

Krzysztof Chodasewicz

## J. B. S. HALDANE I SFORMUŁOWANIA WARUNKÓW DOBORU<sup>1</sup>

### *STRESZCZENIE*

W artykule analizuję stosunek J. B. S. Haldane'a do kwestii definiowania koniecznych warunków (ewolucji drogą) doboru naturalnego. Kwestia ta jest ostatnio żywo dyskutowana na pograniczu filozofii biologii i biologii teoretycznej. Stawiam roboczą hipotezę, że Haldane, podobnie jak wielu innych genetyków populacyjnych, nie starał się znaleźć podsumowania warunków doboru, które odnosiłoby się do wszystkich sytuacji jego wystąpienia, ale zamiast tego konstruował modele matematyczne określonych przypadków.

**Słowa kluczowe:** J. B. S. Haldane, dobór naturalny, warunki doboru naturalnego, filozofia i historia biologii.

Warunki doboru naturalnego i/lub warunki ewolucji drogą doboru naturalnego<sup>2</sup> były w ostatnim czasie obiektem studiów z zakresu filozofii nauki i filozofii przyrody (Okasha 2013; Peter Godfrey-Smith 2007; 2013; Huneman 2011), a także szeregu studiów z pogranicza filozofii i biologii teoretycznej (Bourrat 2012; Bouchard 2014; Gecow 2008; 2013; 2014). W trakcie badań należących do pierwszej grupy wyróżniono dwa sposoby ujmowania doboru: 1) klasyczne/standardowe odwołujące się do tzw. trzech warunków Darwina<sup>3</sup> (zmienność, dziedziczność i zróżnicowany sukces reprodukcyjny), którego zwolennikami byli liczni uczeni począwszy od Karola Darwina przez Augusta Weismanna po współczesnych: Richarda C. Lewontina, Johna Maynarda Smitha, Johna A. Endlera czy Marka Ridley'a<sup>4</sup> oraz

---

<sup>1</sup> Artykuł powstał w ramach projektu „Implikacje wybranych aspektów teorii ewolucji dla problemu definiowania życia”. Projekt został sfinansowany ze środków Narodowego Centrum Nauki przyznanych na podstawie decyzji numer DEC-2013/11/D/HS1/04392.

<sup>2</sup> Choć tych wyrażen używa się niekiedy zamiennie, nie są one zupełnie tożsame. Możliwa jest ewolucja (rozumiana jako zmiana frekwencji cech w populacji) bez doboru, a także dobór bez ewolucji (np. gdy działa dobór stabilizujący) (Endler 1986, 4–8; Łomnicki 2002, 158).

<sup>3</sup> Na temat wspomnianego określenia zob. (Brandon 2014).

<sup>4</sup> Warto zaznaczyć, że między Darwinem i Weismannem, a uczonymi współczesnymi istnieje pewna istotna różnica dotycząca znaczenia konkurencji. Dla Darwina i Weismanna była ona warunkiem koniecznym doboru naturalnego; spostrzeżenie faktu, że zasoby mają charakter skończony (i zawsze

2) replikatorowo-interaktorowe związane przede wszystkim z nazwiskami biologa Richarda Dawkinsa i filozofa Davida Hulla. Nowe badania nad warunkami doboru ukonstytuowały trzecią grupę sposobów ujmowania doboru, którą określam jako niestandardową, względnie nieklasyczną. Ujęcia te łączy pewnego rodzaju kontestacja ujęcia standardowego co do konieczności niektórych warunków głównych lub pobocznych (np. czy dla naturalnej selekcji rzeczywiście konieczna jest reprodukcja, czy, aby miał miejsce dobór niezbędna jest populacja?). Oczywiście pod względem wyboru określonych cech (jako koniecznych dla doboru) trudno tu mówić o jednorodnej, monolitycznej grupie.

