

Lamarck, EES i devbias

Andrzej Gecow

andrzej.gecow@gmail.com <https://sites.google.com/site/andrzejgecow/home>

Streszczenie

Jest to szósty, ostatni artykuł z serii opisujących kolejne rozdziały książki „Szkic dedukcyjnej teorii życia” w sposób bardzo skrócony i możliwie przystępny. Ten rozdział jest szczególnie polemiczny, wskazuje podstawowe współczesne problemy w biologii ewolucyjnej wynikające z tradycyjnego odrzucania metod rozumowania abstrakcyjnego, czyli klasycznej teorii dedukcyjnej. Należą do nich: dyskusja czy należy zastąpić MS przez EES, która wynikła z dowartościowania epigenetyki, w tym mechanizmów lamarkowskich; oraz związany z nimi problem generowania zmian ewolucyjnych od razu adaptacyjnych. W te problemy zamieszczone są plastyczność i ‘developmental bias’, w dyskusji których zapomina się o roli selekcji naturalnej, która je wcześniej wykreowała. Przypominam tu moją propozycję teoretycznego uporządkowania developmental bias, którą spotkał silny opór przed opublikowaniem.

Słowa kluczowe: Szkic dedukcyjnej teorii życia; Extended Evolutionary Synthesis; plastyczność; mechanizmy lamarkowskie; developmental bias.

Lamarck, EES and devbias

Abstract

This is the sixth and final article in a series describing the chapters of the book "Draft of the Deductive Theory of Life" in a very concise and accessible way. This chapter is particularly polemical, pointing out the main contemporary problems in evolutionary biology stemming from the traditional rejection of abstract reasoning methods, i.e., classical deductive theory. These include the debate on whether MS should be replaced by EES, which arose from the appreciation of epigenetics, including Lamarckian mechanisms; and the related problem of generating evolutionary changes that are immediately adaptive. These problems involve plasticity and "developmental bias," which in their discussion typically overlook the role of natural selection that created them. I recall here my proposal for a theoretical systematization of developmental bias, which met with strong resistance for publication.

Keywords: Draft of the Deductive Theory of Life; Extended Evolutionary Synthesis; plasticity; Lamarckian mechanisms; developmental bias.

1 Wstęp

Artykuł ten jest szóstym i ostatnim z serii (Gecow 2024c-f, 2025b)¹ opisujących możliwie przystępnie kolejne rozdziały książki „Szkic dedukcyjnej teorii życia” (Gecow 2024a). W tym przypadku nie jest to cały rozdział, a jedynie polemiczny podrozdział 5.8 walczący z szeroko rozpowszechnionymi w biologii ewolucyjnej przeświadczeniami przede wszystkim wynikającymi z negatywnego stosunku do abstrakcyjnego rozumowania i kontroli założeń. Tradycja ta silnie ogranicza powstawanie głębszych wyjaśnień, a w zamian prowadzi do błędnych interpretacji. Abstrakcyjne rozumowanie dedukcyjne to wskazanie założeń i wynikających z nich wniosków. Jest to istotą klasycznej ‘teorii’ rozumianej jak w fizyce, czy matematyce.

Brak docenienia wskazania założeń i pilnowania ich konsekwencji powoduje, że w obecnej dyskusji: ‘czy zastąpić Modern Synthesis² (MS) przez Extended Evolutionary Synthesis³ (EES)’ trwa impas, nie są to bowiem teorie w ww. sensie. Teorią jest genetyka populacyjna, która przekształcona w Modern Synthesis stała się workiem na wszystko całkowicie pomijając założenia i stroniąc od precyzyjnych definicji. Gdyby syntezy te pozostały teoriami, to różniłyby się założeniami, ale o takim wyjaśnieniu nikt nie chce słyszeć.

Podobnie teoria ewolucji Darwina oparta na selekcji naturalnej dyskutowana bywa w poważnych gronach (np. w temacie ‘developmental bias’, rozdz. ‘Devbias’) bez dostatecznej analizy definicji, założeń i związku z selekcją naturalną, co prowadzi do kuriozalnych (Gecow 2024g,h) wniosków, że ewolucja adaptacyjna jest wynikiem nie tylko selekcji naturalnej (Moczek 2020). Powoduje to emocjonalne, ideologiczne napięcia, a wynika z braku tradycji do rygorystycznego przestrzegania reguł budowy wyjaśnień zgromadzonych obserwacji.

¹ Są to preprinty promocyjne celowo poza trudną do przejścia recenzją, o czym w dalszym tekście, jednak (Gecow 2024c,d,e) udało się opublikować w BioSystems (Gecow 2025a). Artykuł (Gecow 2024b) nie opisuje konkretnego rozdziału książki, ale porusza istotny problem postępu w ewolucji, który rozwiązany jest także w książce i można go uważać za element serii.

² Termin MS wprowadził Huxley (1942) w tytule książki: „*Evolution: the modern synthesis*”.

³ Termin EES wprowadziły Jabłonka i Lamb (2007, 2010).

Jak wyjaśniali mi redaktorzy ważniejszych journali biologicznych związanych z ‘teorią’, dla nich teorią jest matematyczny opis konkretnych doświadczeń i ‘danych’ biologicznych. Teorią w innym znaczeniu redakcje te nie zamierzają się zajmować. Podejście to powoduje odrzucanie artykułów argumentujących (np. przez pokazanie wyjaśnień, jakie osiągalne są metodą dedukcyjną) za koniecznością tworzenia w biologii teorii rozumianych jak w innych dziedzinach. Metoda dedukcyjna nie tylko nie jest obecnie doceniana przez biologów, ale nawet jest aktywnie zwalczana z uczciwym przeświadczeniem, że ‘nie tędy droga’. W efekcie jedynym sposobem pokazania moich osiągnięć przy użyciu tej metody pozostało podsumowanie w książce (Gecow 2024a), oraz skrótowe przedstawienie ich w promocyjnej serii artykułików w postaci preprintów nie poddanych blokadzie recenzji.

W niniejszym artykule głównie dyskutowany jest problem **plastyczności**, także pod współczesnym kryptonimem ‘**developmental bias**’, w którym typowo zapomina się o przyczynach (czyli selekcji naturalnej) powstania tych mechanizmów i traktuje się je jako niezależne od selekcji czynniki podsuwające zmiany od razu adaptacyjne. Z plastycznością i podobnymi mechanizmami związane są ‘**mechanizmy lamarkowskie**’ i **dziedziczenie epigenetyczne**, które bardzo nie pasowały do uznanego MS, co doprowadziło do ww. propozycji EES intensywnie, ale mało skutecznie niedawno dyskutowanej.

Teoria, syntezy MS i EES, wymiar lamarkowski, nie tylko Darwin

Jednym z gorących tematów w dyskusji biologicznej na świecie był dwie dekady temu **status mechanizmów lamarkowskich** zmienności ewolucyjnej – czy mieszczą się one w Modern Synthesis (MS) uważanym za zupełną ‘teorię’ ewolucji. Nawiązanie do obecnie ‘niepoważanego’ Lamarcka wynikało z wykazania głównie przez Jabłonkę i Lamb (1989-2014) istnienia wielu mechanizmów **dziedziczenia epigenetycznego**, co w największym skrócie łączone jest z dziedziczeniem cech nabytych, a to z Lamarckiem. Skrótów należy unikać, bo szczególnie wokół Lamarcka narosło z takich uproszczeń wiele mitów i nieporozumień (Gecow 2015, 2019v1, 2024g, następny podrozdział). Oparty na takich uproszczeniach ‘lamarkizm’ symbolizuje pojawianie się adaptacji (informacji celowych (Gecow 2024d)) ‘znikąd’, bez racjonalnego mechanizmu, który wskazany został dopiero⁴ przez Darwina.

