

Eva Kamberer

NIVOI SELEKCIJE I EVOLUCIJA INDIVIDUALNOSTI¹

APSTRAKT: U tekstu ću se baviti analizom transfera adaptivne vrednosti tokom velikih prelaza u evoluciji i njegovog mesta u modelima selekcije na više nivoa. Cilj analize je da se pokaže kako evolucija socijalnog ponašanja može da objasni nastanak novih evolucionih individua.

KLJUČNE REČI: evolucionih prelazi, individualnost, višćeličnost, reorganizacija adaptivne vrednosti

„Individualnost je izvedena osobina.“

Leo W. Buss

Hijerarhijsko proširenja teorije prirodne selekcije omogućilo je da se analiziraju presudni aspekti fenomena velikih evolucionih prelaza (*evolutionary transitions*), tj. nastanka novih oblika biološke organizacije. Mnoga filozofska pitanja su zahvaljujući ovakvom pristupu došla na dnevni red. Naime, za razliku od tradicionalne analize u kojoj se postavlja pitanje da li prirodna selekcija favorizuje karakteristike koje povećavaju adaptivnu vrednost jedinke ili grupe, u novijim analizama posmatra se istovremeno delovanje selekcije na različitim nivoima. Ovakav pristup u literaturi se naziva 'selekcija na više nivoa' (*multilevel selection*). Selekcija na više nivoa kao forma selekcionih procesa može, međutim, da se primeni i na drugačiji način: budući da su složene biološke tvorevine nastale tokom evolucije od jedinica manje složenosti, sasvim je opravdano pretpostaviti da su specifični selekcionih procesi na više nivoa omogućili da dođe do integracije individue višeg nivoa. Selekcija na više nivoa, dakle, postaje važno objašnjavalačko oruđe u jednom „dijahronom“ kontekstu (Okasha 2005, 1014).

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

Adekvatno određenje individue u biologiji oduvek je bilo predmet rasprava. Postoji nekoliko tipskih slučajeva u kojima se suočavamo sa velikim teškoćama kada želimo da formulišemo odgovarajuću koncepciju individualnosti. Kod organizama sa klonalnom reprodukcijom, kod kojih između jedinki nema nikakve razlike, postavlja se pitanje da li je svaki klon nova individua. Takođe, kada je reč o organizmima koji tokom života prolaze kroz značajne promene, npr. neke vrste biljaka, suočavamo se sa pitanjem njihovog identiteta (Wilson 1999, 2 i sl.). Konačno, postavlja se i pitanje da li o kolonijama socijalnih insekata možemo da govorimo kao o individuama, budući da one predstavljaju grupe organizama koje poseduju mnogo viši stepen integracije nego što je to uobičajeno karakteristično za grupe (Michod, Nedelcu 2003, 64). U mojoj analizi individua će biti posmatrana u perspektivi evolucione istorije: pokušaću da pokažem zašto individualnost može da bude tretirana kao osobina koja je evoluirala. Zato će za analizu od značaja prvenstveno biti pojam evolucione individue, pod kojom se podrazumeva „jedinica koja funkcioniše kao individua s obzirom na selekcionu silu“ (Wilson 1999, 25). Individua, dakle, ne mora nužno da bude organizam, ona može da bude bilo koji entitet koji je podvrgnut selektivnom pritisku. Činjenica da obično pod individuom podrazumevamo organizam više je pitanje intuicije i navika, i nije obavezujuća u filozofskoj analizi.

Jedna od specifičnosti živog sveta je njegova hijerarhijska organizacija: jedinice manjeg stepena složenosti su deo širih celina koje su složenije organizovane. U ovim celinama manje jedinice mogu da budu uklopljene jedna u drugu (geni, ćelije, organizmi, grupe itd.), a mogu i da se međusobno preklapaju. Bilo da se radi o prvom ili drugom slučaju, ova hijerarhijska organizacija je nastala tokom organske evolucije zahvaljujući prevazilaženju sukoba između delova i celine. To znači da je u procesu nastanka biološke hijerarhije došlo do promene selekcionog režima. U središtu moje analize biće teorijska pitanja vezana za promenu delovanja selekcije, i to polazeći od najvažnijeg efekta ove promene, a to je formiranje nove evolucione individue. Razmatraću jednu od najznačajnijih koncepcija evolucije individue i procesa selekcije koji je u njoj pretpostavljen. Moja teza je da samo specifični oblici socijalne organizacije dovode do optimalnog razrešavanja sukoba između različitih nivoa biološke organizacije i da stoga kooperaciju i sukob treba shvatiti kao najopštije relacije koji regulišu procese biološke integracije. Pritom je integracija shvaćena kao nastanak nove evolucione individue. Adaptivna vrednost, kao izraz šansi koje jedinka ima da preživi i da se reprodukuje, na drugačiji način je zavisna od događaja velikih evolucionih prelaza nego što je to slučaj kod uobičajenih mikroevolucionih promena. Ona će u tekstu biti tretirana kao najpogodnija predstava promene selekcionog režima. U prvom delu teksta baviću se koncepcijom zajedničke sudbine, koja u starijim raspra-

vama o jedinicama selekcije služi kao objašnjenje grupne selekcije. Tretiraću je kao idealizovani model procesa integracije jednostavnijih bioloških jedinica u složenije. U drugom delu teksta ću da razmatram implikacije pomenutog hijerarhijskog proširenja teorije selekcije u kontekstu problema velikih evolucionih prelaza. U trećem delu ću da analiziram pojam reorganizacije adaptivne vrednosti. Cilj teksta je da se pokaže kakva je veza između socijalne organizacije i adaptacije u procesu nastanka evolucionarne individue. Samo ova veza, zapravo, dozvoljava da se o individualnosti govori kao o izvedenoj karakteristici.

Model zajedničke sudbine

Zajednička sudbina (*common fate*) je ideja koja bi trebalo da nam pomogne da objasnimo kako je došlo do integracije jedinica nižeg stupnja kompleksnosti u viši, kompleksniji stupanj organizacije (Sober, Wilson 1994, 549). Jedinice određenog nivoa imaju zajedničku sudbinu kada su kompetitivni odnosi među njima uspešno nadvladani kooperativnim odnosima. Ovim procesom kompeticija se zapravo premešta na viši stupanj biološke organizacije. Zamislimo slučaj višećelijskog organizma: između ćelija koje su deo organizma moguća je kompeticija uglavnom samo u formi patološkog procesa (kancer je očigledan primer). Kada je reč o normalnim procesima, kompeticija je moguća samo među organizmima. Da li ovo predstavlja odsudan argument u prilog tome da selekcija ne može da se događa na nivou nižem od integrisane celine? Svakako da ne predstavlja. On samo tvrdi da od trenutka kada postoji integracija na višem nivou, selekcija na nižem nivou uglavnom favorizuje kooperaciju.

