

Originalni naučni rad
UDK 575.826/.827:168 ; 573.7:113

EVA KAMERER

SILA PRIRODNE SELEKCIJE
Rekonstrukcija jednog koncepta

„Moramo da zapamtimo da je životinja po prirodi vlažna i topla, i živeti znači biti takvog sastava, dok je starost suva i hladna, a takvo je i mrtvo telo.“

Aristotel, *De longitudine et brevitate vitae*

Tradicionalne mitološke i religiozne predstave starost ne asociraju nužno sa smrću, već mnogo pre sa propadanjem, fizičkim i moralnim.¹ Tako jedan poznati starogrčki mit pripoveda o trojanskom princu Titonu koji je milošću svoje ljubavnice boginje pretvoren u božanstvo, ali je pri tom zaboravio da zamoli da mu bude data i mladost, pa je bio prisiljen da svoj besmrtni život provodi kao starac. Priča o starenju vrhovnog germanskog boga Votana i o propasti božanske Valhale, koja predstavlja mitsku obradu istorijskog događaja hristijanizacije germanskog sveta, ilustrativna je u sasvim drugom smislu. Votan, germanski pandan Zevsu, pogođen je kletvom zbog prisvajanja blaga Nibelunga. Posledica kletve je starost: Votan postaje bezvoljan, odbija da pije iz vrča mladosti i da tako obnovi svoju snagu, a njegov nepovratno starenje prikazano je kao potonuće Valhale u Rajnu. Tako besmrtnost pretpostavlja stalno održavanje mladosti, a starenje vodi u propast i smrt. Sličnost ove predstave sa nekim elementima evolucione teorije starenja je upadljiva: pitanje kako je putem evolucije nastalo stanje organiz-

¹ Ovaj tekst je nastao u okviru projekata br. 179041 (Dinamički sistemi u prirodi i društvu: filozofski i empirijski aspekti) i 41004 (Bioetički aspekti: moralno prihvatljivo u biotehnoški i društveno mogućem), koje finansira Ministarstvo prosvete i nauke Republike Srbije.

ma koje nazivamo starost imanentno je povezano sa pitanjem zašto umiremo. Ova veza, naravno, nije nužna, jer, iako svi organizmi koji stare umiru, starost ne mora da bude faza koja prethodi smrti. U prirodi postoje organizmi koji ne stare, već rastu i razmnožavaju se sve dok im uslovi njihove životne sredine to dozvoljavaju.

Aristotel, kao i August Vajsman mnogo vekova posle njega, došao je do zaključka da uzrok starenja i smrti ne može biti jednostavan, jer na osnovu pažljivog posmatranja živih organizama ne možemo da pronađemo nikakvu vidljivu pravilnost: iako izgleda da sangvinične životinje duže žive od onih beskrvnih, mnogo je primera koji pokazuju suprotno, a isto nam tako ni razlika koja postoji među suvozemnim životinjama ne dozvoljava da ih u pogledu dužine života suprotstavimo morskim. Varijabilnost koja u dužini životnog veka postoji među organizmima sasvim je zbunjujuća za Aristotela: ne postoji nikakva jasna korelacija između veličine, staništa, grade i načina života organizma, s jedne strane, i dužine njihovog života, s druge. Uvek je moguće pronaći primere koji pobijaju hipotezu, tj. koji pokazuju da pripadnici vrsta koje poseduju slične karakteristike i žive u sličnim uslovima, istovremeno imaju vrlo različit životni vek. Osim toga, značajne razlike u životnom veku uočljive su kako među vrstama, tako i među pojedinačnim pripadnicima vrsta. Aristotel, konačno, svoju analizu ovog biološkog fenomena zasniva na ideji kompleksnog odnosa između sastava telesnih tečnosti i životne sredine u kojoj određeni tipovi organizama žive. Iako danas znamo da ovo nije uzrok starenja, Aristotel je u nečemu vrlo važnom bio u pravu: kauzalna analiza starenja ne može da se osloni na ideju o jednom jedinom uzroku. Ili, kao što naučnici to danas izražavaju, starenje ne može da se podvede pod jednu jedinstvenu kauzalnu istoriju. Implikacije ove činjenice su mnogobrojne i dalekosežne.

Jedna od prvih ozbiljnih naturalističkih ideja o tome zašto je čovek smrtno biće formulisana je zahvaljujući pokušaju da se odgovori na pitanje zašto iz ljudskih populacija nisu eliminisane određene bolesti. Radilo se konkretno o teškom neurološkom poremećaju zvanom Hantingtonova horeja koji kod obolelog izaziva degenerativne promene nervnog sistema praćene nevoljnim kretnjama i maničnim ispadima. Hantingtonova horeja je nasledna bolest koja je dugo vremena za naučnike predstavljala zagonetku, jer, iako je za njen nastanak dovoljno prisustvo dominantnog gena kod obolelog, ona se u populaciji javlja sa konstantnom učestalošću. Naime, ako u tumačenju prisustva organizmičkih karakteristika i stanja polazimo od principa prirodne selekcije, onda očekujemo da bi se njenim delovanjem smanjivala učestalost pomenute bolesti u ljudskim populacijama. Ponešto pojednostavljeno rečeno, očekivali bismo da prirodna selekcija iz genskog fonda populacije eliminiše gen koji izaziva ovu bolest. Odakle, onda, potiče ovaj raskorak između naših predviđanja i stvarnosti? Očigledno je da objašnjenje

zahteva izvesnu modifikaciju principa, i to je upravo ono što je britanski evolucionisti biolog Džon Holdejn i učinio.