Genetyka populacyjna jest teorią, to zgrabny i spójny obraz zakładający, że ‘**tylko**’ geny są nośnikami informacji dziedzicznej oraz, że rozmnażanie jest płciowe, tak, jak to zwykle jest u eukariota. Zaakcentowanie roli selekcji naturalnej Darwina dało MS, które traktowane było jako pełny opis mechanizmu ewolucji biologicznej. Wrzucano do tego ‘worka’ wszystko dotyczące ewolucji, tymczasem było to początkowo tylko przybliżenie ograniczone do wskazanych założeń. Przykładem jest pojęcie populacji, które stosowane jest także do rozmnażających się wegetatywnie i rzadko zwraca się uwagę na istotną różnicę w znaczeniu tego pojęcia w takim zastosowaniu. Słowo „**tylko**” z pierwszego założenia zwykle niepoprawnie rozumiane jest jako twierdzenie, że innych możliwości dziedziczenia nie ma, a geny wystarczą do wyjaśnienia wszystkiego. Odkrycie mechanizmów **dziedziczenia epigenetycznego** burzyło ten powszechnie przyjmowany paradygmat⁵ i spowodowało sugestie (Jabłonka, Lamb 2007, 2010) zastąpienia MS przez Extended Evolutionary Synthesis (EES). Dyskusja podzieliła biologów – jedni uważali, że dopuszczenie dziedziczenia epigenetycznego to na tyle wielka jakościowa zmiana, że powstanie EES jest zasadne, inni twierdzili, że da się to zmieścić w MS. Obie wersje syntezy nie są teoriami – wnioskami z wyspecyfikowanych założeń, pozostają zgromadzonymi danymi. Gdyby potraktować je jako teorie, to EES dopuszcza w swoich założeniach inne nośniki informacji dziedzicznej, niż tylko geny. Nie słychać było głosów wskazujących różnicę w założeniach (bo takich nie dopuszczano do publikacji⁶). **Potrzeba teorii dedukcyjnej nie została zauważona** i w zakresie stosowanej metodologii spór pozostał nierozstrzygalny.

Przykładem znanego problemu, który nadal pozostaje nierozwiązany, jest istnienie postępu w ewolucji biologicznej. Do dziś opinie na ten temat są skrajnie różne, a wynika to z braku większej **teoretycznej** podstawy ujmującej spójnie rozmaite aspekty tego złożonego zagadnienia. Propozycja (Gecow 2024a) daje takie podstawy, co zostało skrótkowo opisane w (Gecow 2024b).

⁴ Lamarck wskazał, że takie informacje (adaptacje) się pojawiają, i to jest jego wielkim osiągnięciem, ale jego sugestie mechanizmów ich powstawania były zbyt antropomorficzne, wtórne, jako łatwy jego teorii wskazujące, co dalej należy poszukiwać. Taki racjonalny mechanizm powstawania adaptacji – selekcję naturą wskazał Darwin.

⁵ Jabłonka, Lamb (2011) piszą wyraźnie: “**Nasze próby opublikowania pracy ... spotkały się z oporem**”.

⁶ W roku 2018 w Düsseldorfie filozofowie zwołali konferencję ‘The Generalized Theory of Evolution’. Zgłosiłem tam swoje tezy, ale były one ‘**zbyt abstrakcyjne**’ i prezentacji nie przyjęto.

Dziedziczenie epigenetyczne odpowiedzialne jest za mechanizmy lamarkowskie, w tym głównie za utrzymywanie się efektów **plastyczności** zanim nastąpi asymilacja genetyczna⁷. To, że statystycznie wynik reakcji plastycznej i genetycznego przesunięcia normy jest bardzo podobny nie jest przypadkiem, a statystyczną koniecznością⁸, gdyż jest to rozwiązanie tego samego problemu narzuconego przez środowisko w złożonym, samouzgodnionym systemie. Mechanizmy te są jednak traktowane przez biologów jako całkiem niezależne. Doraźny efekt, jaki daje **plastyczność** po zmianie wymagań środowiska tworzy wrażenie zmian od razu adaptacyjnych. **Powszechnie zapomina się przy tym o znacznie wcześniejszym utworzeniu mechanizmu plastyczności drogą selekcji naturalnej**, co pozwala niektórym na podsumowanie: ‘nie wszystkie zmiany adaptacyjne są wynikiem mechanizmu darwinowskiego’. Takie tezy dyskutuje się na poważnie, leżą u podstaw obecnie lansowanej koncepcji ‘developmental bias’ (następny rozdz. ‘Devbias’), a wynikają z tradycji ignorowania założeń, ścisłych definicji i rygorów wnioskowania. Powrót do Lamarcka w nauce stał się istotnym narzędziem w walce ideologicznej, która czerpie siłę z niejasności i niedopowiedzeń, a te wynikają z metodologii i tradycji biologii unikających dedukcji.

Rehabilitacja Lamarcka

Wiele wczesnych interpretacji książki **Lamarcka (1960/1806)** poszło bezzasadnie w kierunku sił nadprzyrodzonych w wyniku trudności w wyartykułowaniu bardzo nowego na jego czasy spojrzenia, co u odbiorców skutkowało dużym uproszczeniem i spłyleniem jego idei. Darwin też długo go nie doceniał. Obecnie ‘lamarkizm’ symbolizuje przewyciężoną już alternatywę dla darwinizmu. Głównymi jego hasłami są: dziedziczenie cech nabytych („przecież obalone”), „długa szyja żyrafy wynikała z uświadomionej potrzeby” i tajemnicze fluidy („niewątpliwie o nadprzyrodzonym charakterze”).

„Dziedziczenie cech nabytych” nie ma uznanej definicji, zamiast niej stosowane są intuicyjne, opisowe sformułowania, z których niewiele wynika. „Mechanizmy lamarkowskie” **opisują powstawanie zmian ewolucyjnych, w których nowe cechy, od razu adaptacyjne, nabywane są w trakcie życia osobnika. Lamarck skojarzył to z używaniem lub nieużywaniem narządu z powodu potrzeby**. Nie wyjaśniało to jednak wszystkich adaptacyjnych zmian (takie bowiem wymagały pilnego wyjaśnienia) więc uzupełnił to używaniem „uświadomioną potrzebą” lub „bezpośrednim działaniem środowiska”. Niewątpliwie były to ‘łaty’ zatykające irytujący brak wyjaśnienia, wskazujące intuicję powiązania zmienności ewolucyjnej z potrzebą. Oczekiwanie od Lamarcka dopracowanej do końca koncepcji, która jest jeszcze teraz nadal dyskutowana, jest naiwnością. Jeżeli „uświadomioną potrzebę” traktować nie skrajnie dosłownie, a jako informację posiadaną przez dany rozwijający się obiekt (**Gecow 2019, 2024g**), to wszystkie trzy wskazane przez Lamarcka możliwości mieszczą się we współczesnym pojęciu plastyczności (ale do tego trzeba mieć szczególnie ‘dobrą’ wolę, tj. nie ulegać powszechnemu przeświadczeniu o śmieszności Lamarcka i jego zwolenników). Lamarck nie umiał wskazać źródła celowości, ale stanowczo szukał go w racjonalnym zakresie odbierając tym wyłączność źródłom intencjonalnym. Ta rewolucja w myśleniu jest jego niezaprzeczalną zasługą. Źródło to znalazł dopiero Darwin. Plastyczność to przygotowana przez dobór reakcja adaptacyjna na znane już wcześniejsze bodźce.