Šta nam govori model zajedničke sudbine? 'Zajednička sudbina' predstavlja skraćeni opis grupne selekcije. Drugim rečima, kod grupne selekcije šanse za preživljavanje i reprodukciju jedinica nižeg stupnja su jednake i one zavise od više jedinice: „Kada se događa grupna selekcija, svi organizmi u istoj grupi su povezani zajedničkom sudbinom“ (Sober 1980, 107). Sober (*Sober*) i Wilson (*Wilson*) koriste analogiju između evolucije sebičnog i kooperativnog ponašanja, s jedne strane, i sudbine različitih genskih alela u slučaju mejotičkog vođenja (*meiotic drive*), sa druge, da bi razjasnili neke važne aspekte navedenog modela. Da kažemo prvo nekoliko reči o fenomenu mejotičkog vođenja. Kod organizama sa seksualnom reprodukcijom svaki gen ima jednake šanse da bude prenesen u sledeću generaciju. Međutim, u nekim situacijama, u procesu mejoze, tj. deobe polne ćelije, neki genski aleli bivaju zastupljeniji od drugih. Tada pravimo razliku između alela koji je u većoj meri zastupljen, tzv. vodećeg alela (*V*) i onoga koji je normalan (*N*), tj. zastupljen je u skladu sa predviđanjima mendelovske genetike. Za potrebe analize, ne postoji nikakva prepreka da prvi alel posmatramo kao

sebičan (*S*), a drugi kao altruističan (*A*), jer vodeći alel obezbeđuje svoju veću zastupljenost u sledećim generacijama na račun normalnog alela. On predstavlja sebični element. Načelno posmatrano, za organizam kao celinu, kompetitivni odnosi između njegovih sastavnih delova predstavljaju potencijalno opasan proces. Selekcija na nivou organizma bi, dakle, trebalo da deluje protiv njih. S druge strane, mejotičko vođenje je proces o kojem postoji zadovoljavajuće empirijsko svedočanstvo. Zato ovaj fenomen jeste dobra ilustracija za situaciju u kojoj postoji sukob između delovanja selekcije na različitim nivoima biološke organizacije. On nam omogućava da tvrdimo da je „evolucija *V* i *N* alela izomorfna evoluciji *S* i *A* fenotipova“ (Sober, Wilson 1994, 550).

Primer jasno pokazuje da grupna selekcija može da bude efikasna samo ako svi geni u organizmu dele zajedničku sudbinu, tj. ako imaju iste šanse da budu preneseni u sledeću generaciju. U slučaju sukoba, kao što je to kod mejotičkog vođenja, odvijaju se „i genska i organizmička selekcija koje deluju u suprotnim pravcima“ (Sober, Wilson 1994, 550). Sasvim je očigledno zašto kompetitivni odnosi, tj. sebičnost ugrožava jedinstvo grupe. Na prvi pogled je, međutim, nejasno zašto bi to bio slučaj kada je reč o mejotičkom vođenju. Da bismo razumeli ovu analogiju neophodno je da navedene relacije izrazimo u terminima adaptivne vrednosti. Poslužićemo se za početak idejom koja počiva na svakodnevnoj intuiciji. Naime, za jedinke koje dele zajedničku sudbinu često se kaže i da su 'u istom čamcu'. To je izraz koji Dokins (*Dawkins*) koristi da bi izrazio ideju pomoću koje Sober i Wilson žele da objasne grupnu selekciju: „Kada je reč o preživljavanju bilo kog pojedinačnog tela, svi njegovi geni su u istom čamcu. Često se dobar gen nađe u lošem društvu, i deli telo sa lošim genom koji ubije telo u detinjstvu“ (*Dawkins* 2006, 38). Obično se smatra da prirodna selekcija može da deluje ako postoji nasledna varijabilnost u adaptivnoj vrednosti, tj. ako se organizmi razlikuju u pogledu neke nasledne osobine koja je za njih od adaptivnog značaja. Adaptivna vrednost izražava šanse jedinke da preživi do polne zrelosti i očekivani broj njenih potomaka. Ovaj pojam je savremena verzija Darwinovog shvatanja da prirodna selekcija favorizuje osobine koje su korisne za organizam. Biološke analize su, doduše, pokazale da visoka adaptivna vrednost ne mora u svakom slučaju da se poklapa sa korisnošću osobine, ali u velikom broju slučajeva osobina sa velikom adaptivnom vrednošću je i korisna za preživljavanje i reprodukciju jedinke koja je poseduje. Videli smo kako izgleda ideja koja stoji u osnovi darvinovske evolucije shvaćene kao promene učestalosti gena: u datoj populaciji će zahvaljujući delovanju prirodne selekcije tokom generacija rasti učestalost gena/osobina sa većom adaptivnom vrednošću, a opadaće onih sa manjom. Drugim rečima, jedinke koje poseduju osobine sa većom adaptivnom vrednošću imaće veći broj potomaka na koje će preneti ovu osobinu, i zahvaljujući tome, osobina će se proširiti u populaciji. Dakle, iako u savremenoj evo-

lucionoj biologiji postoje i drugačija shvatanja adaptivne vrednosti (kao očekivanog broja unuka, kao dispozicije itd.) adaptivnu vrednost je najjednostavnije izraziti kao očekivani broj potomaka, tj. kao reproduktivni uspeh jedinke (up. Sober 2001).

Iz dosadašnje analize je jasno da varijabilnost mora da se pojavljuje na određenom nivou biološke organizacije da bi se na tom nivou odigravala selekcija. Ako je reč o individualnoj selekciji, relevantna je varijabilnost koja postoji među jedinkama, a ne ona koja postoji među grupama jedinki. Razmotrimo još jednom pomenutu metaforu sa čamcem. Zamisliva je situacija u kojoj se jedinke koje se nalaze u istom čamcu razlikuju u pogledu neke osobine koja može da bude od značaja u datoj situaciji: neke bolje podnose nepovoljne vremenske prilike od drugih, sposobnije su duže da trpe glad i žeđ, ne pate od morske bolesti, i to im može obezbediti prednost u odnosu na druge saputnike i obezbediti im da prežive. To, međutim, nije smisao metafore na koji se ovde oslanjamo: 'biti u istom čamcu' znači da uprkos međusobnim razlikama svi doživljavamo istu sudbinu. Analogija sa ekipnim sportom je sasvim primerena: uspeh pojedinačnog igrača zavisi od uspeha ekipe, i ako ekipa loše igra, pojedinac gubi utakmicu bez obzira na to što dobro igra. To je poenta Dokinsove tvrdnje o lošem društvu u kojem dobri geni mogu da se nađu. Da bih ovo razjasnila, pozvaću se opet na primer kancera. Prema prihvaćenoj predstavi o karcinogenezi, maligni tumori nastaju zahvaljujući genetičkim mutacijama (up. Bertolaso 2016, 18), koje kancerskim ćelijama omogućavaju da se ponašaju sebično u odnosu na ostale ćelije u organizmu: one koriste resurse kojim organizam raspolaze da bi oblikovale tumor koji ugrožava opstanak samog tog organizma. Ipak, za razliku od stranih patogena, npr. virusa, kancerske ćelije dele sudbinu organizma u kojem su se razvile i propadaju zajedno sa njim. Dakle, da bi selekcija na višem nivou bila efikasna, adaptivne vrednosti nižih jedinica moraju da postanu irelevantne. Tako, čak i ako među jedinicama nižeg nivoa započne proces selekcije nezavisan od selekcije na višem nivou (tj. ukoliko varijabilnost u adaptivnoj vrednosti među ovim jedinicama postane kauzalno relevantna), ukoliko je jedinica višeg nivoa integrisana, sve jedinice deliće zajedničku sudbinu.