Łatwo zauważyć, że wśród wymienionych powyżej autorów definicji doboru nie ma Johna Burdona Sandersona Haldane'a. Jego brak może wydawać się zastanawiający, gdyż, jak powszechnie wiadomo, jest on jednym z ojców tzw. nowoczesnej syntezy (*Modern Synthesis*) – połączenia podstawowych idei Darwina z nowoczesną genetyką (zob. np. Łomnicki 2009b, 316; Pigliucci, Müller 2010, 6). (Wcześniej zakładano, że darwinizm jest sprzeczny z odkryciami genetyki (Łomnicki 2009b, 315–316; Pigliucci, Müller 2010, 5–6)). Warto więc spytać, jak wpisuje się on w powyższą typologię.

Aby odpowiedzieć na to pytanie, postanowiłem przeanalizować kilka tekstów Haldane'a uznawanych za klasyczne.<sup>5</sup> Nie jest to analiza wyczerpująca ze względu na bogactwo piśmiennictwa Haldane'a, dlatego też płynący z niej wniosek należy traktować raczej jako hipotezę roboczą. Nim jednak przejdę do jej przedstawienia, chciałbym powiedzieć nieco więcej na temat ujęcia klasycznego, replikatorowego i sformułowań nieklasycznych. Pozwoli to lepiej zrozumieć specyfikę podejścia Haldane'a.

Jednym z przedstawicieli podejścia klasycznego w formułowaniu warunków doboru jest wybitny biolog John Maynard Smith. Warunki ewolucji drogą doboru naturalnego w jego ujęciu brzmią jak następuje: „Jeżeli istnieje populacja jednostek posiadających właściwości rozmnażania, zmienności i dziedziczności oraz jeżeli część z tej zmienności wpływa na sukces owych jednostek w przeżyciu i rozmnażaniu, to populacja taka będzie ewoluować: czyli natura osobników wchodzących w jej skład będzie się zmieniać w czasie.” (Smith, 1992, 19) Warto podkreślić, że zarówno rozmnażanie, jak i dziedziczenie i zmienność są tutaj rozumiane w sposób najogólniejszy z możliwych, tj. reprodukcja oznacza zdolność do generowania osobników potomnych, dziedziczność, że te osobniki są do siebie

---

jest więcej osobników „chętnych” do partycypowania w nich, niż tych, które mogą w oparciu o nie przeżyć), była wręcz kluczowa dla sformułowania zasady naturalnej selekcji; co zaskakujące, nie ma jej jednak we współczesnych definicjach doboru (Godfrey-Smith 2013, 48–53; zob. też Nowak 2004, 27; Gregory 2009, 160); niektórzy autorzy zwracają jednak uwagę na fakt, że być może trzeba do tego warunku powrócić, aby usunąć pewne konceptualne problemy. W szczególności związane jest to z odpowiedzią na pytanie, co konstytuuje populację w przypadku braku krzyżowania się (zob. Godfrey-Smith 2013, 49–53).

<sup>5</sup> Mam tu na myśli pozycje: (Haldane 1924; 1932/1990; 1957).

podobne, a zmienność, że osobniki różnią się między sobą (Maynard Smith 1992, 19). Jak widać, aby sformułować zasadę doboru (przynajmniej w klasycznym kształcie) nie trzeba angażować aparatu pojęciowego współczesnej genetyki.

Sformułowania warunków doboru sporządzone przez Johna A. Endlera (1986, 4), Richarda C. Lewontina (1970, 1) i Marka Ridey'a (2003, 74) różnią się nieznacznie od proponowanego przez Maynarda Smitha, jednak ich „esencja” pozostaje niezmienną. Peter Godfrey-Smith wskazuje, że drobne różnice w formułowaniu warunków doboru mają podłoże metodologiczne, w szczególności związane z tym, czy chcemy stworzyć „receptę na zmianę” (*recipe for change*), czy „podsumowanie” (*summary*) obejmujące wszystkie przypadki. To z kolei podyktowane jest innymi celami np. heurystycznymi, dydaktycznymi itp. (Godfrey-Smith, 2007, 492–493, 498, 514–516; 2013, 18–20).