Klasycznym przykładem plastyczności jest wzrost mięśni w wyniku używania. Wynik takiej reakcji nie jest automatycznie dziedziczony, jest ‘cechą nabytą’, ale jest szybką doraźną, uniwersalną (dotyczy dowolnego mięśnia) reakcją zabezpieczającą dalsze istnienie. Daje to czas, na przesunięcie dziedziczonej normy poprzez zmianę genów (asymilacją genetyczną Waddingtona). Gdyby nie ta reakcja, to geny wcale by nie przesunęły normy, po prostu mechanizm doboru by nie zdążył. **To, że norma przesuwana się zwykle akurat tam, gdzie wyznaczyła reakcja plastyczna, nie jest przypadkiem, choć realizowana jest osobną, jakby niezależną drogą poszukiwań poprzez zmiany przypadkowe**. Rozwiązanie wskazane przez plastyczność okazało się pasujące do dużego, samouzgodnionego systemu, takich pasujących rozwiązań nie ma zwykle dużo. W czasach Lamarcka należało poszukiwać jednego mechanizmu znalezienia zmiany adaptacyjnej – zakładanie od razu, że mogą to być dwa, prawie niezależne mechanizmy byłoby błędem metodologicznym. Oczekiwano mechanizmu deterministycznego, a okazało się, że jest to mechanizm statystyczny (choć też powinien być włączony w zbiór deterministycznych ale ma inny, zaskakujący charakter). Podstaw do śmieszności Lamarcka więc nie ma, są podstawy do śmieszności prześmiewców.

Devbias

Termin ‘devbias’ wprowadziłem w artykule (**Gecow 2020 / 2024h**), w którym bardzo krytycznie, ale i konstruktywnie odniosłem się do metody podejścia do terminu ‘developmental bias’ promowanego w (**Uller et al.**

⁷ Inaczej: dobór stabilizujący **Szmalhauzena (1975)**, a przez **Waddingtona (1957)** nazwany asymilacją genetyczną (uwaga, w Polsce „dobór stabilizujący” ma obecnie inne znaczenie). Prowizoryczne przesunięcie cech mechanizmem plastyczności zastępowane jest przez bardziej stabilny zapis genetyczny.

⁸ „**evolutionary change can result from instruction as well as selection**” (**Jablonka, Lamb 2005**). Szerzej w następnym podrozdziale.

2018) i głównie w Wydaniu Specjalnym (Moczek 2020)⁹. Początkowo termin 'developmental bias' miał definicję teoretyczną (Arthur 2004) jako wpływ na kierunek ewolucji powstający poprzez korelację parametrów rozwojowych. Rozumienie tego terminu jest w artykule Ullera zmienione a w Wydaniu Specjalnym rozmyte, znacznie szersze i bardzo słabo zdefiniowane. Charakter i cele tego zbioru szczególnie wskazuje skrajny artykuł (Laland et al. 2020), w którym autorzy w swoim rozdziale „4.3 *Uczenie się może generować „adaptację” bez doboru naturalnego*” piszą: „Często twierdzi się, że dobór naturalny jest jedynym procesem, który może systematycznie prowadzić do wzrostu przystosowania przez pokolenia, ale ewolucja adaptacyjna może również wynikać z plastyczności fenotypowej, wyboru siedlisk i budowy nisz”. Można by się z tym zgodzić **ograniczając rozważania do czasu działania wskazanych mechanizmów**, ale ewidentnie autorzy nie zauważają, że te mechanizmy zbudował wcześniej dobór. Dają tym narzędzie kreacjonistom na zdobycie przyczółka. Zdolność uczenia się, tak jak mechanizmy plastyczności są wcześniej zbudowane przez selekcję naturalną, o czym trzeba pamiętać. Przytoczone ujęcie Lalanda wygląda na celowe przemilczenie by wypromować pogląd o braku źródła adaptacji w selekcji naturalnej dla istotnej części zmienności adaptacyjnej. **Prowadzi to do niebezpiecznego przesłania wykraczającego poza biologię, że obserwacje naukowe wykazały, iż mechanizm darwinowski nie jest wystarczającym źródłem adaptacji.** Nie byłoby to istotnym problemem, gdyby te sugestie nie ukazały się w jednym z najpoważniejszych pism z tej dziedziny, i w środowisku, które ‘prowadzi’ promocję EES. Praktyczna możliwość głoszenia takich tez wynika z braku nawyków środowiska biologów do ścisłej teoretycznej kontroli.

Termin ‘developmental bias’ wymagał szybkiego uporządkowania i podziału na wiele różnych koncepcji. W tym celu zaproponowałem pewien systemem porządkujący nazewnictwo dodatkowym symbolem wskazującym konkretny wariant, oraz zastąpienie obecnie mętnego terminu 'developmental bias' krótszym – ‘devbias’, i nie sugerującym (błędnie) jego treści znaczeniem użytych słów. Moje krytyczne artykuły (Gecow 2019v2, 2020) - próby teoretycznego porządkowania tego kierunku nie zostały dopuszczone do publikacji w piśmie promującym dyskusję na temat ‘developmental bias’, tak, jakby jakimś ideologicznym siłom zależało na braku teoretycznej, weryfikowalnej jasności rozważań w biologii ewolucyjnej. Podobnie bez merytorycznych recenzji odrzuciło kilka innych pism o podobnej tematyce, udało się je opublikować jako (Gecow 2024g,h) w mniej znanym piśmie po ponad 4 latach od ww. preprintów.

Teoretyczna definicja Arthura i rozszerzenie na degenerację – devbias1

Arthur (2004) opisuje ‘developmental bias’ następująco: „Założmy, że istnieje n możliwych kierunków, w których można przekierować trajektorię ontogenetyczną. Jeżeli, po zsumowaniu bardzo dużej liczby różnych mutacji danego genu, prawdopodobieństwo przekierowania w niektórych kierunkach jest wyższe niż w innych, wówczas występuje **developmental bias**. Alternatywnie, jeśli prawdopodobieństwo jest takie samo dla wszystkich n kierunków, wówczas nie ma bias.” lub „W przypadku dwóch cech, które można mierzyć w tych samych jednostkach, ... można powiedzieć, że bias istnieje, gdy wzór kowariancji przybiera dowolny kształt inny niż okrąg”. Za pomocą przejrzystych rysunków pokazuje, jak to rozumie.

Dla mnie przesłanie artykułu (Arthur 2004) jest jasne: intencją Arthura jest wprowadzenie pełniejszej koncepcji od ‘ograniczeń rozwojowych’ zawierającej także 'developmental drive' (ukierunkowania rozwojowe). Przedstawia zatem model teoretyczny wykazujący jedność tego mechanizmu. W modelu tym kluczową rolę odgrywa **korelacja zmian różnych cech fenotypowych** w rozkładzie prawdopodobieństw zmian proponowanych do selekcji, czyli **w rozkładzie zmian przed selekcją**. Rozkład ten nie zależy więc od doboru czyli rozkładu fitness (krajobrazu Wrighta), który zadziała później, i jako niezależny czynnik wraz z krajobrazem fitness podczas selekcji kieruje ewolucją. Ponieważ czynnik ten został już określony przed selekcją, Arthur nazywa go 'bias' - „odchyleniem/uprzedzeniem”.