Po Holdejnovom mišljenju, Hantingtonova horeja nije postala predmet prirodne selekcije zato što njeni prvi simptomi postaju primetni tek u životnom razdoblju u kome oboleli, po pravilu, već ima potomke. Holdejn ovu svoju ideju izražava na apstraktan i prilično kontraintuitivan način: jačina delovanja prirodne selekcije opada sa godinama. Naime, selektivni efekti gena čije štetno delovanje se pokazuje tek kasno u životu praktično su nezatni ukoliko su članovi populacije kratkovečni. A tako je bilo u predakim, lovačko-sakupljačkim populacijama čiji članovi su retko živeli duže od tridesetak godina.² Nije bilo potrebno mnogo vremena da se ova ideja prenese iz područja tumačenja bolesti u područje tumačenja biološke konačnosti. Sistematsko propadanje organizma koje nastupa u određenom životnom razdoblju karakterističnom za datu vrstu posledica je činjenica da jedinke, tj. njihove osobine više ne predstavljaju predmet delovanja prirodne selekcije. Kakve su konceptijske implikacije ovog objašnjenja? Na ovo pitanje pokušaću da odgovorim kroz analizu različitih verzija misaonog eksperimenta sa populacijom besmrtnih organizama koji predstavlja važan element skoro svih značajnih evolucionih teorija starenja, počev od teorije germ-plazme Augusta Vajsmanna, pa do teorije o potrošnoj somi (*disposable soma*) Toma Kirkvuda (1). Analiza koja sledi trebalo bi da pokaže kakvu je ulogu ovaj misaoni eksperiment imao u formulaciji novog koncepta prirodne selekcije i zbog čega je on, nadalje, postao značajno oruđe u preciziranju granica važenja ovog koncepta (2).

1. Misaoni eksperiment sa populacijom besmrtnih organizama

Objašnjenja koja nalazimo u evolucionim teorijama starenja oslanjaju se na nekoliko interesantnih ideja koje, i inače, predstavljaju konstitutivne elemente klasičnih oblika teorije evolucije. Neka od njih starenje predstavljaju kao specijalan slučaj borbe za resurse. Naime, budući da organizmi žive u maltusovskom svetu ograničenih resursa, starenje (smrt) je jedno evoluciono rešenje problema nedostatka prostora, hrane, partnera i slično: starije jedinke, zapravo, ustupaju ograničene resurse mladim članovima svoje populacije. Ovo je motiv koji nam je dobro poznat iz čovekove kulturne istorije: siromašne ljudske grupe bile su prisiljene da svoje ostarele članove

2 Na činjenicu da je u novijim arheološkim istraživanjima utvrđeno da je životni vek naših predaka pre pronalaska poljoprivrede bio znatno duži nego što se to ranije mislilo upozorio me je Slobodan Perović (o tome up. Colin Renfrew, *Prehistory: Making of the Human Mind*, Weidenfeld and Nicolson, London, 2007). Ostaje da se vidi da li je ovo otkriće od presudne važnosti za evolucionu teoriju starenja koja je izgrađena na Holdejnovoj intuiciji o opadanju snage prirodne selekcije sa godinama života.

lišavaju hrane i udaljavaju iz zajednice, da bi obezbedile preživljavanje mladih. Da vidimo kakve su implikacije ove ideje na polju prirodne istorije. Darvinovska borba je metaforična predstava osnovnog mehanizma organske evolucije, prirodne selekcije. Metaforično izražavanje delom je motivisano time što je selekcija u prirodi potpuno neočigledna, za razliku od borbe i prevlasti jačeg. Ako se dve životinje bore oko plena, ona koja je jača uspeće sebi da obezbedi hranu neophodnu za život. Ništa očiglednije ni razumljivije od ove slike. Zapadna tradicija je, uostalom, u velikoj meri obeležena idejom da stvarnost u njenoj fundamentalnoj strukturi treba objašnjavati kao proizvod borbe suprotstavljenih sila. Međutim, slikovitost darvinovske metafore skriva jedan sloj značenja koji se oštro suprotstavlja našoj intuiciji, a to je pitanje važnosti pojedinačnih događaja, koje smo uobičajeno skloni da posmatramo samo u okvirima ograničenog životnog veka jedinke, za promene koje su transgeneracijske i koje su vidljive samo u veoma dugim vremenskim odsecima.

