

---

## NESKLAD IZMEĐU PALEONTOLOGIJE I MOLEKULARNE BIOLOGIJE

*Tonći Kokić, Split*

Sveučilište u Splitu  
Filozofski fakultet  
e-mail: Tonci.Kokic@ffst.hr

UDK: 56 : 577.2 ; 575.8  
Pregledni znanstveni članak  
Primljeno 6/2012.

### Sažetak

*Od devedesetih godina 20. stoljeća raste nesklad između evolucijskih dokaza paleontologije i molekularne biologije, nesklad između podataka potrebnih za datiranje evolucijskih događaja i rekonstrukciju rodoslovnog stabla. Na osnovi molekularnih studija nastanak nekih redova (npr. suvremenih ptica i sisavaca) određuje se kao gotovo dvostruko stariji u odnosu na rezultate paleontoloških nalaza. Iz tog je nesklada razvidno da nije jasno utvrđeno koji je tip podataka netočan, da je nužno proučavanje vjerodostojnosti obaju tipova dokaza i preispitivanje valjanosti rodoslovnog stabla. Djelomičan (ne)uspjeh u usklađivanju molekularnog datiranja s fosilnim nalazima ostavlja brojne pukotine i značajne dvojbe o starosti, brzini nastanka (iznenada ili polagano) i položaju živih oblika na rodoslovnom stablu te o vjerodostojnosti trenutačne evolucijske slike. Ovaj rad ne odlučuje koji je tip dokaza netočan, nego iz nesklada između paleontologije i molekularne biologije u rekonstrukciji proteklih evolucijskih događaja, zaključuje o neodvojivosti prirodnoznanstvenih i filozofskih pitanja, o teorijskoj ovisnosti empirijskih dokaza, te potvrđuje pretpostavku o privremenoj valjanosti znanstvenih teorija.*

*Ključne riječi: evolucija, molekularna biologija, molekularni sat, paleontologija, rodoslovno stablo.*

### UVOD

Suvremene rasprave oko načelne valjanosti evolucijske slike svijeta uglavnom su završene, a postojeći spor s radikalnim antievolucionistima (među kojima je najvažniji *Inteligentni dizajn*,

ID)<sup>1</sup> i odgovori na optužbe o tautološkoj trivijalnosti i metafizičnosti teorije evolucije,<sup>2</sup> više slične šibanju mrtvog konja negoli ozbiljnoj raspravi o logičkoj i znanstvenoj valjanosti te korespondentnosti takve slike svijeta. Prirodnoznanstvenici, filozofi pa i teolozi<sup>3</sup> slažu se u ocjeni da je, bez obzira na priznate slabosti i važne dvojbe,<sup>4</sup> suvremena sinteza najbolja slika evolucije koju imamo.<sup>5</sup> Među ostalim evolucijskim dokazima su i fosilni zapisi sa slijedom usporedno anatomskih sličnosti (i sličnosti općih tjelesnih planova) i molekularno-biološki podaci o povezanosti vrsta (i drugih kategorija taksonomijske hijerarhije) prema sličnosti njihove genske strukture. Od sredine devedesetih godina 20. st. nestaje sloge između paleontoloških i molekularnih dokaza evolucije, jer molekularne studije više nisu u potpunosti potvrđivale morfološka obilježja, rodoslovlje i slijed grananja evolucijskog stabla prema fosilnim nalazima.<sup>6</sup> Zaoštavanje nesklada između paleontoloških i molekularnih dokaza otvara mogućnost rasprave o prihvatljivosti trenutačne evolucijske slike svijeta. Ovaj rad želi ispitati narav nesklada između paleontoloških i molekularnih ispitivanja i utvrditi je li u pitanju proturječje koje ukazuje na nužnost rasprave o prihvatljivosti trenutačne evolucijske slike svijeta ili je riječ o

<sup>1</sup> Nancey Murphy i Jeffrey Schloss u članku *Biology and Religion* u knjizi *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*, Oxford, Oxford University press, 2009., 545-569, navode da danas čak i značajni zastupnici *Intelligentnog dizajna*, poput Michaela J. Behe, potpuno prihvataju evoluciju, uz osporavanje predevolucijske biogeneze.

<sup>2</sup> Karl R. Popper, *Darwinism as a metaphysical research program*, u: Paul A. Schilpp (ur.), *The Philosophy of Carl Popper*, Library of Living Philosophers, Volume XIV, 1974., Chicago, Open Court.

<sup>3</sup> Sažeto se može reći da ne postoji spor oko 'abrahamskih religija' i prirodnoznanstvene evolucijske slike svijeta. N. Murphy i J. Schloss na str. 564 pišu, vezano uz odnos evolucijske teorije i neurobiologije prema vjeri, kako "... biologija ne samo da nije više neprijatelj vjere nego joj je prije prijatelj koji pomaže".

<sup>4</sup> Ernst Mayr, *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*. Cambridge, Massachusetts and London, England, The Belknap Press of Harvard University Press, 1982: 591-600, navodi neriješene probleme i pitanja poslijesintetske faze razvoja teorije evolucije: varijabilnost i prirodni odabir, slučajnost evolucijskog smjera, cijena odabira, problem potpodjele prirodnog odabira – grupni i spolni odabir.

<sup>5</sup> Marc Ereshefsky, *Species, Taxonomy and Systematics*, u: M. Matthen i C. Stephens (ur.), *Philosophy of Biology*, Amsterdam, Elsevier B. V. 2007., 403-427.