Przedstawiony mechanizm możemy potraktować jako przykład, a nazwę jako otwartą na podobne mechanizmy, jeśli zostaną znalezione. Sugerowana istota tej nazwy polegała na tym, że czynnik występujący w rozkładzie zmienności fenotypowej przed selekcją, niezależny od rozkładu fitness aktywnego w późniejszej selekcji, wpływa na kierunek ewolucji. Nie ma sugestii, że czynnik ten powinien zwiększać średnią przydatność proponowanych zmian. **Ponieważ jednak dalej termin ‘developmental bias’ wprowadzony przez Arthura został zmodyfikowany przez Ullera i rozszerzony w Wydaniu Specjalnym w niekontrolowany sposób, dalej posługiwać się będę wygodniejszym terminem ‘devbias’ na ten szerszy zakres i ten nowy termin uzupełniam symbolami konkretnych rozpoznanych wariantów według pewnego systemu.** Wariant Arthura ma w nim nazwę: **devbias1Atb** (tu ‘t’ oznacza teoretyczny bias, ‘b’ – before, tj. przed selekcją, A – typ: Arthura oparty na korelacji).

Aby ułatwić intuicji, o jakich korelacjach mówimy, rozważmy obiekt/fenotyp o trzech cechach: x, y, z. Obecnie każda z nich ma wartość 1. Mutacje mogą każdą z nich zwiększyć (w zakresie liczb naturalnych) nawet 8-krotnie i uważamy, że takie

⁹ W rozdziale redakcyjnym Moczek pisze: „W listopadzie 2018 roku w Instytucie Santa Fe gościliśmy dwudniowe warsztaty pt. Developmental Bias and Evolution, ufundowane z grantu Fundacji Johna Templetona ... To Wydanie Specjalne ma na celu uchwycenie tej różnorodności punktów widzenia”.

mutacje są jednakowo prawdopodobne. Mamy więc przestrzeń możliwych (w sensie-1) fenotypów z $n = 512$. Gdy każdy z nich ma to samo prawdopodobieństwo to nie ma bias.

Jeśli x jest długością, y – siłą mięśnia, z – masą, a wzrost jest proporcjonalny i długość x wzrasta do $x = 2$, to wiadomo, że siła mięśnia $y = 4$ i masa $z = 8$. Ale jeśli $x = 4$, to $y = 16$ i $z = 64$, co nie spełnia powyższego założenia dotyczącego zakresu. Czy górne obcięcie przestrzeni do $(x, y, z) = (2, 4, 8)$ to już bias? – Raczej nie.

Jeśli x może z równym prawdopodobieństwem przyjąć dowolną wartość (np. z dokładnością do 0,1) z zakresu $0,5 \leq x \leq 2$, będzie to krzywa w trzech wymiarach przestrzeni: $(x, y, z) = (x, x^2, x^3)$. To jest devbias1A. W rzeczywistych pomiarach będzie pewne rozmycie, ale wynik ten nie zajmie całej dostępnej, już wyciętej przestrzeni, rozkład w nim nie będzie równy. Wiemy jednak, dlaczego pozostała część przestrzeni fenotypowej jest pusta i pojawia się problem – czy poprawnie wskazaliśmy dostępną przestrzeń fenotypową? Może należałoby odjąć te fenotypy, w których nie ma krzywej (x, x^2, x^3) , albo rozmycie daje prawdopodobieństwo bliskie 0. Wtedy ograniczymy się do naprawdę możliwych fenotypów (w sensie-2). Raczej jednak dla devbias1 dostępna przestrzeń fenotypowa powinna być tylko w sensie-1. Rozwinięcie tego przykładu daje dużo więcej pytań. Takie problemy powinny być zauważone i rozwiązywane teoretycznie.

Aby zilustrować wpływ korelacji cech na ewolucję, Arthur użył (Arthur 2004 rys.1) rozkładu „zmienności fenotypowej populacji”, wskazując „M, średnią populacji”. Nie może to być rozkład stanu różnorodności fenotypów w populacji w danym momencie wynikający z aktualnego zróżnicowania genotypów oraz aktualnego zestawu alleli i ich częstości, gdyż powinno chodzić o możliwe zmiany, a nie o stany, i to o zmiany określone przed selekcją, a użyty stan jest już po selekcji w trakcie rozwoju. Rozkład zmienności, jaki zastosował Arthur w swoich wywodach, można otrzymać na podstawie rozważań teoretycznych, czyli modelowania, które ze swej natury jest jedynie przybliżeniem uwzględniającym kilka wybranych aspektów. Ogromna złożoność warunków ewolucyjnych zwykle nie daje szans na dobre przybliżenie rozkładów rzeczywistych, jednak modelowanie pozwala uświadomić sobie niektóre oczekiwane właściwości takiego rozkładu.

W książce (Gecow 2024a rozdz.4.2.) wprowadzona została teoretycznie ‘degeneracja’ jako spontaniczne gubienie informacji celowej prowadzące do wzrostu entropii. Model ujęcia degeneracji jako devbias1Dtb, (‘t’ - teoretyczny, ‘b’ – przed selekcją, ‘D’ – typ: degeneracja) publikowany był już w (Gecow 2020, 2024h). Jest to silny czynnik przesuwający oczekiwany stan przed selekcją po jednej zmianie losowej.

Degeneracja prosto wyjaśnia „syndrom udomowienia” omówiony w (Wilkins 2020). Nazywam taką degenerację „dozwołoną”, gdyż w danych warunkach nie powoduje zbyt niskiego fitness. Należy jednak zauważyć, że Wilkins aby wskazać bias użył rozkładu po (‘a’ – after) selekcji (ponieważ tylko taki rozkład jest dostępny z eksperymentu – ‘e’). Tak więc jego doniesienie dotyczyło devbias1Dea.

Rozkłady wskazujące devbias i jego typy 3, 4 i 5

Aby lepiej wiedzieć, czym jest devbias, powinniśmy opisać go językiem prawdopodobieństwa. Rozkład fitness (krajobraz Wrighta) opisuje $P(a|\mathcal{X}, x_0)$, czyli prawdopodobieństwo akceptacji (a), gdy ewoluujący obiekt w stanie x_0 będzie miał po zmianie określone parametry $x \in \mathcal{X}$. Ponieważ rozkład fitness zależy od aktualnego stanu x_0 rozpatrywanego obiektu, to zamiast przestrzeni stanów $\mathcal{X}$ wygodniej operować na przestrzeni zmian $x - x_0 = x \in X$, wtedy rozważamy $P(a|X)$.

Oprócz zmian samego obiektu (w tym morfosfery i zachowania), które pozostawmy w X , należy uwzględnić także zmiany środowiska, które, jako wymuszone i niezależne od selekcji obiektu włożymy do V . Wtedy pełny zbiór zmian opisujemy jako $Y = X + V$ i krajobrazowi Wrighta odpowiada $P(a|Y)$. W pierwszym etapie będą nas interesować jedynie zmiany ewoluującego obiektu – X , a założymy, że nie ma zmian V środowiska. Zmiany obiektu pojawiają się z pewnym prawdopodobieństwem – $P(X)$.

Kierunek ewolucji obserwuje się jako kierunek średniego wektora x , tj. $E(x)$, wśród przypadków zmian, które są dostępne do obserwacji, czyli zostały zaakceptowane i są w rozkładzie $P(X|a)$. Kierunek nie zależy od długości tego wektora, więc możemy pomnożyć go przez stałą $P(a)$, co pozwala na przekształcenia: $P(X|a)P(a) = P(a \wedge X) = P(a|X)P(X)$.

$$E(x) = \sum_{x \in X} x \times P(x|a) \times P(a) = \sum_{x \in X} x \times P(x \wedge a) = \sum_{x \in X} x \times P(a|x)P(x)$$

Jak widać, kierunek ten zależy od dwóch opisanych powyżej czynników $P(a|X)$ i $P(X)$. Fakt, że $P(a|X)$ – krajobraz Wrighta wpływa na ten kierunek, jest dla wszystkich oczywisty. Arthur zauważył, że $P(X)$ również wpływa na ten kierunek, jeśli nie jest to rozkład płaski, i wpływ ten nazwał ‘bias’, jako odrębny czynnik występujący przed pracą selekcji $P(a|X)$. Jako przykład takiego bias Arthur podał korelację między wymiarami wektora x .