Warto podkreślić, że ujęcie standardowe jest wysoce abstrakcyjne (nie zawiera jako wymagań większości strukturalnych i funkcjonalnych cech standardowych form życia np. dot. charakteru dziedziczenia), a jego warunki mogą być wielorako realizowane – cechy funkcjonalne takie jak reprodukcja, dziedziczność mogą być „implementowane” w różnych strukturach materialnych (zob. Chodasewicz, 2013, 125–133).

Konkurencyjne względem standardowego ujęcie replikatorowe-interaktorowe najbardziej znane jest w ujęciu Richarda Dawkinsa,<sup>6</sup> ja jednak posłużę się tu sformulowaniem Hulla. Według niego replikator, to “entity that passes on its structure directly in replication” (Hull 1980, 318), interaktor z kolei to „an entity that directly interacts as a cohesive whole with its environment in such a way that replication is differential” (Hull, 1980, 318). Dobór zdefiniowany przy użyciu tych dwóch pojęć to: “a process in which the differential extinction and proliferation of interactors cause the differential perpetuation of the replicators that produced them.” (Hull 1980, 318) Do podstawowych cech replikatorów mają należeć: długowieczność (zdolność utrzymania struktury przez kolejne pokolenia), płodność (zdolność do generowania potomków), wierność (zdolność do dokładnego kopiowania się) (Dawkins 2003, 116). Ujęcie replikatorowe-interaktorowe dokłada dodatkowe warunki dla (ewolucji drogą) doboru naturalnego m.in. konieczność istnienia rozróżnienia fenotyp-genotyp oraz quasi-dyskretny charakter dziedziczenia.

Niektórzy naukowcy używają sformułowania replikatorowego (w określonych okolicznościach) zamiennie z klasycznym (zob. Godfrey-Smith 2013, 32), ale współczesne analizy wykazały, że nie są one tożsame i, że ujęcie standardowe lepiej oddaje podstawowe warunki doboru. Krytyka została

<sup>6</sup> Ten – jak sam pisze – woli używać terminów „geny” i „wehikuly przetrwania” (Dawkins 2003, 114).

podsumowana przez Samira Okaszę. Do najważniejszych argumentów przeciw ujęciu replikatorowemu można zaliczyć:

- 1) brak konieczności występowania dwóch typów jednostek (replikatorów i interaktorów) (argument Samira Okashy);
- 2) brak konieczności transmisji cząsteczek (takich jak fragmenty DNA) dla reprodukcji (argument Petera Godfrey-Smitha);
- 3) konieczność wytłumaczenia długowieczności i wierności jako efektów ewolucji (argument Jamesa Griesemera) (Okasha 2013, 15–16).

Jak już wspomniałem, mimo powyższej krytyki, część uczonych posługuje się oboma sformułowaniami (tj. klasycznym i replikatorowo-interaktorowym) zamiennie. Jest to działanie uprawnione dopóki zdajemy sobie sprawę ze stopnia abstrakcji i np. mówimy o doborze i ewolucji w populacjach „typowych” organizmów. Nie wydaje się to jednak ujęcie zasadne, gdy chcemy sformułować najbardziej ogólne warunki doboru.