Posmatrano sa stanovišta evolucione logike, situacija u kojoj se dve životinje bore oko plena izgleda nešto drugačije: činjenica da jedna od njih pokazuje veću sposobnost značajna je utoliko što ona time uvećava svoje šanse da preživi i da ima potomke kojima će preneti ovu sposobnost. Tek u sledu generacija pokazaće se istinska kauzalna efikasnost početnog događaja, bilo u vidu veće prisutnosti specifične sposobnosti u grupi jedinki, bilo kao promena vrste. Time se, zapravo, potkopavaju dva elementa koji su sastavni deo našeg uobičajenog razumevanja kauzaliteta. Prvo, vremenski sled i neposredan dodir dva događaja koje označavamo kao uzrok i posledicu, i njihova srazmera. Iako ne postoji definicija kauzaliteta sa kojom bi se svi složili, obično se smatra da je jedno od svojstava kauzalne relacije da ona mora da bude 'lokalna': „... događaji mogu da budu uzrokovani samo svojim proksimativnim uzrocima.“ (Shipley 2004, 5) Drugo, oblici interakcija koje nastaju usled ograničenosti resursa ne podrazumevaju nužno neki neposredan kontakt između jedinki ili agresiju: „... može se reći i da se neka biljka, na granici pustinje, bori protiv suše za opstanak ...“ (Darvin 1948, 61). 'Borba za opstanak' može, dakle, da uključuje i biološke procese čiji efekat je razlikovanje ostarelih roditelja od podmlađenih potomaka. To je ideja-vodilja Vajsmanovog misaonog eksperimenta iz herojskog doba teorije evolucije³: ukoliko bismo imali populaciju u kojoj jedinke ne bi umirale,

3 Prema tradicionalnom shvatanju, kompeticija je pretpostavka prirodne selekcije. Međutim, danas se jednačine za prirodnu selekciju često uopšte ne odnose na borbu za ograničene resurse. Umesto toga, svaki genetički tip („genetip“) se asocira sa darvinovskom adaptivnom vrednošću. Prirodna selekcija se događa čak i u populacijama koje nisu ograničene resursima zato što su neki genetički tipovi inherentno plodniji od drugih. Genotip može da postane produktivniji putem nekih strategija koje nemaju nikakve veze sa borbom (npr. kooperativnost, skla-

populacija bi brojčano stalno rasla i sastojala bi se od starih, istrošenih organizama i onih koji su mladi i snažni. U jednom trenutku prisustvo starih jedinki postalo bi zbog ograničenih resursa čist luksuz. Veća smrtnost starijih jedinki bila bi jedno od mogućih rešenja ovog problema, tj. razlog iz kog je prirodna selekcija favorizovala starenje. Kao efekat imali bismo podmlađenu populaciju koja raspolaže dovoljnim resursima (Weismann 1882, 31. i sl.).⁴ Starenje ima adaptivni smisao, ono je proizvod delovanja selekcije.

Nije sasvim jednostavno uvideti nedostatke ovog objašnjenja, jer misaoni eksperiment deluje sasvim uverljivo. Da vidimo kako izgleda kauzalna analiza oslobođena plastičnih detalja misaonog eksperimenta. Situaciju je moguće posmatrati na dva načina. Prvo, ukoliko bi organizmi bili besmrtni, stepen njihove slabosti ne bi rastao sa brojem njihovih godina, i predstava o populaciji u kojoj imamo suprotnost između mladih i jakih organizama, s jedne, i starih i slabih, sa druge strane, bila bi posledica kruga u zaključivanju (Medawar 1951, 14). Jedan od uzroka ovakvog rasuđivanja je, svakako, i višeznačnost jezika kojim se u ovom slučaju koristimo: 'biti star' znači i 'imati mnogo godina', ali i 'biti propao'. Verovatno onda zahvaljujući ovakvoj jezičkoj upotrebi spontano razvijamo predstavu o istrošenim organizmima koji zauzimaju dragoceno mesto mladim, savršenim jedinkama. Drugo, ovako izveden misaoni eksperiment nejasan je i u pogledu zaključaka koji se odnose na starosnu distribuciju koju možemo da očekujemo u populaciji besmrtnih organizama: da li će u njoj dominirati stare jedinke nad mladima ili će obrnuto biti slučaj? Da li će prirodna selekcija favorizovati stare organizme (stare, naravno, samo u smislu broja godina) ili mlade? Na osnovu ponuđenog misaonog eksperimenta ne možemo da izvedemo jednoznačan zaključak. To u datom slučaju, rekla bih, zavisi od našeg tumačenja selektivnih efekata starenja: ako starenje može da bude konceptualizovano kao adaptacija, kauzalni mehanizam na koji se, po definiciji, pozivamo je prirodna selekcija. U tom slučaju smo prisiljeni da operišemo sumnjivim

panje prijateljstva, inovativnost itd.). Čak i u populaciji jedinki (engl. *fitness*) koje su genetički identične i među kojima ne postoji kompeticija zbog manjka resursa, može da dođe do evolucije, recimo zahvaljujući slučajnom otkriću kako da se koristi neki faktor koji će uvećati adaptivnu vrednost jedinki.

4 U analogiji sa tim možemo i organizam da posmatramo kao kompleksnu celinu čije funkcionisanje zahteva kontrolu rasporeda resursa u dva osnovna tipa ćelija, polnih i telesnih. Kako organizam ne može u jednakoj meri da ulaže i u preživljavanje i u reprodukciju, tj. postoji međusobno ograničavanje (engl. *trade-off*) ovih procesa, starenje se, zapravo, pojavljuje kao posledica uvećanja kompleksnosti. U ovom tumačenju organizam žrtvuje svoju besmrtnost za povećanu reprodukciju (Rose 1991, 7).

grupno-selekcioničkim argumentom, kao što Vajsman to i čini: smisao smrti je ustupanje mesta potomcima.⁵

Ako, međutim, starenje i smrt ne poseduju selektivne prednosti, pred nama je nezahvalan zadatak smišljanja drugih rešenja ili tzv. neselektivnih argumenata. Skup mogućih hipoteza o tome zašto je starenje evoluiralo je u tom slučaju vrlo velik, a način na koji možemo da ih proverimo, čini mi se, sasvim nejasan. Jedna od hipoteza mogla bi da glasi ovako: organizmi su izgubili besmrtnost zato što im nije bila ni od kakve koristi, isto kao što su organizmi koji žive u mraku postepeno izgubili sposobnost viđenja (Weismann 1891, 299). Ova analogija nam ništa ne objašnjava, jer nam ne otkriva u kojim okolnostima bi besmrtnost bila ono što je razvijeno čulo vida u mraku. Ostaje, načelno, i treće rešenje, kojim se tvrdi da je starenje selektivno neutralno. Da objasnim malo o čemu se kod ovako formulisanih rešenja problema uopšte radi.