Treba, međutim, obratiti pažnju na još jedan važan aspekt, a to je pitanje grupnih karakteristika. Da li je neka sportska ekipa uspešna zato što je svaki njen član dobar sportista, ili postoji neka karakteristika koju poseduje samo ekipa kao takva i koja nije puki zbir karakteristika njenih članova? Odgovor, naravno, zavisi od toga o kojem sportu je reč. Ako je u pitanju ekipni sport, kao što je, recimo, košarka, specifične interakcije između igrača mogu proizvesti neku kolektivnu karakteristiku, nazovimo je 'uigranost', koja ne bi mogla da se svede na kvalitete pojedinačnih igrača. Popularan izraz 'ekipa snova' ima upravo to značenje: to je „grupa ljudi za koju se smatra da poseduje savršenu kombinaciju talenata“ (*Collins English Dictionary*, kurziv moj).

Ako je, s druge strane, reč o individualnom sportu, na primer o plivanju, 'ekipa' nema značenje kao u prvom slučaju. Uspeh koji ekipa ostvari na takmičenju samo je zbir rezultata koje su postigli pojedinačni plivači. Da li, onda, 'zajednička sudbina' podrazumeva da grupa poseduje neko emergentno svojstvo, tj. da celina poseduje neko svojstvo koje nijedan njen sastavni deo ne poseduje? Važno je naglasiti da to ne mora da bude slučaj: „grupna selekcija ne zahteva da grupni fenotip bude 'emergentan'“ (Sober, Wilson 1994, 543). Ista adaptivna vrednost svih jedinki „uslovljena je time što su članovi iste grupe“ (Sober 1980, 107). I obrnuto, jedinke koje su u svakom pogledu biološki identične mogu da imaju sasvim različitu adaptivnu vrednost zato što se grupe kojima pripadaju međusobno razlikuju. To, međutim, ne znači da karakteristike grupe ne mogu da se objasne pozivanjem na karakteristike njenih članova, barem ne u svim slučajevima. Da vidimo kako to izgleda kada je reč o analogiji između mejotičkog vođenja i sebičnih i altruističnih fenotipova.

Ako navedenu situaciju posmatramo sa pozicije individualne selekcije, jasno je da altruistični fenotip, kao i normalan alel, ima nižu adaptivnu vrednost od alternativnog fenotipa/alela: altruista smanjuje svoju adaptivnu vrednost time što deluje u korist druge jedinke, a normalan alel kod mejotičkog vođenja ima manje šanse od vodećeg alela. Ovo je proces kompeticije koji postoji među navedenim entitetima. Obično se kaže da je altruizam, uprkos pomenutim problemima, mogao da evoluiru zahvaljujući tome što pruža značajne prednosti grupi: grupe altruista su superiorne u odnosu na grupu egoista, budući da su altruisti spremni da se žrtvuju za interese grupe. Situacija, međutim, nije tako jednostavna. Zato je neophodno da vidimo kakav je očekivani ishod procesa kompeticije o kojem sam prethodno govorila. Naime, iako sebične jedinke uspešnije šire svoj gen za sebičnost, tokom generacija se može očekivati da one zahvaljujući fiksiranju sebičnog ponašanja u populaciji budu okružene isključivo drugim sebičnim jedinkama, i da njihova sebičnost ima mnogo nižu adaptivnu vrednost nego u situacijama kada su bile okružene altruistima. Nešto slično može da se tvrdi i za vodeći alel: tokom generacija, adaptivna vrednost ove varijante će se smanjivati, budući da se njegove prednosti manifestuju samo u kompeticiji sa normalnim alelom. Zaključak je, čini mi se, očigledan. Da bi određene karakteristike posedovale selekcione prednosti, grupe u kojima se one pojavljuju moraju da budu strukturirane na specifičan način: altruisti su favorizovani kada su asocirani sa altruistima, vodeći alel je favorizovan kada je asociran sa normalnim alelom. Činjenica da su neke karakteristike koje su štetne za jedinku korisne za grupu, i da iz tog razloga mogu da evoluiraju, izražava samo završni stupanj procesa formiranja grupe.

Kritičari koncepcije zajedničke sudbine ističu da ovakva analiza dovodi do pogrešnih zaključaka zato što se u njoj ne pravi razliku između objekta koji predstavlja

jedinicu selekcije i svojstva koje obezbeđuje „kauzalnu bazu za diferencijalni uspeh“ tog objekta (Walton 1991, 417). Koji je smisao ove kritike i kakve implikacije ima za uvide koje model zajedničke sudbine pruža? Videli smo da je jedinica selekcije onaj entitet čija varijabilnost omogućava delovanje selekcije, tj. diferencijalnu reprodukciju. Ako svi geni koji se nalaze u istom organizmu dele istu sudbinu, onda je razlika u adaptivnoj vrednosti pojedinačnih gena nebitna. To je jednostavna posledica modela zajedničke sudbine, i kada prihvatimo ovaj model koji je veoma intuitivan, posledica nam se čini takoreći prirodnom. Ona je, međutim, veoma neobična. Jer, ako 'zajednička sudbina' treba da posluži tome da objasnimo kako selekcija deluje istovremeno na različitim nivoima, onda je ona pogodnija da objasni ishod ovog delovanja nego sam proces. Setimo se primera sa mejotičkim vođenjem: selekcija na nivou organizma zahteva da svi geni u organizmu imaju iste šanse, selekcija na nivou pojedinačnih gena daje veće šanse vodećem alelu nego normalnom. O ovoj selekcionoj epizodi model zajedničke sudbine zapravo ne može ništa da nam kaže, budući da je neophodno da svi geni u organizmu imaju istu adaptivnu vrednost da bi uopšte imali zajedničku sudbinu. Dakle, organizam se ovde pre posmatra kao dobro integrisana grupa nego kao entitet koji može da se odredi nezavisno od delovanja selekcije na nižem nivou. On se određuje preko kriterijuma koji su formulisani za delovanje grupne selekcije: „...nešto analogno Soberovom kriterijumu grupne selekcije je zadovoljeno na organizmičkom nivou gde je svaki organizam sada okarakterisan kao grupa gena“ (Walton 1991, 420). Značaj ovih kritičkih primedbi teško je preceniti. One ukazuju ne samo na slabosti ideje zajedničke sudbine, već i na njenu moguću specifičnu objašnjavalачku upotrebu. U daljoj analizi pokušaću da pokažem zašto je ova ideja pogodna za razumevanje velikih prelaza u evoluciji u kojima se formiraju nove jedinice selekcije.