Podejścia nieklasyczne do definiowania doboru charakteryzują się tym, że pomijają pewne elementy ujęcia standardowego. Na przykład w analizach Pierricka Bourrata do warunków doboru należą jedynie konieczność istnienia zbioru (populacji), zmienność i zróżnicowana przeżywalność (Bourrat 2012, 517–519). Bourrat pokazuje, że możliwy jest scenariusz, w którym w początkowej populacji „przeżywaczy” (*survivors*) pod wpływem elementarnego doboru pojawią się rozmnażanie i dziedziczenie. Rozmnażanie i dziedziczenie są więc w jego modelu adaptacjami osobników wchodzących w skład ewoluującej darwinowsko populacji i z tego względu nie mogą stanowić podstawowych warunków doboru naturalnego (Bourrat 2012, 517 i nast.).<sup>7</sup> Jeszcze bardziej radykalni są Frédéric Bouchard i Andrzej Gecow, dla których istnienie populacji w ogóle nie jest konieczne (wymagana jest jedynie diachroniczna zmienność obiektu oraz wiążąca się z nią zróżnicowana przeżywalność) (Bouchard 2014; Gecow 2008, 2013, 2014). (Co interesujące obaj autorzy wychodzą od analizy różnego typu obiektów w hierarchii organizacji biologicznej: Bouchard ekosystemów i społeczności owadów, a Gecow prostych organizmów rozmnażających się wyłącznie wegetatywnie).

Powróćmy teraz do interesującego nas pytania: jak w tę współczesną debatę wpisywałyby się Haldane? Odpowiedź jest do pewnego stopnia zaskakująca: otóż prawdopodobnie nie wpisywałyby się w żaden z po-wyższych typów ujmowania doboru. Co prawda, w tekście *The Cost of Natural Selection* stwierdza on, że

<sup>7</sup> Oczywiście scenariusz Bourrata jest możliwy tylko wtedy, gdy dopuścimy istnienie także diachronicznej zmienności (mutacji) osobników w populacji. Bez tego nie byłby możliwy pierwszy krok na drodze do powstania tych adaptacji mianowicie pojawienie się zdolności do fundamentalnej reprodukcji (zob. Bourrat 2012, 518).

Natural selection can be defined as follows in a populations where generations are separate. The animals in a population are classified as early as possible in their life cycle for phenotypic characters or for genotypes. Some of them become parents of the next generation. A fictitious population of parents is then constituted, in which a parent of  $n$  progeny (counted at the same age as the previous generation) is counted  $n$  times. If the sex ratio is not unity a suitable correction must be made. If generations overlap Fisher's reproductive value can be use instead of count of offspring. Natural selection is a statement of the fact that the fictitious parental population differs significantly from the population from which it was drawn. (Haldane 1957, 512)

Widać jednak wyraźnie, że powyższe ujęcie doboru pozostawia wiele do życzenia. Wśród „zażaleń” można wymienić to, że:

- 1) jest to raczej opis efektów procesu selekcji niż samego proces selekcji;
- 2) nie wskazuje istotnych warunków dla zajścia zmiany, a w szczególności:
- 3) nie mówi nic na temat powodów zróżnicowania dostosowania (relacja cecha-*fitness*<sup>8</sup>);
- 4) nie odróżnia (z powodu wzmiankowanego w punkcie 3) doboru naturalnego od dryfu genetycznego.<sup>9</sup>

Do zarzutów można by dodać także fakt, że „definicja” Haldane'a nie ma charakterystycznej dla praw nauki formy poprzednikowo-następnikowej.<sup>10</sup> Oczywiście ujęcie doboru w postaci prawa nie jest z konieczności wymagane (nie czynią tak np. Dawkins i Hull), jednak w mojej opinii pozwala na uniknięcie wielu związanych z prawem doboru nieporozumień dotyczących np. jego rzekomej niefalsyfikowalności, czy nietestowalności (zob. Chodasewicz 2014b, 53–54).

Powróćmy jednak do Haldane'a. Czy przedstawione powyżej zarzuty „dyskwalifikują” go jako badacza doboru? Jest oczywiste, że nie. W większości przypadków Haldane zamiast „bawić się” w konstruowanie definicji, które ujmują warunki doboru (zawsze i wszędzie) konstruuje określone matematyczne modele doboru dotyczące określonych przypadków (zob. np.