Shvatanje selektivne prednosti i adaptacije u biologiji nije ni najmanje jednostavno i neproblematično. Definicija adaptacija u savremenoj teoriji ima izrazito istorijski karakter, naime, adaptacije se određuju kao osobine koje su se održale i proširile u populaciji delovanjem prirodne selekcije. Time se pažnja, praktično, sa osobina organizma premešta na procese u kojima su se ove osobine oblikovale. Iako nam je za mnoge osobine intuitivno jasno da su adaptacije (npr. oči za gledanje, ruke za hvatanje), naše zaključivanje mnogo češće se zasniva na svesti o funkcionalnosti ovih osobina, tačnije, na činjenici da su korisne za jedinku, nego na prirodi procesa koji im stoji u osnovi. Korist se, međutim, ispostavila kao nepouz-

5 Zanimljivo je da i Alfred Volas, koautor teorije evolucije, engleskom prevodu Vajsmanovih *Eseja o nasleđivanju i srodnim biološkim problemima* priključuje jedan ovakav argument. Po njegovom mišljenju, jedini način da se spreči istrebljenje vrste jeste moć prirodnog razmnožavanja (koje je, u ovom slučaju, aseksualno). Ali, ova moć bi nekako nužno morala da bude praćena umiranjem izvesnog broja jedinki: „... Ali, ako jedinke ne bi umirale, one bi se uskoro prekomerno namnožile i smetale jedna drugoj u normalnom postojanju. Hrana bi postala oskudna i zbog toga bi veće jedinke verovatno propale ili bi se smanjile ... Oni koji svaki novi organizam formiraju tako što daju više malih delića za svaki, imali bi više šanse da ostave potomke nalik na sebe od onih koji se dele na jednake delove ili daju veliki deo sebe. Zato bi moglo verovatno da se desi da oni koji daju vrlo male deliće uskoro nakon toga prestanu da održavaju svoju sopstvenu egzistenciju, pošto bi ostavili brojne potomke. Ovo stanje stvari bi u svakom slučaju predstavljalo dobitak za vrstu i zato bi uskoro bilo putem prirodne selekcije utvrđeno kao regularan tok i na taj način imamo postanak *starosti, propadanja i smrti*; jer, očigledno je da kada je jedna ili više jedinki osiguralo dovoljan broj naslednika, da one same kao potrošači hrane u konstantno rastućem stepenu štete svojim naslednicima. Zato ih prirodna selekcija iskorenjuje i u mnogim slučajevima favorizuje one vrste koje umiru skoro neposredno nakon što su ostavile naslednike.“

dan kriterijum za utvrđivanje da li je neka osobina adaptacija ili ne, jer korist može da bude i proizvod nekih drugih faktora, a ne mehanizma selekcije. Iako je kriterijum koristi bio dominantan u klasičnoj teoriji evolucije, savremena evolucionarna biologija je pokazala da ovakvo određenje poseduje sasvim neznatnu vrednost, jer, uglavnom funkcioniše samo u očiglednim slučajevima (naime, teško je zamisliti situaciju u kojoj posedovanje očiju ili ruku ne bi donosilo izvesnu korist). Skup korisnih osobina se, zapravo, samo delimično poklapa sa skupom onih koje imaju veću adaptivnu vrednost.

Svakako, međutim, imamo pravo da tvrdimo da izbor osobina koje će se proširiti i eventualno fiksirati u populaciji zavisi od jedne dugoročne konstelacije sredinskih faktora i interakcije organizma sa životnom sredinom. U takvom kontekstu nema mnogo smisla govoriti o osobinama koje su same po sebi korisne ili štetne. Štaviše, i za osobine čije posedovanje deluje korisno u svim okolnostima, mogu da se pronađu situacije u kojima su one štetne (npr. za organizme koji žive u potpunom mraku posedovanje funkcionalnih očiju predstavljalo bi samo nepotreban gubitak energije!). Biološka realnost ovih primera je nesporna, i mi znamo da je evolucionarna istorija puna slučajeva u kojima se osobine ili skupovi osobina održavaju uprkos svom štetnom delovanju na preživljavanje jedinke. Kompleksni fenomeni kao što je starenje najjasnije pokazuju koliko je složena „logika selekcije“: ne postoji jednoznačna veza između dobrobiti organizma i favorizovanja neke osobine niti može precizno da se omeđi skup predmeta čije osobine su takve da ih možemo asociirati sa delovanjem nekog specifičnog, u ovom slučaju štetnog mehanizma. To, naravno, nikako ne znači da starenje jednostavno možemo da označimo kao patološku pojavu. Starenje ni u metodološkom pogledu ne može da se tretira isto kao bolest. Za određenje neke bolesti relevantno je poređenje sa organizmom koji nije bolestan, ali, u slučaju starosti ne postoji ‘zdrav’ ili ‘normalan’ organizam kao u prethodnom slučaju: „Ne postoje izuzetni pacijenti koji ne pate od starosti.“ (Rose 2005, 43) Kako je, onda, evoluiralo stanje koje zovemo starost? Najkompleksnije objašnjenje oslanja se na pomenutu intuiciju da su selektivni efekti starenja u evolucionoj prošlosti bili beznačajni. Starenje se tako objašnjava kao posledica izostanka prirodne selekcije. Pogledajmo kako je ovo objašnjenje dobilo svoj konačan oblik zahvaljujući nešto drugačijoj verziji misaonog eksperimenta sa populacijom besmrtnih organizama koji je razvio Piter Medavar.