Da sumiramo zaključke koji su od značaja za dalju analizu. Konceptija selekcije na više nivoa pokazuje da procesi koji se događaju na različitim nivoima biološke organizacije mogu da budu suprotstavljeni i da njihovi efekti mogu da budu sasvim različiti. Ako su odnosi između jedinki nižeg nivoa složenosti kompetitivni, to, na duži rok, ne mora da dovede do fiksiranja jedinke koja poseduje osobinu sa većom adaptivnom vrednošću. Jer, ukoliko je viši nivo čiji su one članovi integrisan na takav način da jedinke imaju zajedničku sudbinu, varijacije u adaptivnoj vrednosti među njima biće beznačajne. Dakle, da bi se selekcija efikasno odvijala na nivou grupe, varijacije u adaptivnoj vrednosti moraju da budu potisnute na svim nivoima, osim na grupnom (Sober, Wilson 1994, 550). Drugim rečima, nijedna jedinka koja sa drugim članovima svoje grupe deli zajedničku sudbinu ne može biti uspešnija od ostalih: „... da bi članovi grupe imali 'zajedničku sudbinu', neka svojstva grupe moraju da imaju

efekat koji ih (članove grupe, primedba moja) stavlja 'u isti čamac'" (Sober, Wilson 1994, 551). Međutim, iako model zajedničke sudbine dozvoljava da se adekvatno formulišu uslovi koji su neophodni za delovanje grupne selekcije, ostaje nejasno kako nastaje situacija u kojoj jedinke počinju da dele zajedničku sudbinu. Kritika ove zamisli je to jasno istakla. Pravo pitanje je, dakle, kako nastaju grupe koje su integrisane u dovoljnoj meri da ispunjavaju navedeni kriterijum. Jer, problemi koji su vezani za čvrstu integraciju grupa nisu zanemarljivi, budući da jedinice koje sačinjavaju grupe mogu da imaju različite interese koji se teško mire. Ovi problemi će biti tema narednih poglavlja.

Hijerarhijsko proširenje teorije selekcije i veliki evolucionari prelazi

Rasprava o jedinicama selekcije jedna je od najdugotrajnijih i najkomplikovanijih u filozofiji biologije. Među autorima ne postoji saglasnost o tome koja pitanja se uopšte razmatraju u ovoj diskusiji (Lloyd 2008, 69) i da li su 'jedinice selekcije' i 'nivoi selekcije' istoznačni. Iako u analizi ove izraze koristim kao istoznačne, smatram da je korisno uputiti na neke važne nijanse. Naime, rasprava o delovanju selekcije uključuje i pitanje razlike između replikatora i interaktora, štaviše, pojedini autori su insistirali na tome da se ova rasprava u potpunosti formuliše u terminima navedene razlike. Replikator se definiše kao „entitet koji direktno u replikaciji prenosi svoju strukturu“, a interaktor kao „entitet koji je kao kohezivna celina u direktnoj interakciji sa svojom sredinom na takav način da je replikacija diferencijalna“ (Hull 1980, 318)². Da li ovo razlikovanje dozvoljava da pitanje individualne i grupne selekcije kojim smo se bavili u prethodnom poglavlju izrazimo na drugačiji način? Grupa u kojoj dominira individualna selekcija sastoji se od jedinki čija razlika u adaptivnoj vrednosti određuje delovanje selekcije. Jedinke, tj. organizmi zahvaljujući specifičnoj interakciji sa svojom životnom sredinom omogućavaju diferencijalno umnožavanje jedinica nižeg stupnja, u ovom slučaju gena. Pitanje je šta se dešava kada je reč o grupnoj selekciji. Ako bismo hteli da pratimo prethodnu analitičku shemu, morali bismo da tvrdimo da

2 Dokins ne govori o interaktoru, već o nosaču (*vehicle*) u smislu organizma kao jedinice koja nosi gene shvaćene kao replikatore (up. Dawkins 2006, 24). Smisao ovog razlikovanja je da se naglasi da organizmi/nosači imaju ograničeno trajanje, budući da ne mogu da prave svoje kopije. Geni/replikatori, s druge strane, imaju sposobnost proizvodnje sopstvenih kopija i tako obezbeđuju svoj prelazak u narednu generaciju. Razlika između replikatora i interaktora nije apsolutna, neke strukture mogu istovremeno da se posmatraju i kao jedno i kao drugo. Tako, na primer, za organizme sa aseksualnom reprodukcijom možemo da tvrdimo da su interaktori, budući da se nalaze u neposrednoj interakciji sa svojom sredinom, ali i da su replikatori, jer se organizam replikuje u celini (Hull 1980, 321).

se grupa pojavljuje kao interaktor, tj. da je u pitanju kohezivna celina koja jedinkama koje je sačinjavaju obezbeđuje diferencijalnu replikaciju. Rekla bih da je ovo tvrdnja sa kojom bi se malo ko složio, budući da ona implicira da grupa kao celina interaguje sa sredinom, nadalje, ona ne dozvoljava da se problematizuje postojanje kolektivnih adaptacija, i konačno, ona pretpostavlja da se jedinke razmnožavaju tako što prave sopstvene kopije. Vratću se ovim primedbama nakon što razmotrim specifičnost novog konteksta u kojem je teorija selekcije počela da se razvija, a to je kontekst velikih prelaza u evoluciji.

Veliki prelazi u evoluciji su događaji u kojima nastaju nove individue, ali ne u smislu novih jedinki već postojećih vrsta, već novih oblika biološke organizacije koji predstavljaju i nove jedinice selekcije. To znači da zahvaljujući nekom od ovih prelaza selekcija dobija novi predmet delovanja. Ovaj tip događaja može da se definiše na različite načine. Neki autori smatraju da je njihova osnovna karakteristika promena u „načinu na koji se informacija prenosi između generacija“ (Maynard Smith, Szathmary 1995, 6). Ako posmatramo paradigmatičan slučaj prelaza iz jednoćelijskog u višećelijski oblik života, to bi značilo da se kod višećelijskih organizama razmnožavanje više ne odvija u formi ćelijske deobe, već se izvestan broj ćelija izdvaja i on omogućava dalje prenošenje naslednih informacija. U ovom slučaju, prenošenje informacija vezano je za razlikovanje somatskih i polnih ćelija. Tako postanak nove evolucione individue (višećelijskog organizma iz našeg primera) može da se veže za promenu načina razmnožavanja (Buss 1987, 171). U razmnožavanju ove individue ne učestvuju sve ćelije, već samo ćelije koje su specijalizovane za reproduktivnu funkciju. Kakvu ulogu u ovom okviru ima teorija selekcije, tj. ideja o selekciji na više nivoa?