<sup>8</sup> Dostosowania (*fitness*) to pewna abstrakcyjna własność fenotypów/genotypów określająca szanse przetrwania i reprodukcji, mierzona zazwyczaj liczbą (płodnego) potomstwa. Z pojęciem *fitness* wiąże się wiele konceptualnych problemów związanych z pewną wieloznacznością tego pojęcia w biologii, a także z problemem znalezienia jego uniwersalnej miary (zob. Dawkins 2003, 230–248; Endler 1986, 33–40; Godfrey-Smith 2013, 21–24; Gregory 2009, 159; Łomnicki 2002, 160–161). Pojęcie dostosowania nie pojawiło się *explicite* w przytoczonej powyżej definicji Maynarda Smitha, jednak jest tam ono niejako ukryte pod frazą „sukces w przeżyciu i rozmnażaniu”. Pojęcia dostosowania (*fitness*) nie należy mylić z pojęciem przystosowania (adaptacji) (zob. Łomnicki 2002, 160), jest jednak oczywiste, że nie można posiadać wysokiego *fitness* nie posiadając adaptacji do życia w określonych warunkach (zob. Gregory 2009, 159).

<sup>9</sup> Mianem tym określa się zmiany frekwencji genów w populacji nie będące skutkiem naturalnej selekcji (ani też migracji lub mutacji), ale powstałe na skutek przypadku. Jego skutki są widoczne szczególnie w małych populacjach (Endler 1986, 5–7; Łomnicki 2002, 180).

<sup>10</sup> Taką formę ma np. cytowane powyżej ujęcie doboru Maynarda Smitha. Na temat budowy praw nauki zob. np. (Such 1987, 520).

Haldane 1924, 19–20 i nast., 1957, 512–513, 514–516 i nast.). Można więc go uznać za przedstawiciela czwartej opcji – ujęcia modelowego, które zamiast starać się sformułować wystarczające i konieczne warunki doboru konstruuje proste modele, które następnie – na potrzeby badań – ulegają kolejnym komplikacjom. Wbrew pozorom nie jest to stanowisko nietypowe. Wśród jego reprezentantów znajdzie się wielu genetyków populacyjnych, także w Polsce. Prostymi modelami ilustruje dobór m.in. Adam Łomnicki w swoim *Zarysie mechanizmów ewolucji, czy Ekologii ewolucyjnej* (zob. np. Łomnicki, 2002, 158–180; 2012, 187–196, zob. też Łomnicki 2009a, 324–328). W sygnalizowanych pozycjach (mających w dużej mierze charakter podręcznikowy) mamy zazwyczaj do czynienia z prostymi modelami doboru<sup>11</sup> zawierającymi (najczęściej wyrażone *explicitie*) założenia idealizacyjne (np. że dotyczą one tylko organizmów z pokoleniami nie zachodzącymi na siebie, że populacja jest izolowana itp.). Zdaniem Łomnickiego matematyzacja opisu doboru jest niezbędna, gdy chodzi o przewidywanie genetycznych zmian populacji. Natomiast od strony historycznej była kluczowa dla ustalenia, że idea doboru naturalnego jest niesprzeczna z wiedzą z zakresu genetyki. Pozwoliło to na ponowną akceptację teorii Darwina przez wspólnotę biologów (Łomnicki 2002, 154–155, Łomnicki 2009b, 315–316). W tym między innymi leżał wielki wkład Haldane’a. Pozwolę sobie oddać głos wzmiankowanemu powyżej Łomnickiemu:

Ostateczną akceptację uzyskała darwinowska teoria doboru już w pierwszej połowie XX w. dzięki twórcom genetyki populacyjnej. Byli to dwaj Anglicy: Ronald Fisher i John Burdon Sanderson Haldane oraz Amerykanin – Sewell Wright. Pokazali oni na prostych matematycznych modelach, że przy bardzo rzadko pojawiających się mutacjach i nawet niewielkim zróżnicowaniu w przeżywaniu i reprodukcji różnych genotypów możliwe są wyraźne zmiany w częstości genów i przystosowanie się populacji do zmieniających się warunków, tak jak to przewiduje darwinowska teoria doboru. (Łomnicki 2009b, 316)<sup>12</sup>