2. Sila prirodne selekcije i postanak starosti

Medavarova verzija pomenutog misaonog eksperimenta počiva na jednostavnoj ideji čije elemente nalazimo već kod Vajsmara: što duže živimo to smo izloženiji spoljašnjim rizicima (Medawar 1951, 15. i sl). On,

zapravo, ispituje demografska svojstva populacije organizama kod kojih stopa smrtnosti ne zavisi od starosti, tj. od broja godina. Međutim, objekti ovog eksperimenta nisu živi organizmi, već artefakti: radi se o epruvetama koje se koriste u laboratoriji. Korak po korak, Medavar nam pokazuje da u ovakvoj populaciji posle određenog vremena možemo očekivati specifičnu starosnu distribuciju:

„Zamislite populaciju predmeta, živih ili neživih, koji su izloženi riziku – u tom smislu da članovi mogu da budu ubijeni ili da se slome ... Epruvete će nam biti dovoljno dobre ... Zamislite sada hemijsku laboratoriju koja poseduje rezervu od hiljadu epruveta i da se one nasumice, nesrećnim slučajem lome brzinom od 10% mesečno ... Dakle, pretpostavimo da laboratorijski tehničar jednom mesečno zamenjuje slomljene epruvete i da nove epruvete slučajno meša sa starima ... pretpostavimo da on na svaku epruvetu upiše datum kupovine ...“ (Medawar 1951, 16)

Iako je u izvesnom tipu slučajeva svakako neopravdano govoriti o analogiji između organizama i artefakata, naime, u onima u kojima se referira na navodne unutrašnje sličnosti, Medavar sasvim opravdano koristi ovu analogiju, jer se kod njega radi o analizi starosne strukture populacije. Ona mu je, sasvim očigledno, potrebna da bi izbegao onu dvosmislenost u tretiranju starosti koja se pojavljuje kod Vajsmana: starost epruveta je određena datumom njihove kupovine, a ne stepenom njihove pohabanosti. U ovoj fazi eksperimenta, sa sigurnošću možemo da tvrdimo da je veća verovatnoća da će starije epruvete više da se razbijaju, jer će laborant više puta da ih koristi nego novije epruvete. Možemo, dakle, očekivati specifičnu starosnu distribuciju: mladi organizmi brojčano će nadmašivati stare.

U sledećoj fazi eksperimenta od nas se zahteva da zamislimo da epruvete poseduju sposobnost samostalne reprodukcije: populacija se ne održava brojčano zahvaljujući tehničaru koji kupuje određeni broj epruveta, već zahvaljujući tome što svaka epruveta rađa drugu epruvetu. Jasno je da specifična starosna struktura populacije uslovljava i potomačku generaciju: doprinos mlađih organizama proizvodnji potomaka je veći, ne zato što je njihova reproduktivna sposobnost veća od one koju poseduju stariji organizmi, već jednostavno zato što ih ima više nego starih organizama. Medavar u završnoj fazi uvodi još jednu neophodnu pretpostavku: pretpostavku o nekoj unutrašnjoj nepravilnosti epruvete/organizma. Sada imamo posledice koje su ključne za razumevanje evolucije starenja. Naime, smrtnost epruveta neće imati iste efekte u svakom životnom dobu: ukoliko je ona već stigla da se razmnoži, posledice slabosti koja je izazvala lomljenje su evoluciono beznačajne. Drugim rečima, gen koji za posledicu ima neku organsku slabost, ostaće u populaciji. Naprotiv, propašću epruvete koja se slomila pre nego što je dobila potomke iz populacije odlazi i gen koji je determinisao ovaj lom. U

ovom slučaju, selekcija je eliminisala određeni tip slabosti iz populacije. Zaključak koji proizlazi iz ovog misaonog eksperimenta je da se jačina sa kojom prirodna selekcija deluje u populaciji nužno smanjuje sa starošću.

