogy | DOI: 10.2307/1381862

Źródło

[4] "Individuals, hierarchies and processes: towards a more complete evolutionary theory"

Elisabeth S. Vrba, Niles Eldredge

1984 | Paleobiology | DOI: 10.1017/s0094837300008149

Źródło

[5] "Cutmarks made by stone tools on bones from Olduvai Gorge, Tanzania"

Richard Potts, Pat Shipman

1981 | Nature | DOI: 10.1038/291577a0

Źródło

[6] "Evolution of early Homo : An integrated biological perspective"

Susan C. Antón, Richard Potts, Leslie C. Aiello

2014 | Science | DOI: 10.1126/science.1236828

Źródło

[7] "Variability selection in hominid evolution"

Richard Potts

1998 | Evolutionary Anthropology Issues News and Reviews | DOI: 10.1002/(sici)1520-6505(1998)7:3<81::aid-evan3>3.0.co;2-a

Źródło

[8] "Environmental hypotheses of hominin evolution"

Richard Potts

1998 | American Journal of Physical Anthropology | DOI: 10.1002/(sici)1096-8644(1998)107:27+<93::aid-ajpa5>3.0.co;2-x

Źródło

[9] "Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data"

Jonathan K. Pritchard, Matthew Stephens, Peter Donnelly

2000 | Genetics | DOI: 10.1093/genetics/155.2.945

Źródło

[10] "Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data: Linked Loci and Correlated Allele Frequencies"

Daniel Falush, Matthew Stephens, Jonathan K. Pritchard

2003 | Genetics | DOI: 10.1093/genetics/164.4.1567

Źródło

[11] "Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles"

Daniel Falush, Matthew Stephens, Jonathan K. Pritchard

2007 | Molecular Ecology Notes | DOI: 10.1111/j.1471-8286.2007.01758.x

Źródło

[12] "Inferring weak population structure with the assistance of sample group information"

Melissa J. Hubisz, Daniel Falush, Matthew Stephens, Jonathan K. Pritchard

2009 | Molecular Ecology Resources | DOI: 10.1111/j.1755-0998.2009.02591.x

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: b6e23ead-4df2-4c7e-8aa4-b2b78c5f917c