Developmental bias tj. – devbias, jest zatem niejednorodnością rozkładu $P(X)$. Obecność tego czynnika przed selekcją jest główną intuicyjną cechą koncepcji developmental bias. Selekcja następuje po zmianie i jest czasochłonna, opiera się na $P(a|X)$ a jej skutek to $P(X|a)$. Użyty w modelu degeneracji (Gecow 2020, 2024h) rozkład $P(X)$ jest założony, należy do najprostszych. Bardziej adekwatny rozkład wynika z półchaosu, nie jest on płaski (Gecow 2024c), czyli jest tu devbias.

Niektóre czynniki tworzące $P(a|X)$ mogą być już wystarczająco znane przed selekcją, tzn. ich wynik selekcji można określić (statystycznie) przed jej działaniem. Podobnie jak devbias, wpływają one na kierunek ewolucji, chociaż są zawarte w $P(a|X)$, a nie w $P(X)$, oraz są niezależne od V , czyli nie składają się z efektów $P(a|V)$. Takimi czynnikami są m.in. „tendencje strukturalne” (Gecow 2024f) zdefiniowane jako ogólne niejednorodności w $P(a|X)$. Z punktu widzenia głównej intuicji koncepcji devbias tendencje strukturalne są w pewnym sensie zjawiskami siostrzanymi do niej i odróżnienie ich skutków od skutków devbias może być trudne. Aby zwrócić uwagę na tę mylącą okoliczność, w podejściu eksperymentalnym zostaną one oddzielone jako **pseudo-devbias5**.

Do tej pory rozważaliśmy głównie rozkłady $P(a|X)$ i $P(X)$, ale wynikiem obserwacji jest częstość fenotypów (morfosfera) $P(\mathcal{X}|a, x_0)$, a nie rozważane rozkłady, których nie znamy. Obserwacja nie odpowiada nawet rozkładowi $P(X|a)$, ponieważ X to zmiany, a nie stany. **Aby określić zmiany tworzące X , musimy użyć pominiętego wyżej dla uproszczenia x_0 lub mieć rozkłady stanów z dwóch odrębnych chwil.**

Należy pamiętać, że po dokonaniu zmiany wszystkie elementy tej układanki mogą ulec zmianie, ponieważ zmienia się stan początkowy x_t obiektu na x_{t+1} . Zbiory X_t również zmieniają się na X_{t+1} , co utrudnia analizę, ale można je zsumować jako $X = X_t \vee X_{t+1}$, ponieważ są zazwyczaj bardzo podobne. Koncentrując się na konkretnej zmianie $z \in X$ obiektu, możemy zobaczyć tę zmianę i wynikającą z niej różnicę: $\Delta P(X) = P_{t+1}(X) - P_t(X)$. Ta różnica to nowe **devbias3**. Nowy rozkład $P_{t+1}(X)$ jest nadal losowy i ślepy na potrzeby, wygląda jedynie na stroniczy z poprzedniego punktu widzenia (w chwili t), który różni się od obecnego. Jeżeli $\Delta P(X) \neq 0$, a $P_t(X)$ był płaski, to $P_{t+1}(X)$ już płaski nie jest.

Proponowane teorie trzeba porównać do rzeczywistości. W przytoczonym już przykładzie „syndromu udomowienia” (Wilkins 2020) ewidentnie występuje istotny czynnik środowiskowy, który na razie pomijaliśmy. Ma on nie tylko prawdopodobieństwo wystąpienia zmiany $P(V)$ i wpływ na przetrwanie obiektu $P(a|V)$, ale także modyfikuje po zmianie v_t $P(a|X_{t+1})$ oraz $P(X_{t+1})$ do nowej postaci $P(a|X_{t+1}, v_t)$ i $P(X_{t+1}|v_t)$, ponieważ zmiana x_{t+1} powstaje w innych okolicznościach i także powstały tak obiekt x_{t+1} oceniany jest w tym nowym środowisku. Podobnie jak wyżej, ten nowy czynnik tworzy $\Delta P(X)$ generujący **devbias3**. $P(a|X_{t+1}, v_t)$ działa później i dodaje się do wyników pomiarów po selekcji.

Czy devbias4 generuje adaptacje?

W naturalny sposób zauważono, że niektóre devbias3 (wydzielone dalej jako devbias4) kierują ewolucję w stronę wyższego przystosowania i pojawia się problem – czy powstałe tak adaptacyjne zmiany ewolucyjne są efektem darwinowskiego doboru naturalnego, czy też takie devbias3+ są dodatkowym, niezależnym źródłem adaptacji? Aby jasno odpowiedzieć na to pytanie prześledźmy etapy powstawania i działania takiego devbias4. Po zmianie, która tworzy mechanizm devbias3 wpierv następuje sprawdzenie przez dobór, czy tę zmianę można zaakceptować, tj. pozostawić w obiekcie. Następny etap (jeżeli zmieniony obiekt jeszcze istnieje) jest znacznie dłuższy – teraz sprawdzany jest mechanizm devbias, czy proponowane tym mechanizmem zmiany nie są letalne zbyt często (w porównaniu do poprzedniego stanu, który był do przyjęcia). Dopóki ten etap selekcji nie zakończył się dostatecznie jasną odpowiedzią – devbias jest ‘w trakcie selekcji’, co oznaczmy symbolem ‘@’. W tym czasie może nastąpić eksperyment i trzeba jakoś zauważony **devbias3@** zakwalifikować (bo może dziwić jego domniemane¹⁰ samobójcze działanie). Gdy odpowiedź testu zaistnieje i okaże się, że proponowane teraz zmiany są średnio gorsze, to jest to **devbias3-**, ale takich obiektów powinno już nie być. Jednak w sporym czasie tego testu mogło zaistnieć wiele zmian w sumie kompensujących ujemny efekt, które teraz utrudniają pozbycie się niedobrego mechanizmu i werdykt doboru naturalnego jest zafałszowany.

Natomiast w przeciwnym razie, gdy zmiany są średnio lepsze, to takie obiekty dominują w populacji i jest to **devbias3+**. Jego mechanizm jest szczególny, **dotyczą go najgorętsze dyskusje**, dlatego warto wydzielić go jako **devbias4**. Oczywiście zmiany ewolucyjne, które on proponuje jakby ‘są od razu adaptacyjne’, ale gdyby nie mechanizm darwinowski, który go wypromował, tego devbias4 i jego celnych propozycji by nie było. **Devbias4 jest jedynie pośrednikiem doboru, a nie niezależnym czynnikiem kreującym adaptację.** Uller i inni (2018, 2020), a za nimi większość autorów Wydania Specjalnego rozpatruje okres ewolucji, w którym devbias4 już jest dostępny, a w tym przedziale czasu rzeczywiście jest on podobnym do doboru źródłem adaptacji. Czas wygenerowania tych mechanizmów przez dobór jest w dyskusji pomijany, co zostawia błędne wrażenie, że takiej akcji nie było. Devbias4 rozumiany jest głównie jako kalibracja mechanizmów losowania zmian dziedzicznych, taką funkcję wykonują niektóre mechanizmy lamarkowskie omawiane w poprzednim rozdziale i (Gecow 2019, 2024g), w tym mechanizmy regulacyjne podczas ontogenezy.