Na prvi pogled deluje da se i ovde kao i u većini drugih misaonih eksperimenata radi o jednoj idealizaciji: u prirodi nigde ne možemo da nađemo ovakve uslove. U doslovnom smislu, to jeste tačno. Međutim, istinska privlačnost i uverljivost ovog eksperimenta sastoji se, čini mi se, u tome što je u njemu na skoro neprepoznatljiv način transformisana realno postojeća situacija. Naime, Medavar razmatra važnost mortaliteta izazvanog spoljašnjim faktorima za delovanje prirodne selekcije: drugim rečima, on postavlja pitanje koje su evolucione posledice činjenice da je prosečan životni vek u nekoj populaciji kratak. Da to izrazimo na jednostavniji način: ako je populacija izložena velikim spoljašnjim opasnostima kao što su pogubne infekcije, ratovi, povrede i slično, onda geni čije štetno dejstvo se ispoljava u životnom dobu koje malo koji član populacije doživi neće biti predmet delovanja prirodne selekcije. Načelno govoreći, ovakvi geni će se akumulirati u populaciji i u uslovima u kojima po prvi put imamo dovoljno dug životni vek, izazivaće starenje organizama. Dakle, jasno izražena poenta ovog misaonog eksperimenta bi bila da čak i kada bismo imali populaciju večno mladih organizama, selekcija bi uvek favorizovala mlađe organizme (Williams 1957, 404). Ova ideja stoji u osnovi sintagme 'sila prirodne selekcije': ona opisuje kako prirodna selekcija deluje u različitim životnim dobima: „Prirodna selekcija je informacioni signal evolucije ... Sila prirodne selekcije reflektuje jačinu ovog signala. Kada smo mladi, jak signal koji obezbeđuje prirodna selekcija daje nam značajnu vitalnost. Kako starimo, signal postepeno iščezava.“ (Rose 2005, 34)

Misaoni eksperimenti odnose se, u najširem smislu, na ono što nazivamo naučnom racionalnošću. U zavisnosti od toga da li nauku vidimo kao primenu precizno formulisanih pravila na neki skup iskaza ili pre kao aktivnost koju nije moguće na tako jednostavan i jednoznačan način normirati, mi ćemo se izjasniti za ili protiv misaonog ekperimenta kao naučnog

6 Model koji je konstruisan polazeći od ove ideje pokazuje da nije svejedno u kom periodu života neki gen ispoljava svoje dejstvo, odnosno da su evolucionari efekti ranog ispoljavanja mnogo veći. Načelno govoreći, stvar je sasvim jednostavna: ukoliko jedinka poseduje gen koji svoje razorno dejstvo ispoljava u periodu koji prethodi reprodukciji, jedinka će umreti i neće imati potomstvo na koje bi inače prenela ovaj štetan gen. To bismo mogli da nazovemo prvim korakom u modelu. U drugom koraku postaju vidljive dugoročne evolucione, tj. transgeneracijske posledice: prirodna selekcija čisti populaciju od štetnih gena sa ranim ispoljavanjem, ali ne i od onih čije prisustvo postaje vidljivo isuviše kasno. Drugim rečima, u prirodi postoje starost i smrt zato što nije moguće održati početnu jačinu delovanja prirodne selekcije (up. Hamilton 1966).

oruđa. Iako u ovom tekstu ne nameravam da se bavim koncepcijama misaonog eksperimenta koje postoje u savremenoj filozofiji nauke, neophodno je da izdvojim nekoliko elemenata koji su važni za razumevanje misaonog eksperimenta sa populacijom besmrtnih organizama. Misaoni eksperimenti, koji su u fizici igrali i igraju značajnu ulogu, u biologiji imaju dvosmisleno poziciju: sasvim opravdano se postavlja pitanje šta u jednoj empirijskoj nauci čije predmetno područje je neverovatno raznoliko može da nam donese konstruisanje situacija koje u stvarnosti ne postoje i misaono manipulisanje ovim situacijama. Ideja da nam misaoni eksperimenti pružaju uvid u platonistički svet prirodnih zakona (Brown 2005, 75) čini mi se da je sasvim neosnovana: u ovom trenutku nije jasno ni da li imamo pravo da neke pravilnosti u živom svetu nazivamo 'zakon'. S druge strane, očigledno je da misaoni eksperiment ne može da donese nikakvo novo iskustveno znanje koje bi pomoglo da se neki problem reši. Klasičan tekst Tomasa Kuna o ulozi misaonog eksperimenta u nauci (Kuhn 1977, 240) razvija tezu da ovi eksperimenti u nauci ne doprinose samo raščišćavanju pojmovnih nejasnoća, već nam otkrivaju nešto novo i o stvarnosti. Oni su, po Kunovom mišljenju, efikasni upravo u situacijama u kojima postoji raskorak između predviđanja i eksperimentalnih rezultata, tj. stvarne situacije. Teško je utvrditi neka značajna zajednička svojstva svih misaonih eksperimenata, a da pritom ne učinimo veliko krivotvorenje. Zato je možda bolje da umesto što pokušavamo da uspostavimo neku navodno suštinsku vezu između svojstva misaonih eksperimenata i njihovih posledica, pokušamo da razmotrimo stvarnu ulogu misaonog eksperimenta u formulisanju jednog koncepta. To bi nam pomoglo u izgrađivanju realističnije predstave o misaonim eksperimentima (Reiss 2002).