Model zajedničke sudbine o kojem smo ranije govorili razvijen je u raspravi o jedinicama selekcije, u kojoj se hijerarhijska organizacija biološkog sveta uzima kao gotova činjenica. U toj raspravi postavlja se pitanje da li su jedinica selekcije geni, organizmi ili grupe. U analizi velikih prelaza u evoluciji ovo više nije slučaj, cilj analize je sada da se pokaže kako je biološki svet evoluirao kao hijerarhijski organizovan. Nastanak kompleksnih bioloških tvorevina tokom organske evolucije može se prikazati na jednostavan način: jedinice koje su izvorno bile samostalne u pogledu preživljavanja i reprodukcije stupile su u interakcije koje su uslovile da one, tokom vremena, izgube svoju samostalnost i da formiraju novu evolucionu individuu. Ovo, takođe, može da se izdvoji kao jedan od bitnih aspekata velikih prelaza u evoluciji: „jedna od ključnih zajedničkih osobina za mnoge velike prelaze bilo je uvećanje nivoa biološke organizacije, ili pojava nove vrste individue“ (Calcott 2011, 38.). To znači da su jednostavnije jedinke formirale kolektiv koji je dostigao kritičan stepen integracije i proizveo novi oblik biološke organizacije. Modeli selekcije koja je usmerena na ra-

zličite biološke jedinice sada se ne primenjuju na hijerarhijski organizovane jedinice u vremenskih okvirima koji ne premašuju nekoliko generacija, već na procese formiranja ovakvih jedinica koji zauzimaju velike vremenske periode. Hijerarhijsko proširenje teorije selekcije (up. Lewontin 1970, Lloyd 2008, 59) koje je omogućilo da se prati istovremeno delovanje selekcije na različitim nivoima, sada obezbeđuje uvid u procese koji su obezbedili nastanak tih nivoa, tj. njihovu integraciju u novu individuu.

U ovoj „dijahronoj perspektivi“ teorija selekcije na više nivoa ima sasvim posebno mesto (Okasha 2008, 152), budući da se pomoću nje objašnjava kako su se generisali novi biološki nivoi. Videli smo prethodno da se nastanak kompleksnih bioloških tvorevina predstavlja kao proces gubitka individualnosti kroz koji prolaze jedinice nižeg stepena složenosti da bi se formirala kompleksnija individua. Ova predstava je, naravno, veoma pojednostavljena, ali ona, u osnovi, odgovara onome što biolozi podrazumevaju pod velikim prelazima. Sasvim je jasno da kolektivi o kojima je reč moraju da se zasnivaju na veoma specifičnim interakcijama između svojih članova, moglo bi se, štaviše, reći da se u ovakvim slučajevima podrazumeva neka vrsta regulisanog socijalnog ponašanja. Da vidimo sa kojim se sve problemima suočavamo u ovakvoj analizi. Pretpostavka je, dakle, da prvobitno postoje jedinice koje su u stanju da samostalno prežive i da se reprodukuju. Pitanje je zašto bi se one odrekle ove samostalnosti. Jednostavna logika selekcionih procesa nameće odgovor da one zauzvrat nešto dobijaju. To je pitanje na koje svako objašnjenje velikih evolucionih prelaza mora da odgovori: kako se kompenzuju štete koje proizlaze iz gubitka samostalnosti? Naime, jedinka koja se odriče svoje samostalnosti smanjuje sopstvenu adaptivnu vrednost. Ako posmatramo situaciju u kojoj udruženi jednoćelijski organizmi formiraju višećelijski organizam, smanjenje adaptivne vrednosti ogleda se u nemogućnosti da integrisani delovi samostalno prežive i da se reprodukuju. Njihova sudbina od trenutka nastanka višećelijskog organizma u potpunosti zavisi od njega. Drugo pitanje, koje je možda i komplikovanije od prvog, je kako se ovi sistemi održavaju, tj. na čemu se zasniva njihova stabilnost (Okasha 2005, 1014). Kao što smo videli ranije u analizi, stabilnost grupa je sama po sebi problem, budući da može da se očekuje da članovi grupe imaju suprotstavljene interese. Stoga modeli grupne selekcije koji su razvijeni da bi se objasnila mogućnost stabilne i trajne saradnje u grupi predstavljaju važan oslonac za analizu velikih prelaza u evoluciji. Ovi modeli omogućavaju da se o nastanku novih evolucionih individua razmišlja u terminima posredovanja sukoba do kojih dolazi u kontekstu kooperacije. U njima se uspomoc ideje reorganizacije adaptivne vrednosti evolucija biološke hijerarhije tumači kao posledica „serije evolucionih prelaza u individualnosti...“ (Michod, Herron 2006, 1406).

Pre nego što pređem na analizu modela reorganizacije adaptivne vrednosti, želela bih da pitanje evolucionih prelaza povežem sa razlikovanjem između replikatora i inte-

raktora, koje sam ranije pomenula. Načelno posmatrano, čini se da je u kontekstu velikih evolucionih prelaza opravdanije koristiti izraz 'nivoi selekcije' nego 'jedinice selekcije', budući da posmatramo genezu hijerarhijski organizovanih struktura. Da li to ima neke veze sa razlikom između replikatora i interaktora? U analizi modela zajedničke sudbine govorila sam o odnosima gena i organizma, ali i ćelija i organizma. Entiteti kao što su ćelije u potpunosti zadovoljavaju stroge kriterijume određenja nivoa u biološkoj hijerarhiji, prema kojima su manje jedinice deo većih, između njih postoje specifične interakcije, i, što je u ovom slučaju veoma važno, „entiteti nižeg nivoa moraju da budu homologni sa organizmima koji mogu samostalno da žive, bilo da su oni postojeći ili izumrli“ (McShea 2001, 408). Simptomatično je, međutim, da se ćelije zapravo ne pojavljuju u tradicionalnoj raspravi o jedinicama selekcije. Njihova tematizacija je postala moguća tek kada je teorija selekcije na više nivoa počela da se primenjuje u analizi velikih prelaza u evoluciji. U ranijoj raspravi pojedinačne ćelije nisu bile ubedljiv primer ni replikatora ni interaktora, budući da su bile viđene samo kao sastavni deo viševićijskog organizma. Ovde je takođe važno naglasiti da hijerarhija za koju sam zainteresovana nije apsolutna (kao što, verovatno, nije apsolutno zadovoljavajući nijedan skup kriterijuma određenja nivoa), ona je relativna u odnosu na delovanje prirodne selekcije. Jer, kada se govori o procesu formiranja nove evolucione individue, onda se postavlja pitanje da li strukture (u ovom slučaju ćelije) čijom integracijom su ove individue nastale (viševićijski organizmi) predstavljaju „pravu vrstu entiteta da bi učestvovala u procesu selekcije“ (Brandon 1988, 60)³. Rekla bih da rekonstrukcija evolucije kompleksnih bioloških tvorevina pruža oslonac za odgovor na pitanje o selekcionom statusu entiteta kao što su, na primer, ćelije. One u epizodi nastanka viševićijskih organizama predstavljaju jednog od središnjih aktera selekcionih procesa, i to u ulozi interaktora. Ovu tvrdnju pokušaću da obrazložim u sledećem poglavlju.