Większość devbias wykrytych w badaniu skamieniałości (Jabłoński 2020) ma charakter devbias4ge¹¹. Jednakże ‘devbias4’ wynikające z plastyczności (ograniczone do rozwojowej, adaptacyjnej reakcji na zmiany

¹⁰ Czym innym jest wniosek z eksperymentu naukowego, a czym innym skutek selekcji naturalnej,

¹¹ Eksperyment ('e') obejmujący obserwację może dać nam zazwyczaj tylko rozkłady po selekcji ('a' - after), a dokładniej w: małym ('s' - small); środkowym ('m' - middle) lub wielkim ('g' - great) okresie/czasie selekcji zamiast ogólnego 'a'.

środowiska) przed asymilacją genetyczną nie jest jeszcze dziedziczne i nie jest wtedy zmianą ewolucyjną, która awansuje t z t na $t+1$, więc nie tworzy devbias. Należy pamiętać, że devbias nie jest zmianą, jest mechanizmem odchylającym zmiany. Genetycznie zapisany mechanizm plastyczności wraz z asymilacją genetyczną statystycznie utrwalaającą w genach zaproponowane doraźne zmiany epigenetyczne powinien być traktowany w $P(X_{t+1}|v_t)$ jako devbias4be.

Porównanie oczekiwań z obserwacją – devbias2

W (Uller et al. 2018) definicja „developmental bias”, używana także w Wydaniu Specjalnym (Moczek 2020), jest bardziej dostosowana do zadania porównania z obserwacją niż definicja Arthura: „Zmienność fenotypowa jest generowana przez procesy rozwoju, przy czym niektóre warianty powstają łatwiej niż inne – jest to zjawisko znane jako „developmental bias”.”¹². Jest to porównanie dwóch rozkładów – teoretycznego/oczekiwanego: $P(X)$ „możliwej przestrzeni fenotypowej”, który ‘powinien być’ płaski dla przypadku bez bias i zmierzonego zwykle po selekcji $P(X|a)$. Nazwijmy wynik takiego porównania devbias2. Aspekt niezależności od selekcji zostaje tu zwykle utracony gdyż obserwacja rzeczywistego rozkładu zmienności fenotypowej przed selekcją jest ‘możliwa’ tylko wyjątkowo, gdy efekt zmiany pojawia się w rozwoju dostatecznie późno i wpływ selekcji można uznać za mały (s - small). Nasuwa się pytanie: czy taki devbias2 to „t” czy „e”? Nie ma dobrej odpowiedzi i tego atrybutu nie można użyć dla devbias2. Dla wszystkich innych devbias atrybut t/e dotyczy jednocześnie obu porównywanych rozkładów.

Obiektywność zjawiska zależy tutaj od obiektywności oczekiwanego rozkładu. Jako przykład takiej devbias2 wskazane jest podobieństwo lewej i prawej kończyny. Jest to dobry przykład, gdyż wskazuje na związek pomiędzy wyborem oczekiwanego rozkładu a intuicją badacza. Intuicja zależy jednak od doświadczenia – dobry programista byłby zdziwiony, gdyby zaobserwowany rozkład wskazywał, że duże podobieństwo lewej i prawej kończyny jest wyjątkiem. Spodziewałby się, że istnieje jedna procedura budowy kończyny, nieco zmodyfikowana przez parametr lewy/prawy¹³. Uller także przytacza taki pogląd, ale uznaje zjawisko za devbias. Przykład ten jest prosty i wyraźnie sugeruje, że oczekiwany rozkład jest silnie zależny od oczekującego, czyli jest subiektywny. Salazar-Ciudad (2021) pisze: „rozwój jest postrzegany jako powodujący odejście od oczekiwanego rozkładu zmienności morfologicznej. Ale jaki jest ten oczekiwany rozkład?” oraz na początku Abstraktu: „nie ma faktycznego powodu, aby oczekiwać, że rozwój może prowadzić do izotropowych zmian morfologicznych”. Nie oznacza to, że zjawisko devbias2 (zdefiniowane jak powyżej) obiektywnie nie istnieje, ale że jest tylko wskazówką do skorygowania naszej intuicji, czyli zrozumienia tych procesów, i do tego służy w wielu pracach. Takie zrozumienie wykazywały już dobrze prognozujące modele, m.in. kształtu zębów u ssaków¹⁴.

Ogólnie oczekiwanie rozkładu płaskiego jest wynikiem naszej niewiedzy o czynnikach różnicujących elementy zbioru. Od dawna znane są dwa warianty interpretacji prawdopodobieństwa: częstościowe i subiektywistyczne bayesowskie. O ile w przypadku skończonych zbiorów oszacowanie rozkładu przy wystarczającej znajomości procedury losowania i charakterystyki elementów daje dobre wyniki (np. termodynamika gazu czy gry hazardowe), o tyle w przypadku zbiorów ciągłych znane są podstawowe problemy od ponad wieku. Zatem oczekiwany rozkład fenotypów niezbędny do wyznaczenia devbias2, oszacowany na podstawie skąpej znajomości procedury losowania, jest obciążony istotnym błędem, o czym wiemy.

Poszukując poprawnego rozkładu $P(X)$ pierwszą myślą jest, że jest on ‘ślepy na potrzeby’, tj. ‘bezstronny’. Zwykle przyjmuje się, że ‘ślepy na potrzeby’ oznacza ‘przypadkowy’, to jednak nie jest to samo, co prowadzi do nieporozumień. Do tego dochodzi błędne przeświadczenie, że rozkład przypadkowy powinien być płaski. To jest powód, dla którego próba interpretacji przypadków devbias2 doprowadziła do wniosku: „To, że zmienność fenotypowa jest bezstronna, było... prawdopodobnie domyślnym założeniem w teorii ewolucji. ... to założenie jest prawdopodobnie bezpodstawne” (Uller i in. 2018). Jest to podstawowa sugestia wyrażona w abstrakcie. Można to odczytać jako podważanie podanego przez Darwina wyjaśnienia pochodzenia celowości (adaptacji) w budowie i działaniu żywych istot, co budzi zrozumiałą sprzeciw, tym bardziej, że widać niedociągnięcia metodologiczne leżące u podstaw takiej opinii.

¹² “Phenotypic variation is generated by the processes of development, with some variants arising more readily than others—a phenomenon known as “developmental bias.” ”

¹³ Takie podejście promowane jest w (Johnston et al. 2022) *Symmetry and simplicity spontaneously emerge from the algorithmic nature of evolution*.

¹⁴ “Tooth morphology in mammals provides a particularly compelling example of how developmental studies can be combined with computational analyses to demonstrate bias. ... models were able to reproduce accurately variation in teeth morphology observed within species (Salazar-Ciudad and Jernvall 2010), predict morphological patterns both across species and in teeth cultivated in vitro (Kavanagh et al. 2007; Harjunmaa et al. 2014), and even retrieve ancestral character states (Harjunmaa et al. 2012). ” (Uller et al. 2018).

Rzeczywiście fałszywe jest twierdzenie, że zmienność fenotypowa jest bezstronna (bo w wyniku doboru nagromadziło się wiele devbias4, w tym plastyczności), ale fałszywe jest także twierdzenie, że było to „domyślne założenie w teorii ewolucji”, gdyż oznaczałoby to, że takie założenie jest konieczne, a nie jest. Darwin podał mechanizm, w którym zmienność bezstronna/‘ślepa na potrzeby’ jest założeniem wystarczającym (lecz nie koniecznym), by selekcja naturalna wybrała zmiany adaptacyjne. Resztę załatwia brzytwa Ockhama.

Autorzy (Uller et al. 2018) raczej nie chcą podważać darwinowskiego monopolu, jednak nie blokują w pełni tego podejrzenia sformulowaniem: „Często developmental bias i dobór naturalny traktowane są jako alternatywne wyjaśnienia, ale jest to fałszywa dychotomia: developmental bias może ewoluować w drodze doboru naturalnego, a bias i selekcja wspólnie wpływają na ewolucję fenotypu.”¹⁵, które nadal pozostawia pewne niejasności. To ostrożna opinia fenomenologa, ale pozostawienie furtki: ‘może’, sugeruje, że nie musi.