Uloga koju je analizirani eksperiment igrao u dizajniranju realnih eksperimenata teško je preceniti. Praktično su sve relevantne evolucione teorije starenja izgrađene na ideji smanjenja delovanja sile prirodne selekcije. Često se tvrdi da misaoni eksperimenti proizvode novu nauku. Rekla bih da je to u ovom slučaju sasvim tačno. Razmotriću sada šire teorijske implikacije misaonog eksperimenta sa besmrtnom populacijom⁷ koji je konstruisao Medavar kroz poređenje sa jednim novijim, analognim misaonim

7 Medavar svoj misaoni eksperiment naziva 'model' i pod ovim nazivom ga nazivamo u kasnijoj literaturi. Radi se o vrlo specifičnom naučnom kontekstu, naime o vezi koja postoji između tzv. fiktivnih modela u nauci koji su dominantno narativni i misaonog eksperimenta kao uobičajenog sastavnog dela ovog tipa naučnog modela. Postoji još specifičnija varijanta ovog shvatanja u kojoj se misaono eksperimentisanje izjednačava sa stvaranjem mentalnih modela za koje je neka vrsta slikovitog, nematematičkog predstavljanja („*mental imagery*“) od suštinskog značaja. Neki od najznačajnijih zastupnika ovakvog shvatanja vezani su, kao i Ernst Mah za pretpostavku o evolucionom značaju, odnosno o adaptivnosti čovekovih kognitivnih sposobnosti (up. Nersessian 1992, 294).

eksperimentom koji se oslanja na teoriju programiranog starenja. Teorija programiranog starenja tvrdi „da su kompleksni organizmi dizajnirani tako da imaju ograničen životni vek i da je ovaj dizajn rezultat evolucionih procesa“ (Goldsmith 2008, 764). Iznenadujuće je uolikoj meri ova verzija misaonog eksperimenta sa besmrtnim jedinkama ima drugačiji tok od Medavarovog. Pogledajmo ga malo detaljnije. U ovoj, savremenijoj verziji mi nalazimo situaciju u kojoj dominiraju starije jedinke: starije jedinke su superiorne u pogledu vladanja korisnim veštinama koje im pomažu da prežive, one su snažnije i to im omogućava da se efikasnije izbore sa opasnostima i da se uspešnije nametnu ostalim članovima svoje grupe, one poseduju snažniji imunitet koji im obezbeđuje bolje zdravlje. Ako bismo želeli da jednim stavom izrazimo ideju na kojoj se ovaj eksperiment zasniva, onda bismo rekli da sa dužinom života rastu i naše sposobnosti da se odupremo spoljašnjim rizicima. Dakle, pod pretpostavkom da ne postoji staračko propadanje, jedinke koje imaju više godina su u potpunosti favorizovane. Situacija je upravo obrnuta u odnosu na prethodni eksperiment: favorizovanje starijih jedinki ima za posledicu veću zastupljenost njihovih gena kod potomaka, a, usled rasta stope razmnožavanja starijih jedinki, sve veći broj mladih jedinki ostaje bez potomstva. U svom razvijenom obliku, ovaj eksperiment nudi predstavu o populaciji besmrtnih organizama koja u priličnoj meri podseća na savremena životinjska društva⁸.

Odsustvo starenja izazvalo bi znatne evolucione štete (izostanak selekcije korisnih osobina, smanjenje varijabilnosti itd). Generalna posledica svih ovih faktora bilo bi smanjenje evolvabilnosti koje bi na kraju dovelo do izumiranja populacije. Sličnost sa Vajsmannovim zaključcima je upadljiva, a sličan je do izvesne mere i dalji tok razmišljanja: starenje je moglo da evoluiralo samo zato što je ono bilo od neke koristi za organizme. Ono je, drugim rečima, deo optimalnog organizmičkog dizajna. Prirodna selekcija je aktivno delovala u korist očuvanja prirodne varijabilnosti koja je neophodna pretpostavka odvijanja organske evolucije, i tako je nastalo starenje. Kakav je smisao ovakve koncepcije? Rekla bih da je jedna od njenih pretpostavki ideja o svrhovitom dizajnu organizama. Iako u savremenoj nauci ne postoji saglasnost oko toga šta je 'dizajn', on se uglavnom asocira sa funkcijom. Ponekad, međutim, on „označava svaki neslučajan proces pomoću koga se proizvodi svrhovitost“ (McLaughlin 2001, 150). Moglo bi se načelno reći da

8 Hipotetičke životinje koje ne stare „imaju strukturu grupe takvu da se dominantni mužjak ukršta sa svim ženjkama, dok se ostali mužjaci ne ukrštaju. Ženke nalaze i sakupljaju hranu i štite i hrane mlade. Ovaj posao predstavlja najrizičniju delatnost. Ostali članovi grupe u priličnoj meri štite i opslužuju dominantnog mužjaka. Ukoliko neki mladi mužjak pokazuje osobine koje ukazuju na to da bi jednog dana mogao da postane ozbiljna pretnja za dominantnog mužjaka, dominantni mužjak ga ubija ili isteruje iz grupe.“ (Goldsmith 2009, 104)

savremene koncepcije koje počivaju na tako naglašenom pojmu dizajna, kao što je to teorija programiranog starenja, do izvesne mere predstavljaju izraz nedoumica vezanih za značenje i opravdanost funkcionalne analize u području bioloških fenomena. Za ovu poziciju karakteristično je uverenje da su organizmi optimalno dizajnirani zahvaljujući ogromnoj moći prirodne selekcije. Modeli koji su izgrađeni u okviru koncepcije optimalnog dizajna počivaju na ideji da je relacije u kojima se organizmi nalaze moguće posmatrati u perspektivi zadataka i njihovih rešenja: specifične selektivne pritiske koji deluju na populaciju treba definisati kao zadatke koje organizmi moraju da reše da bi preživeli ili se razmnožili. Pojedinačne osobine i oblike ponašanje zato treba shvatiti kao rešenje specifičnih zadataka koje pred organizam postavlja njegova sredina. Prema teoriji programiranog starenja, smanjenje diverziteta u prirodi je bio problem koji je trebalo rešiti, a starenje je bilo traženo rešenje.