Niektórzy autorzy w ogóle poddają w wątpliwość, czy rzeczywiście możliwe jest dostarczenie sformułowania warunków doboru, które obejmowałyby wszelkie możliwe przypadki. Na przykład Godfrey-Smith przekonuje do posługiwania się zamiast tego koncepcją przestrzeni darwinowskiej

<sup>11</sup> Rozważania na temat „otwartych frontów” matematyzacji biologii ewolucyjnej (a także złożone modele doboru) można znaleźć np. w (Schuster 2011; Ewens 2013).

<sup>12</sup> Warto zaznaczyć, że klasyczne sformułowania warunków doboru naturalnego nie odwołują się do wiedzy z zakresu genetyki. Mają one wysoce abstrakcyjny charakter (Jablonka, Lamb 2005; Okasha 2013; Godfrey-Smith 2013) i teoretycznie mogą podlegać wielorakiej realizacji (Chodasewicz 2013, 125–133; 2014a, 40). Matematyzacja doboru pokazała jednak, że prawo doboru nie jest tylko logicznie poprawnym sylogizmem (patrz Endler 1986, 4, 28), ale że stosuje się ono do znanych nam ziemskich organizmów. Historycznie bowiem wyobrażano sobie sytuację, w której (domniemany) sposób dziedziczenia wykluczał ewolucję przez naturalną selekcję (zob. koncepcja pangenezy (*blending inheritance*) (Küppers 1991), wskazuje się także na istnienie niegenetycznych kanałów przekazu informacji dziedzicznej (Jablonka; Lamb 2005; Gecow 2010).

(*Darwinian space*) – trójwymiarowego układu współrzędnych, którego osie reprezentowałyby stopień dokładności dziedziczenia, zależności dostosowania od wewnętrznych własności (*intristic properties*)<sup>13</sup> osobników, ciągłości/płynności (*continuity/smoothness*) tzw. *fitness landscape*,<sup>14</sup> a w razie potrzeby także innych kluczowych parametrów układu (jak np. konkurencji reprodukcyjnej, stopnia zmienności). W takim układzie współrzędnych wartości niektórych zmiennych mogłyby być np. równe zero (np. populacja nie rozmnaża się, nie wykazuje zmienności itp.), co oddalałoby populację takich obiektów od klasycznej populacji darwinowskiej (opisywanej „z grubsza” przez ujęcie standardowe) (Godfrey-Smith 2013, 63–67). Nie chciałbym tutaj rozstrzygać poprawności takiego ujęcia.<sup>15</sup> Faktem jest jednak, że przyjęcie takiego założenia skazuje nas na „nurt modelowy”, który reprezentował Haldane. Z drugiej strony jednak, jeśli założymy, że któreś ze sformułowań warunków doboru obejmuje jednak „wszystkie możliwe przypadki”, to nie dyskredytuje to wcale podejścia haldane'owskiego. Wybór pomiędzy podaniem *summary*, a konstrukcją określonego modelu jest wówczas podyktowany wyłącznie celami metodologicznymi (badawczymi, heurystycznymi, dydaktycznymi etc.).

## BIBLIOGRAFIA

- F. Bouchard, *Ecosystem Evolution is About Variation and Persistence, Not Population and Reproduction*, *Biological Theory*, 9, 2014, 382–391.
- P. Bourrat, *From Survivors to Replicators: Evolution by Natural Selection Revisited*, *Biology & Philosophy* 29, 2012, 517–538.
- R. Brandon, *Natural Selection* w: Zalta E. N. (red.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy*, Spring Edition 2014, <<http://plato.stanford.edu/archives/spr2014/entries/natural-selection/>>.
- K. Chodasewicz, *Wieloraka realizacja i życie*, *Filozofia i Nauka. Studia filozoficzne i interdyscyplinarne*, 1, 2013, 115–135.
- \_\_\_\_\_, *Evolution, Reproduction and Definition of Life*, *Theory in Biosciences*, 133, 2014a, 39–45.
- K. Chodasewicz, *Is the Nature of Life Unknown? The Predictions in Evolutionary Biology and Defining of Life*, *Dialogue and Universalism*, 24, 2014b, 51–61.