Reorganizacija adaptivne vrednosti

U analizi modela zajedničke sudbine videli smo da selekcija može da bude efikasna na određenom nivou samo ako su varijacije u adaptivnoj vrednosti na svim ostalim nivoima potisnute. Dalja analiza dovela nas je do tvrdnje da „u svakom slučaju kada na datom nivou postoji selekcija, entiteti na tom nivou su interaktori“ (Brandon 1988, 61). Da li su ove dve tvrdnje u suprotnosti ili možemo obe da koristimo kao oslonac za analizu velikih prelaza u evoluciji? Da bismo odgovorili na ova pitanja neophodno

3 „Da bismo imali eksplanatornu hijerarhijsku teoriju selekcije, potrebna nam je hijerarhija pravih vrsta jedinica“ (Brandon 1988, 60).

je da navedene tvrdnje dodatno analiziramo. Model zajedničke sudbine sasvim eksplicitno operiše standardnim shvatanjem prema kojem je evolucija promena učestalosti alela u populaciji. Genski aleli su paradigmatičan primer replikatora. U tvrdnji o nivoima selekcije kao o interaktorima, s druge strane, ne govori se uopšte o replikatorima, već se posmatra fenotipska evolucija⁴. Sober i Vilson, koji su razvili prvi model, odbijaju pristup koji govori isključivo o interaktorima. Brendon (*Brandon*), koji razvija ovaj pristup, tvrdi da je nesaglasnost prividna. O čemu je, zapravo, reč?

Perspektiva koja dozvoljava da se o evolucionim promenama govori u terminima fenotipa takođe dozvoljava, po mom mišljenju, da se napravi razlika između nivoa individualne i grupne selekcije koja uključivanje teorije o selekciji na više nivoa u analizu velikih prelaza u evoluciji čini plodotvornijim. Neki autori, doduše, tvrde da je razlikovanje između replikatora i interaktora potpuno suvišno kada posmatramo velike evolucionne prelaze. Oni ističu da upravo transformacije koje su sastavni deo velikih evolucionih prelaza i činjenica da u dalekoj evolucionoj prošlosti nisu postojale kompleksne biološke strukture kakve danas poznajemo onemogućava adekvatnu primenu razlike replikator/interaktor u ovom kontekstu (Okasha 2005, 1016). Ovaj argument mi se ne čini naročito ubedljiv. Naprotiv, rekla bih da ovo razlikovanje ima važno mesto u analizi nastanka novih evolucionih individua. U primeru sa formiranjem višćelijskog organizma odsudan događaj je specijalizacija ćelija (razlikovanje somatskih i polnih ćelija), koja podrazumeva da neke ćelije gube ulogu replikatora koju su igrale dok su bile jednoćelijski organizmi. Iako, kao što je već ranije napomenuto, razlika između replikatora i interaktora nije apsolutna, i neki entiteti mogu da se okarakterišu na oba načina, čini se da gubitak jednog od ovih karaktera predstavlja značajan aspekt evolucionih prelaza. To je ono što nam omogućava da entitet koji danas znamo kao organizam posmatramo kao nekadašnju grupu u kojoj su jedinke mogle i da kao celine interaguju sa životnom sredinom i da se replikuju: „današnje jedinke su zapravo socijalne grupe davnih vremena čiji članovi su imali samostalnu egzistenciju“ (Wilson 2001, 229). Samostalnost i njen gubitak u ovom slučaju može da se izrazi i putem razlike između replikatora i interaktora. To znači da evolucionni prelazi ne podrazumevaju samo sticanje ili gubitak specifičnih funkcija, već i promenu u statusu replikatora, tj. interaktora. Ideja da replikator i interaktor nisu apsolutne i međusobno isključive karakteristike, već promena u jednom može da izazove promenu u drugom sasvim je prihvatljiva (Brandon 1988, 67-68). Dakle, iako jednoćelijski organizam može u izvesnom smislu da se okarakteriše i kao replikator i kao

4 Brendon, po mom mišljenju sasvim adekvatno, razlikovanje između replikatora i interaktora vidi kao generalizovanje razlike između genotipa i fenotipa, koja dozvoljava da se govori o selekciji na različitim nivoima (up. Brandon 1988, 52. i sl.).

interaktor, karakter replikacije i interakcije se u bitnom menja kada on postane jedinica nižeg stupnja u okviru kompleksnije celine. Da vidimo kako ova shema funkcioniše u modelu reorganizacije i transfera adaptivne vrednosti.

U sistemu koji se u ovom slučaju koristi kao model, jedna vrsta zelene alge (*Volvox carteri*), posmatra se evolucija kolonijalnog života jednoćelijskih organizama. Pogodnost ovog sistema sastoji se, između ostalog, i u tome što on može da se posmatra kao neka vrsta prelaznog stupnja. Naime, pojedini organizmi u koloniji podležu izvesnim restrikcijama: oni više ne mogu da se razmnožavaju, što ih čini analognim somatskim ćelijama kod višćelijskih organizama. S druge strane, oni ne mogu ni da se diferenciraju, što ih čini različitim od somatskih ćelija. Evolucionim prelaz ovde nije izvršen do kraja, pa tako nemamo novu evolucionu individuu, višćelijski organizam, već specifičnu koloniju jednoćelijskih organizama (Michod, Nedelcu 2003, 71). Da bismo razumeli kako stvari stoje u pogledu adaptivnih vrednosti, neophodno je da uključimo element kooperacije, ili, kao što je to označeno u modelu zajedničke sudbine, altruizma. Jer, da bi nastale jedinice veće kompleksnosti, interakcije između njihovih sastavnih delova moraju da budu takve da one redukuju konflikt koji bi „potkopao integritet celine“ (Okasha 2006, 42). Naznačeno je ranije da kod velikih prelaza, naročito kada je reč o nastanku višćeličnosti, odsudan događaj predstavlja formiranje grupa. Upravo za ovaj događaj od temeljnog značaja je kooperacija, zato što „ona prenosi adaptivnu vrednost (*transfers fitness*) sa individua nižeg nivoa (u smislu njihovih troškova) na nivo grupe (dobici koje grupa ima od kooperacije), i pritom služi tome da kreira novi nivo adaptivne vrednosti i možda, pod određenim okolnostima, novu individuu višeg nivoa“ (Michod, Herron 2006, 1406). Upravo ovim procesom prenošenja vrši se reorganizacija adaptivne vrednosti. Pritom, reorganizacija adaptivne vrednosti prati selekcionu logiku nadoknade troškova koje jedinka ima usled svog kooperativnog ponašanja: ako bi jedinka trebalo da se odrekne svoje samostalnosti da bi bila deo grupe koja će evoluirati u integrisanu, nedeljivu jedinku, ona bi morala nešto da dobije zauzvrat. Kooperativne interakcije se u ovakvim slučajevima, po svemu sudeći, realizuju u skladu sa različitim strategijama, koje su dobro poznate iz proučavanja socijalnog ponašanja životinja. Na primer, članovi kolonije imaju neposrednu korist od grupisanja, pošto se se tako uspešnije brane od predatora. Ili, budući da su članovi kolonije klonovi koji su genetički identični, njihovo ulaganje u druge članove grupe pomaže proliferaciji njihovih sopstvenih gena (up. Michod, Herron 2006, 1407 i sl.)⁵.