Ako Medavarov eksperiment, konačno, suprotstavimo eksperimentu u teoriji programiranog starenja, moći ćemo sa izvesnim pravom da tvrdimo da je on odigrao značajnu ulogu u jednom kompleksnijem razumevanju delovanja prirodne selekcije koje je oslobađa njene konceptualno sumnjive veze sa finalističkim shvatanjem prirode, kakvo imamo u teoriji programiranog starenja. U savremenim biološkim analizama uvek se iznova postavlja pitanje da li bi organizme koji deluju kao paradigmatičan slučaj svrhovito usmerenih sistema trebalo da definišemo pomoću funkcionalnih ili pomoću strukturalnih atributa. Problem je još komplikovaniji ako imamo u vidu da svaka od ovih mogućih definicija uključuje i istorijsku dimenziju kao nezabavnu. Zato razmatranje fenomena starosti kao stanja očigledne disfunkcionalnosti nije samo ilustracija nedostataka tekućih funkcionalnih objašnjenja, već simptom jednog dalekosežnijeg problema koji nas vraća teleologiji. Naime, na primerima disfunkcionalnosti možemo da vidimo da funkcionalno objašnjenje relaciju između specifične osobine/stanja i njenog realnog postojanja svodi isključivo na dimenziju njene adaptivne vrednosti, dok je sve što prevazilazi ove okvire ovom objašnjenju potpuno nedostupno. Dakle, ako samo postavimo pitanje zašto tokom duge evolucionarne istorije „selekcija nije stvorila bolje telo“ (Nesse 2005, 66), telo koje ne stari, već se nalazimo na tlu koje je obeleženo tragovima finalističkih i antifinalističkih diskusija. Čini mi se da je koncepcija smanjenja sile prirodne selekcije kao uzroka starenja u bitnom doprinela razgradnji ostataka finalističkih predstava o živom svetu koje su iz tradicije bile preuzete u moderne naučne pojmove.

Literatura:

- Brown, James, R. (2005), *The Laboratory of the Mind. Thought Experiments in the Natural Sciences*, Routledge, London and New York
- Darvin, Čarls (1948), *Postanak vrsta*, Prosveta Beograd
- Goldsmith, Theodore C. (2006), *The Evolution of Aging*, Azinet
- Goldsmith, Theodore C. (2008), Aging, Evolvability, and the Individual Benefit Requirement, *Journal of Theoretical Biology* 252 (4), pp. 764-8
- Hamilton, William D. (1966), The moulding of senescence by natural selection, *Journal of Theoretical Biology* 12, pp. 12-45
- Kirkwood, Tom (1999), *Time of Our Lives. The Science of Human Aging*, Oxford University Press
- Kuhn, Thomas (1977), *The Essential Tension. Selected Studies on Scientific Tradition and Change*, The University of Chicago Press
- Mach, Ernst, (1917) Über Gedankenexperimente, *Erkenntnis und Irrtum*, Leipzig, S. 183-201
- Mc Laughlin, Peter (2001), *What Functions Explain: Functional Explanation and Self-Reproducing Systems* Cambridge University Press
- Medawar, Peter B. (1951), *An Unsolved Problem of Biology*, Lewis London
- R.M. Nesse, Maladaptation and Natural Selection, u: *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 80. Nr. 1, March 2005
- Nersessian, Nancy (1992), In the Theoretician's Laboratory: Thought Experimenting as Mental Modeling, *Philosophy of Science Association*, Volume 2, pp. 291-301
- Reiss, Julian (2002), Causal Inference in the Abstract or Seven Myths About Thought Experiments, *Causality: Metaphysica and Methodology*, Centre for Philosophy of Natural and Social Science
- Rose, Michael R. (1991), *Evolutionary Biology of Aging*, Oxford University Press
- Rose, Michael R. (2005), *The Long Tomorrow. How Advances in Evolutionary Biology Can Help Us Postpone Aging*, Oxford University Press
- Shiple Bill (2004), *Cause and Correlation in Biology*, Cambridge University Press
- Weismann, August (1882), *Ueber die Dauer des Lebens*, Verlag von Gustav Fischer Jena
- Weismann, August (1891), *Esseys upon heredity and kindered biological problems*, Claredon press
- Williams, George C. (1957), Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence, *Evolution*, Vol. 11, No. 4, pp. 398-411

EVA KAMERER

DIE KRAFT DER NATÜRLICHEN SELEKTION

(Zusammenfassung)

Dieser Aufsatz hat vor, die evolutionären Erklärungen des Alterns zu analysieren. Der Gegenstand der Analyse ist der Gedankenexperiment mit der Population der unsterblichen Organismen, der schon in der Evolutionstheorie von August Weismann zu finden ist und später auch bei Peter Medawar. Besonders wichtig ist die Rolle, die dieser Gedankenexperiment in der Formulierung einer neuen Konzeption der natürlichen Selektion gespielt hat: dieser Gedankenexperiment hat gezeigt, wie die Wirkung der natürlichen Selektion mit zunehmendem Alter abnimmt und wie dadurch auch nichtadaptive Eigenschaften evolvieren können.