<sup>13</sup> Przez własności wewnętrzne (*intristic properties*) Godfrey-Smith rozumie takie, które nie zależą od zewnętrznych czynników i obiektów (jak np. skład chemiczny). A ściślej mówiąc względnie nie zależą, gdyż bezwzględne wyznaczenie własności wewnętrznych jest – z czego wspomniany autor zdaje sobie sprawę - raczej problematyczne. Mówiąc, że dostosowanie zależy od własności zewnętrznych, Godfrey-Smith ma na myśli to, że zależy ono raczej od posiadanych własności organizmu (adaptacji), a nie od czynników zewnętrznych (Godfrey-Smith 2013, 53–56).

<sup>14</sup> Idea *fitness landscape* została wprowadzona przez S. Wrighta. Jest to trójwymiarowa przestrzeń reprezentująca zależność między dostosowaniem, a własnościami osobników (fenotypowymi lub genetycznymi). Dostosowanie jest reprezentowane w tej przestrzeni jako wysokość. Jeśli niewielkie różnice między osobnikami wpływają na znaczne różnice dostosowania, krajobraz jest pstrzępiony (*rugged*); jeśli jest przeciwnie, krajobraz jest płynny (*smooth*) (Godfrey-Smith 2013, 57).

<sup>15</sup> W mojej opinii Godfrey-Smith nie przytacza wystarczających argumentów przeciw „zawodności” sformułowania Endlera (zob. Godfrey-Smith 2013, 173–174; porównaj: Endler 1986, 4–26).