5 Ova strategija oslanja se na Hamiltonovo pravilo, prema kojem kooperacija/altruizam mogu da evoluiraju ako su u specifičnoj srazmeri sa stepenom srodstva (tzv. koeficijent srodstva) između altruistične jedinke i primaoca njenih altruističnih postupaka. Smisao ovog pravila je da jedinka gubitke koje trpi usled svog altruističnog ponašanja može da kompenzuje zahvaljujući

Sve su ovo, zapravo, strategije za potiskivanje sebičnog ponašanja jedinica nižeg stupnja i za prevazilaženje konflikta, koji je prateća pojava kooperativnih interakcija.

Dakle, sasvim načelno govoreći, transfer adaptivne vrednosti znači promenu selekcionog režima: gubici koje jedinica nižeg nivoa trpi usled toga što se odriče svoje samostalnosti nadoknađuju se dobitima koje ona ima zahvaljujući integraciji u višu jedinicu. U procesu koji vodi do nastanka nove individue postoje dve faze. U prvoj fazi opstanak grupe koja će se u budućnosti transformisati u individuu vezan je za adaptivnu vrednost svake jedinke koja je član grupe. U drugoj fazi, adaptivna vrednost individue koja je nastala tesnom integracijom grupe više nije proizvod adaptivnih vrednosti sastavnih delova. To znači da za preživljavanje i reprodukciju jedinica na svim nivoima više nije od prevashodnog značaja adaptivna vrednost nižih jedinica, već najviše organizacione jedinice. Intuitivno, ova predstava deluje potpuno prihvatljivo: sve dok jednostavnije jedinice mogu samostalno da prežive i da se reprodukuju, njihova adaptivna vrednost će izražavati šanse da se to i dogodi. Štaviše, ono što, pomalo slobodno, možemo da nazovemo preživljavanje i reprodukcija grupe čiji su članovi ove jedinice suštinski zavisi od njihovih pojedinačnih šansi. S druge strane, kada su jedinice integrisane u kompleksniju strukturu, relacija njihove adaptivne vrednosti prema adaptivnoj vrednosti celine biće drugačija nego što je to prethodno bio slučaj. Ovaj aspekt integracije u potpunosti odgovara onome što predviđa model zajedničke sudbine: gubitak varijabilnosti u adaptivnoj vrednosti na svim nivoima osim na onom na kojem selekcija deluje. Neki autori različite faze u evoluciji individue vezuje i za različite oblike selekcije na više nivoa. Naime, prema standardnom shvatanju, u nekim slučajevima selekcije na više nivoa podrazumeva se da adaptivna vrednost jedinke zavisi od činjenice da je ona član određene grupe (recimo, grupe kooperativnih jedinki), dok se u drugim slučajevima ova selekcija manifestuje kao diferencijalno preživljavanje grupa zahvaljujući tome što same grupe imaju različitu adaptivnu vrednost (Damuth, Heisler 1988, 410). U skladu sa ovakvim razlikovanjem „... selekcija na više nivoa prvog i drugog tipa predstavlja različite *vremenske* stupnjeve evolucionog prelaza“ (Okasha 2006, 239).⁶

tome što je primalac njenih altruističnih postupaka njen srodnik. To najbolje izražava pojam inkluzivne adaptivne vrednosti (*inclusive fitness*), prema kojem adaptivna vrednost altruistične jedinke ne izražava samo njen sopstveni reproduktivni uspeh, već i uspeh njenih srodnika (up. Hamilton 1964, 1). Razlika između altruizma i kooperacije je u kontekstu velikih evolucionih prelaza nebitna.

- 6 Valja, ipak, napomenuti da su veliki evolucionari prelazi veoma složeni i da, po svemu sudeći, zahtevaju primenu komplikovanijih analitičkih pristupa nego što je to slučaj sa različitim tipovima selekcije na više nivoa. Naime, iako vezivanje različitih faza u evoluciji individue za navedene tipove selekcije deluje veoma intuitivno, pravi izazov će biti da se pruži objašnjenje

Da bi formiranje nove evolucione individue bilo moguće, eventualni sukobi između jedinica nižeg nivoa moraju da budu posredovani nekim mehanizmom koji obezbeđuje stabilnost kooperacije. Videli smo da kod zelene alge *Volvox carteri* prelaz nije izvršen u potpunosti, reč je o kolonijalnom obliku života, pa zato istraživanje ovih sistema omogućava formulisanje pretpostavki o mogućim mehanizmima posredovanja sukoba. Osnovna ideja kod ovog modela je da višećelijski organizmi predstavljaju viši oblik integracije kolonija jednoćelijskih organizama, dakle, on počiva na analogiji između procesa nastanka evolucionih individua višeg stepena kompleksnosti i integrativnih faktora koji regulišu kolonijalni život (up. Michod, Nedelcu, Roze 2003). Ranije sam naglasila da je jedna od najefikasnijih strategija prevazilaženja sukoba biološko srodstvo: selekcija u srodničkom krugu obezbeđuje stabilnost kooperacije. Ova strategija, međutim, ima i generalniju formu, prema kojoj nije neophodno da se modeli evolucije kooperacije formulišu u tako restriktivnim terminima kao što je genetičko srodstvo. Naime, za održanje kooperacije dovoljna je i specifična struktura grupe koja podrazumeva „statističku asocijaciju između genotipova donora i recipijenta“ (Frank 1995, 375). Drugim rečima, ako su jedinke koje su sklone da se kooperativno ponašaju grupisane zajedno, ova neslučajna distribucija date karakteristike predstavlja jaku osnovu za evoluciju kompleksnijih bioloških struktura.