Wydanie Specjalne zawiera wiele artykułów przytaczających rozmaite przykłady związane z ideą ‘developmental bias’. Nie tu jest miejsce na ich analizy i polemiki. Więcej moich uwag zawarłem w (Gecow 2024h), ale, jak już wspomniałem, charakter i cele tego zbioru szczególnie wskazuje skrajny artykuł (Laland et al. 2020).

Propozycja uporządkowania devbias

Podsumujemy propozycje uporządkowania terminu ‘developmental bias’ nieco dotąd rozproszone. Przede wszystkim należy ten słabo zdefiniowany obecnie termin ‘odłączyć’ od werbalnego znaczenia składających się na niego słów, gdyż wprowadzało to nieuzasadnione dodatkowe rozszerzenie. Proponuję zamiast niego używać termin ‘devbias’ w zakresie w jakim wprowadzone było ‘developmental bias’ w Wydaniu Specjalnym. Aby jednak skierować wysiłek na większą precyzję proponuję uzupełniać go dodatkowymi, opcjonalnymi kodami wskazującymi wariant. Nie jest to system zamknięty, wymaga głębszej i szerszej dyskusji.

Proponuję 5 głównych typów devbias oznaczonych cyfrą:

- devbias1 – bazujące na podejściu Arthura (2004), definiowane teoretycznie za pomocą prostych modeli. Jest to wpływ na kierunek zmian ewolucyjnych (w przestrzeni fitness) przez czynnik występujący przed selekcją i niezależny od aktualnego krajobrazu fitness.
- devbias2 – próba porównania teoretycznie oczekiwanego rozkładu zmian fenotypowych z danymi eksperymentalnymi. W podejściu (Uller et al. 2018) jeśli rozkład jest izotropowy, wówczas nie ma devbias2. Aby nie było to tylko subiektywne, rozkład teoretyczny musi mieć obiektywne podstawy.
- devbias3 – różnice znalezione przez porównanie dwóch eksperymentalnych rozkładów zmian fenotypowych w tej samej linii ewolucyjnej w różnym czasie, zazwyczaj patrząc na różnice w ich efekcie przystosowania.
- devbias4 – szczególny przypadek devbias3, gdzie późniejszy rozkład wykazuje wyższe średnie fitness, tzn. proponowane do selekcji zmiany są częściej adaptacyjne. Tu należą mechanizmy lamarkowskie.
- pseudo-devbias5 – prawidłowości w rozkładzie akceptacji zmian fenotypowych przypominające devbias3, obecne także przed nową selekcją, lecz rozkład zmian fenotypowych pozostaje niezmienny. Tu należą tendencje strukturalne (Gecow 2024f).

Podstawowym elementem zjawiska devbias jest obecność (w rozkładzie zmian fenotypowych) przed (‘b’ - before) selekcją czynnika tworzącego devbias. Jednak zazwyczaj można to zobaczyć tylko teoretycznie (‘t’). Wskazanie takiego teoretycznego czynnika jest celem – wyjaśnieniem. Eksperyment (‘e’) obejmujący obserwację może dać nam zazwyczaj tylko rozkłady po selekcji (‘a’ - after) (a dokładniej w: małym (‘s’ - small); środkowym (‘m’ - middle) lub wielkim (‘g’ - great) okresie/czasie selekcji zamiast ogólnego ‘a’). Dlatego np. devbias3ea jest jedynie przesłanką/hipotezą, że istnieje odpowiadający mu devbias3tb. W wyjątkowym przypadku, gdy pierwsze efekty zmiany pojawiają się na odpowiednio późnym etapie rozwoju, możliwy jest pomiar (prawie) przed selekcją.

W przypadku devbias2 atrybuty ‘t’ i ‘e’ nie mają sensu, w pozostałych przypadkach odnoszą się one do obu porównywanych rozkładów. Devbias3 ma dodatkowy atrybut dotyczący kierunku do większego fitness: ‘+’ oznacza preferowanie zmian adaptacyjnych i wtedy taki devbias3+ jest wydzielony jako devbias4; ‘-’ oznacza preferowanie zmian niekorzystnych i takich przypadków nie powinno być (ale znamy mechanizmy, która mogą doprowadzić do ich pozostania); ‘@’ to ‘świeży’ devbias3, który jest jeszcze w trakcie testowania, co może uzasadniać napotkanie preferencji niekorzystnych w eksperymencie wykazującym ten devbias3.

Pojęcie ‘developmental bias’ mimo swoich wad pozwala na praktyczne wnioski i korektę intuicji prowadzącą do bardziej adekwatnych ujęć. Takie celniejsze podejście proponuje Salazar-Ciudad w artykule (2021) *Why call it developmental bias when it is just development?*

¹⁵ “Developmental bias and natural selection have often been portrayed as alternative explanations, but this is a false dichotomy: developmental bias can evolve through natural selection, and bias and selection jointly influence phenotypic evolution.”

Podsumowanie

Artykuł ten jest dużym skrótem rozdz.5.8 książki (Gecow 2024a), ostatnim a serii ‘niecenzurowanych’ preprintów opisujących kolejne rozdziały promowanej tak książki. Ten rozdział jest szczególnie polemiczny, wskazuje podstawowe współczesne problemy w biologii ewolucyjnej wynikające z tradycyjnego odrzucania metod rozumowania abstrakcyjnego (to jest owo cenzurowanie), czyli klasycznej teorii dedukcyjnej.

Pierwszy dyskutowany temat to mechanizmy lamarkowskie, które wynikły ze skutecznego dowartościowania głównie przez Jabłonkę epigenetycznych mechanizmów dziedziczenia. Wywołało to gorącą dyskusję czy należy zastąpić MS przez EES, ale dyskusja nie dopuszczała argumentów z abstrakcyjnego zakresu klasycznej teorii, przez co nie wypracowano klarownej konkluzji i problem zawisł na poziomie uznaniowym. Argumenty abstrakcyjne, czyli teoretyczne (w sensie teorii ścisłych) są jasne: MS była początkowo teorią o jasnych założeniach – rozpatrywano w niej jedynie zjawiska wynikające z genetyki populacyjnej. Ponieważ teraz dopuszcza się także dziedziczenie epigenetyczne, założenia zostały rozszerzone i EES (gdyby była teorią opartą na takich rozszerzonych założeniach) jest już inną, szerszą teorią. Ale obie te syntezy nie są obecnie teoriami opartymi na konkretnych założeniach, więc to jeden worek danych z bałaganem w środku.

Dziedziczenie epigenetyczne przypominało zbyt pochopnie ‘niepoważanego’ Lamarcka, i problem plastyczności, który wraz asymilacją genetyczną daje zmiany ewolucyjne ‘od razu adaptacyjne’. Ostatnio problem ten przemianowano na ‘developmental bias’, a dyskusja jego idzie w kierunku rozmycia pierwotnych definicji. Prowadzi to do groźnego, błędnego wniosku, że darwinowska selekcja naturalna jest niewystarczającym źródłem adaptacji. W tej dyskusji przede wszystkim nie zauważa się, że mechanizmy plastyczności powstały drogą selekcji naturalnej wcześniej, są więc jedynie pośrednikiem w tworzeniu adaptacji, a nie niezależnym źródłem. Artykuł ten przypomina moją propozycję uporządkowania i dokładniejszego podefiniowania zjawisk związanych z developmental bias – wprowadzenia terminu devbias z końcówkami wskazującymi na określony wariant zjawiska.