- R. Dawkins, *Fenotyp rozszerzony. Dalekosiężny gen*, tłum. J. Gliwicz, Prószyński i S-ka, Warszawa 2003.
- W. J. Ewens, *Mathematics, Genetics and Evolution*, *Quantitative Biology*, 1, 2013, 9–31.
- J. A. Endler, *Natural Selection in the Wild*, Princeton University Press, Princeton 1986.
- A. Gecow, *The Purposeful Information. On the Difference between Natural and Artificial Life*, *Dialogue and Universalism* 11–12, 2008, 191–206.
- \_\_\_\_\_, *Ewa, Jablonka i Lamarck*, Kosmos. *Problemy Nauk Biologicznych*, 59, 27–38.
- \_\_\_\_\_, *Informacja, formalna celowość i spontaniczność w podstawach definicji życia*, *Filozofia i Nauka. Studia filozoficzne i interdyscyplinarne*, 1, 2013, 83–113.
- \_\_\_\_\_, *Informacja dziedziczna i jej kanały (II odcinek szkicu dedukcyjnej teorii życia)*, *Filozofia i Nauka. Studia filozoficzne i interdyscyplinarne*, 2, 2014, 351–380.
- P. Godfrey-Smith, *Conditions for Evolution by Natural Selection*, *Journal of Philosophy*, 54, 2007, 489–516.
- P. Godfrey-Smith, *Darwinian Populations and Natural Selection*, Oxford University Press, Oxford 2013 (Reprint wydania z 2009 roku).
- T. R. Gregory, *Understanding Natural Selection: Essential Concepts and Common Misconceptions*, *Evolution: Education and Outreach* 2, 2009, 156–175.
- J. B. S. Haldane, *A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part 1*, *Transactions of the Cambridge Philosophical Society* 23, 1924, 19–41.
- \_\_\_\_\_, *The Causes of Evolution*, Longmans Green/Princeton University Press London–New York 1932/1990.
- \_\_\_\_\_, *The Cost of Natural Selection*, *Journal of Genetics* 55, 1957, 511–524.
- D. Hull, *Individuality and Selection*, *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 1980, 311–332.
- P. Huneman, *Sélection*, w: Heams T., Huneman P., Lecointre G., Silberstein M. (red.), *Les mondes darwiniens. L'évolution de l'évolution*. Éditions Matériologiques, Paris 2011, 93–148.
- E. Jablonka, M. J. Lamb, *Evolution in Four Dimensions*, MIT Press, Cambridge 2005.
- B.-O. Küppers, *Geneza informacji biologicznej. Filozoficzne problemy powstania życia*, tłum. W. Ługowski, PWN, Warszawa 1991.
- R. C. Lewontin, *The Unit of Selection*, *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 1970, 1–18.
- K. Łastowski, *Dwieście lat idei ewolucji w biologii. Lamarck – Darwin – Wallace*, Kosmos. *Problemy Nauk Biologicznych*, 58, 2009, 257–271.
- A. Łomnicki, *Dobór, dryf i inne czynniki kształtujące częstość genów*, w: H. Krzanowska, A. Łomnicki (red.), *Zarys mechanizmów ewolucji*, PWN, Warszawa 2002, 154–214.
- \_\_\_\_\_, *Dobór naturalny*, Kosmos. *Problemy Nauk Biologicznych*, 58, 2009a, 323–328.
- \_\_\_\_\_, *Spotkanie teorii Darwina z genetyką*, Kosmos. *Problemy Nauk Biologicznych*, 58, 2009b, 315–317.
- \_\_\_\_\_, *Ekologia ewolucyjna*, PWN, Warszawa 2012.
- J. Maynard Smith, *Problemy biologii*, tłum. M. A. Bitner, PWN, Warszawa 1992.
- L. Nowak, 2004. *O metodologii Karola Darwina*, w: Łastowski K. (red.) *Teoria i metoda w biologii ewolucyjnej*, „Poznańskie Studia z Filozofii Humanistyki” 7(20), Zysk i S-ka, Poznań 2004, 13–56.
- S. Okasha, *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford University Press, Oxford 2013 (Reprint wydania z 2006 roku).
- M. Pigliucci, G. B. Müller, *Elements of an Extended Evolutionary Synthesis*, w: M. Pigliucci, G. B. Müller (red.), *Evolution – the Extended Synthesis*, MIT Press, Cambridge, London 2010, 3–17.
- M. Ridley, *Evolution*, Third Edition, Wiley-Blackwell, Malden 2003.
- P. Schuster, *Mathematical Modelling of Evolution. Solved and Open Problems*, *Theory in Biosciences*, 130, 71–89.



---

J. Such, *Prawo naukowe (i prawidłowość)*, w: Cackowski Z., Kmita J., Szaniawski K., Smoczyński P. J. (red.), *Filozofia a nauka. Zarys encyklopedyczny*, Wydawnictwo Polskiej Akademii Nauk, Wrocław 1987, 519–532.

***J.B.S. HALDANE AND FORMULATIONS OF CONDITIONS  
OF SELECTION***

***ABSTRACT***

I analyze J.B.S. Haldane's view on defining necessary conditions for (evolution by) natural selection. This issue has been recently broadly discussed on the borderline between philosophy of biology and theoretical biology. I put forward a hypothesis that Haldane (like many population geneticists) did not try to formulate a summary of conditions of natural selection applicable to all cases of selection, but he built instead relevant differential mathematical models of natural selection.

**Keywords:** J. B. S. Haldane, natural selection, conditions for natural selection, philosophy and history of biology.

O AUTORZE – dr, afiliacja: Instytut Filozofii i Socjologii PAN, 00-330 Warszawa, ul. Nowy Świat 72.

E-mail: [kchodasewicz@o2.pl](mailto:kchodasewicz@o2.pl)