Nastanak nove evolucione individue zavisi, dakle, od reorganizacije komponenti adaptivne vrednosti (preživljavanje i reprodukcija) nižih nivoa biološke organizacije (Michod, Nedelcu 2003, 64). Pretpostavljeni nivoi na kojima selekcija deluje su ćelija i grupe ćelija. Jednostavnije rečeno, u modelu se dovode u odnos troškovi koje ćelija u grupi podnosi u procesu deobe, s jedne strane, i koristi koje ona može da pribavi putem saradnje sa ostalim ćelijama, sa druge. Intuitivno je jasno da je ova korist najveća ukoliko se ćelije specijalizuju, pa tako dolazi do odvajanja somatskih od polnih ćelija. Zahvaljujući ovim pretpostavkama modela, istraživanje kolonijalnog života kod *Volvox carteri* uspeva da pokaže kako se procesi reprodukcije i preživljavanja međusobno ograničavaju i kako mehanizmi koji se nazivaju „modifikatori konflikta“ (Michod, Nedelcu 2003, 66) omogućavaju da se ove dve komponente dovedu u ravnotežu. U ovom kontekstu je od naročito značaja ideja odvajanja (*decoupling*) adaptivne vrednosti grupe od adaptivne vrednosti njenih sastavnih delova. Ovim odvajanjem postiže se kohezija biološke jedinice s obzirom na delovanje prirodne selekcije, tj. ona nastaje kao funkcionalna celina. Drugim rečima, varijabilnost u adaptivnoj vrednosti na nižim ni-

kako jedinke, tj. grupa prelazi sa jednog selekcionog režima na drugi i kako dolazi do toga da, počev od neke faze integracije, adaptivna vrednost može adekvatnije da se izrazi u terminima grupnih karakteristika. Okaša ovaj prelaz naziva „siva zona između selekcije na više nivoa prvog i drugog tipa...“ (Okasha 2006, 237).

voima postaje irelevantna, ćelije počinju da dele zajedničku sudbinu. To, takođe, znači da kod oblikovanog višćelijskog organizma funkcije nižeg nivoa (deoba ćelije kao forma razmnožavanja) bivaju prisvojene da bi se obavljale nove funkcije (deoba ćelije kao forma rasta organizma): deobom somatskih ćelija nova jedinka se više ne reprodukuje, već se održava (Michod, Nedelcu 2003, 68). Zanimljiv aspekt ovakvog kolonijalnog sistema je što on pokazuje iz kog razloga različitim tipovima višćelijskih organizama u različitoj meri možemo da pripišemo individualnost. Naime, kod različitih vrsta evolucija je oblikovala veoma specifične obrasce razvića. Ovi obrasci određuju u kojoj meri je adekvatno da se na date oblike života primenjuje pojam individue kao „genetički homogene jedinice“ (Buss 1987, 19), koja istovremeno igra ulogu jedinice selekcije. U kom smislu ćemo da govorimo o individualnosti, zavisice, dakle, od konkretne evolucione istorije u kojoj je dati tip organizma nastao.

Eva Kamerer
 Filozofski fakultet
 Univerzitet u Beogradu

Literatura

- Bertolaso, M. (2016), *Philosophy of Cancer*, Springer, Dordrecht
- Brandon, R. (1980), „The Levels of Selection: A Hierarchy of Interactors“, u: Plotkin, H.C. (ed.), *The Role of Behavior in Evolution*, MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 51-71.
- Buss, L.W. (1987), *The Evolution of Individuality*, Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Calcott, B. (2011), „Alternative Patterns of Explanation for Major Transitions“, u: Calcott, B., Sterelny, K. (eds.), *The Major Transitions in Evolution Revisited*, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 35-51.
- Damuth, J., Heisler, I.L. (1988), „Alternative Formulations of Multilevel Selection“, *Biology and Philosophy* 3, 407-430.
- Dawkins, R. (2006), *The Selfish Gene*, Oxford University Press, Oxford, New York
- Frank, S.A. (1995), „George Price’s Contributions to Evolutionary Genetics“, *Journal of Theoretical Biology* 175, 373-388.
- Hamilton, W.D. (1964), „The Genetical Evolution of Social Behaviour. I“, *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-16.
- Hull, D. (1980), „Individuality and Selection“, *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 11, 311-332.
- Lewontin, R.C. (1970), „The Units of Selection“, *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 1, 1-18.
- Lloyd, E. (2008), *Science, Evolution, and Politics*, Cambridge University Press, Cambridge, New York

- Maynard Smith, J., Szathmary, E. (1995), *The Major Transitions in Evolution*, Oxford University Press, Oxford, New York
- McShea, D.W. (2001), „The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum“, *Paleobiology* 27 (2), 405-423.
- Michod, R.E., Nedelcu, A.M. (2003), „On the Reorganization of Fitness During Evolutionary Transitions in Individuality“, *Integr.Comp.Biol.*, 43, 64-73.
- Michod, R.E., Herron, M.D. (2006), „Cooperation and conflict during evolutionary transitions in individuality“, *Journal Compilation* 19, European Society for Evolutionary Biology, 1406-1409.
- Okasha, S. (2005), „Multilevel Selection and the Major Transitions in Evolution“, *Philosophy of Science*, Vol. 72, No. 5, 1013-1025.
- Okasha, S. (2006), *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford University Press, Oxford, New York
- Okasha, S. (2008), „The Units and Levels of Selection“, u: Sarkar, S., Plutynski, A. (eds.), *A Companion to the Philosophy of Biology*, Blackwell Publishing, 138-156.
- Sober, E. (1980), „Holism, Individualism, and the Units of Selection“, *PSA: Proceedings of the Biennial Meeting of the Philosophy of Science Association*, Volume Two, The University of Chicago Press, 93-121.
- Sober, E. (2001), „The Two Faces of Fitness“, u: Singh, R.S., Krimbas, C.B., Paul, D.B., Beatty, J. (eds.), *Thinking About Evolution. Historical, Philosophical, and Political Perspectives*, Volume Two, Cambridge University Press, Cambridge, New York, 309-321.
- Sober, E. Sloan Wilson, D. (1994), „A Critical Review of Philosophical Work on the Units of Selection Problem“, *Philosophy of Science*, Vol. 61, No. 4, 534-555.
- Walton, D. (1991), „The Units of Selection and the Bases of Selection“, *Philosophy of Science*, Vol. 58, No. 3, 417-435.
- Wilson, D.S., (2001), „Cooperation and Altruism“, u: Fox, C.W., Roff, D.A., Fairbairn, D.J. (eds.), *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*, Oxford University Press, Oxford, New York, 222-231.
- Wilson, Jack (1999), *Biological Individuality. The Identity and Persistence of Living Entities*, Cambridge University Press, Cambridge, New York

Eva Kamerer

The Levels of Selection and Evolution of Individuality (Summary)

In this article I will analyze the transfer of fitness during the major transitions in evolution and its place in the multilevel selection models. The aim of the analysis is to show how social evolution can explain the evolutionary transitions in individuality.

KEYWORDS: transitions in evolution, individuality, multicellularity, reorganization of fitness