Bibliografia

- Arthur W. (2004). The effect of development on the direction of evolution: toward a twenty-first century consensus. *Evolution and Development*. 6 (4): 282–288. doi:10.1111/j.1525-142x.2004.04033.x.
- Gecow A. (2015). Lamarck with Jablonka force shift to Extended Evolutionary Synthesis, better at once to Draft of deductive theory. *Philosophy of the living nature*, 1, Instytut Filozofii i Socjologii PAN, Warszawa, p.88-100 <https://ifispan.pl/buddydrive/file/philosophy-of-the-living-nature-2015/> [2025-05-28].
- Gecow A. (2019). Darwinian base of the Lamarckian mechanisms, Extended Synthesis as a step towards deductive theory (full version). (v1). Późniejsza (2020) wersja (v2): Lamarckian mechanisms as developmental bias and their Darwinian base – descriptive versus explanatory biology (full version). *Preprint OSF*, <https://osf.io/yr2h9>.
- Gecow A. (2020). Why is the term 'developmental bias' misleading? *Preprint OSF*, <https://osf.io/x489e>.
- Gecow A. (2024a). *Szkic dedukcyjnej teorii życia*. ANKROM AFM, Warszawa.
- Gecow A. (2024b). Mechanizmy „postępu” w ewolucji biologicznej. *Preprint OSF*, <https://doi.org/10.31219/osf.io/xjte7> v2, ang.v3.
- Gecow A. (2024c). Istota życia – utrzymanie systemu w stanie półchaosu. *Preprint OSF*, <https://doi.org/10.31219/osf.io/ms3nk> v1, ang.v2.
- Gecow A. (2024d). Obiektywne aspekty informacji, w tym: nieintencjonalna informacja celowa, biologiczna, semantyczna. *Preprint OSF*. <https://doi.org/10.31219/osf.io/74ufs> v1.
- Gecow A. (2024e). Definicja życia - gromadzenie informacji celowej wbrew wzrostowi entropii. *Preprint OSF*, <https://doi.org/10.31219/osf.io/5c38f> v1.
- Gecow A. (2024f). Symulacyjny model rekapitulacji filogenezy w ontogenezie – tendencje strukturalne. *Preprint OSF*, <https://doi.org/10.31219/osf.io/jrz7f> v1, ang.v2.
- Gecow A. (2024g). Lamarckian mechanisms as developmental bias and their Darwinian base – descriptive versus explanatory biology. *J Res Edu*, 2(1), 01-24. <https://dx.doi.org/10.33140/JRE.02.01.16>. Wcześniej: 2019, *Preprint OSF*, <https://osf.io/yr2h9>.
- Gecow A. (2024h). Adaptive developmental bias is created by natural selection, types of ‘devbias’. *J Res Edu*, 2(1), 01-24. <https://dx.doi.org/10.33140/JRE.02.01.18>. Wcześniej: 2020, Why is the term 'developmental bias' misleading? *Preprint OSF*, <https://osf.io/x489e>.
- Gecow A. (2025a). Two coherent definitions of the life process derived from the half-chaos theory and the (unintentional) purposeful information theory. *BioSystems*, V256,
- Gecow A. (2025b). Mechanizmy formujące integrony wyższego rzędu, populacja, narzędzia. *Preprint viXra*, <https://viXra.org/abs/2512.0076>

- Huxley J. (1942). *Evolution: The modern synthesis*. Allen & Unwin, London.
- Jablonka E, Lamb M.J. (1989). The inheritance of acquired epigenetic variations. *J Theor Biol.* **139**(1):69-83.
- Jablonka E., Lamb M.J. (1995). Epigenetic inheritance and evolution: The Lamarckian dimension. *Oxford University Press*, Oxford.
- Jablonka E., Lamb M.J., Avital E., (1998). Lamarckian mechanisms in Darwinian evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 1998 May, 13 (5), 206-210.
- Jablonka E., Lamb M.J. (2005, 2014). *Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral and symbolic variation in the history of life*, MIT Press, Cambridge.
- Jablonka E. (2007). The developmental construction of heredity. *Dev Psychobiol* 49(8): 808–817
- Jablonka E., Lamb M.J. (2007). The expanded evolutionary synthesis — a response to Godfrey-Smith, Haig, and West-Eberhard. *Biology & Philosophy*, **22**, 453-472.
- Jablonka E, Lamb M.J. (2008). Soft inheritance: Challenging the modern synthesis. *Genet Mol Biol* **31** (2): 389-395.
- Jablonka E, Raz G. (2009). Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Quarterly Review of Biology.* 84(2).
- Jablonka E, Lamb M.J. (2010) Transgenerational epigenetic inheritance. In *Evolution: the extended synthesis* (red M. Pigliucci & G. B. Müller), 137–174. Cambridge, MA: MIT Press.
- Jablonka E. (2011). Introduction [ch. 15]. Lamarckian problematics in biology. W: S.B. Gissis, E. Jablonka (red.) *Transformations of Lamarckism: from subtle fluids to molecular biology*, Cambridge MA 2011 The MIT Press, 145-156.
- Jablonski D. (2020). Developmental bias, macroevolution, and the fossil record. *Evolution & Development*, **22**:103-125. <https://doi.org/10.1111/ede.12313>
- Johnston I.G., Dingle K., Greenbury S.F., Camargo C.Q., Doye J.P.K., Ahnert S.E., Louis A.A. (2022). Symmetry and simplicity spontaneously emerge from the algorithmic nature of evolution. *PNAS* Vol. 119 No. 11 e2113883119 <https://doi.org/10.1073/pnas.2113883119>
- Laland K.N, Toyokawa W, Oudman T. (2020). Animal learning as a source of developmental bias. *Evolution & Development*. 22:126-142. <https://doi.org/10.1111/ede.12311>
- Lamarck J. B. (1960/1806). *Filozofia zoologii*. PWN, Warszawa.
- Moczek A. (red.) (2020). *Developmental Bias in Evolution* Special Issue of ‘*Evolution & Development*’ Volume 22, Issue 1-2 <https://doi.org/10.1111/ede.12330>
- Salazar-Ciudad I. (2021). Why call it developmental bias when it is just development? *Biology Direct* (2021) 16:3. <https://biologydirect.biomedcentral.com/articles/10.1186/s13062-020-00289-w>
- Szmalhauzen I.I. (1975). *Czynniki ewolucji, teoria doboru stabilizującego*. PWN Warszawa.
- Uller T., Moczek A.P., Watson R.A., Brakefield P.M., Laland K.N. (2018). Developmental bias and evolution: A regulatory network perspective. *Genetics* 209:1-18, 949-966, DOI: 10.1534/genetics.118.300995.
- Uller T, Feiner N, Radersma R, Jackson ISC, Rago A. (2020). Developmental plasticity and evolutionary explanations. *Evolution & Development*. 22:47-55. <https://doi.org/10.1111/ede.12314>
- Waddington C.H. (1957). *The Strategy of the Genes*. London.
- Wilkins A.S. (2020). A striking example of developmental bias in an evolutionary process: The “domestication syndrome”. *Evolution & Development*. 22:143-153. <https://doi.org/10.1111/ede.12319>

Spis treści

1 Wstęp	1
Teoria, syntezy MS i EES, wymiar lamarkowski, nie tylko Darwin	2
Rehabilitacja Lamarcka	3
Devbias	3
Teoretyczna definicja Arthura i rozszerzenie na degenerację – devbias1	4
Rozkłady wskazujące devbias i jego typy 3, 4 i 5	5
Czy devbias4 generuje adaptacje?	6
Porównanie oczekiwań z obserwacją – devbias2	7
Propozycja uporządkowania devbias	8
Podsumowanie	9
Bibliografia	9