<sup>6</sup> Michael Benton, *The Fossil Record: Biological or Geological Signal?*, u: D. Sepkoski i M. Ruse (ur.), *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*, Chicago, Chicago University Press, 2009., 43-59.

uobičajenoj zamjeni starije metodologije (paleontologija) novijom, točnijom i pouzdanijom (molekularna biologija). Odgovori na ta pitanja imaju implikacije ne samo na vladajuću sliku evolucije nego i na meta-pitanja o naravi same znanosti.

## 1. (NE)POUZDANOST PALEONTOLOŠKIH PODATAKA

Od početnog antičkog (Ksenofan iz Kolofona, Anaksimandar, Aristotel) poznavanja fosila morskih organizama, s krivim tumačenjem da su ovi nastali promjenom razine mora, preko srednjovjekovnog uvjerenja da fosili niču iz stijena slično kristalima, počelo se zamjećivati da su fosili nositelji obilježja organizama, najčešće izumrlih vrsta (ispočetka ih se tumači kao posljedicu biblijske poplave). U 18. i 19. stoljeću prepoznaje se slijed i hijerarhija fosilnih nalaza, prema kojima dublji geološki slojevi sadrže izumrle vrste, a plitki neke još uvijek postojeće. Slijed fosilnih nalaza ukazuje na evolucijsko preoblikovanje tijekom vrlo dugotrajnoga geološkog vremena, s nekim poteškoćama. Prva poteškoća ovog tumačenja je u pronalasku već potpuno oblikovanih glavnih rodoslovnih linija u najdubljim geološkim slojevima, što se pokušalo objasniti fragmentacijom nalazišta, tj. djelomičnom sedimentacijom. Druga poteškoća je u relativno nagloj pojavi potpuno razvijenih novih oblika, kao u razdoblju kambrija (tzv. kambrijska eksplozija), prije 542-488 milijuna godina, kada su nastali svi tipovi organizacije ili koljena, njih oko stotinu prema sadašnjih tridesetak.<sup>7</sup> Darwin i darvinističke inačice teorije evolucije tu su poteškoću objašnjavali neovisnom promjenljivosti vrsta,<sup>8</sup> učincima masovnih izumiranja<sup>9</sup> koja su nudila nove ekološke uvjete ubrzavajući evoluciju te različitim evolucijskim brzinama – spominju se tri<sup>10</sup> ili četiri<sup>11</sup> takve brzine. Uz ta objašnjenja stajala su ona koja su dokazivala metodološku

---

<sup>7</sup> Stuart Kauffman, *The Origins of Order: Self Organization and Selection in Evolution*. New York, Oxford University Press, Inc. 1993.

<sup>8</sup> E. Mayr, *The Growth of Biological Thought. Diversity, Evolution and Inheritance*.

<sup>9</sup> Nan Crystal Arens, Ian West, *Press-pulse: a general theory of mass extinction?*, u: *Paleobiology*, 34 (2008.), 456-471.

<sup>10</sup> George Gaylord Simpson, *Tempo and Mode of Evolution*. New York, Columbia University Press, 1944.

<sup>11</sup> James William Schopf, *Razne stope, drukčije sudbine: tempo i način evolucije su se promijenili od prekambrija do fanerozoika*, u: Ridley, M. (ur.), *Evolucija*, Zagreb, Naklada Jesenski i Turk, 2004., 341-350.

manjkavost paleontologije, ne vjerujući u paleontološku sliku iznenadne diversifikacije i nastanka brojnih skupina, pogotovo ptica i sisavaca. Turner<sup>12</sup> piše da je prema ovom viđenju prekid u očekivanom slijedu fosilnih nalaza "samo iluzija uzrokovana nepotpunošću nalaza" (fosilnih, op. a.). Ipak, ni to ni tafonomske studije s početka osamdesetih godina 20. stoljeća, koje tvrde da fosilni nalazi nisu dovoljno potpuni za proučavanje evolucijskih procesa i da postoje ozbiljne praznine u fosilnim nalazima, nisu poljuljale vjeru u važnost fosilnih nalaza za proučavanje evolucije. Ostalo je uvjerenje da su fosilni nalazi pouzdani evolucijski dokaz, no grub i bez mogućnosti finog razlučivanja kraćih vremenskih razdoblja, prijeko potrebnih za potpunu rekonstrukciju dugotrajnih evolucijskih događaja. Erwin i Anstey pišu:

... nedavne tafonomske studije pokazuju da nikad ne trebamo previdjeti nul-hipotezu da je svaki segment zasebno nedovoljan za bilježenje ekoloških i kratkoročnih evolucijskih procesa.<sup>13</sup>

Darwin je također uočio postojanje pukotina u fosilnim nalazima, tvrdeći da ostatci svih ikada živućih organizama i vrsta ne moraju biti nužno sačuvani. On u *Postanku vrsta* objašnjava razloge zbog kojih spore i stupnjevite evolucijske promjene nisu ostavile tragove brojnih prijelaznih oblika, priznajući nepotpunost fosilnih nalaza kao glavnu poteškoću svoje teorije:

I zašto onda svaka geološka formacija i svaki sloj nisu puni takvih intermedijarnih karika? Geologija zasigurno ne otkriva neki takav fino postupan organski lanac; i to je možda najočitiji i najozbiljniji prigovor koji se može postaviti protiv moje teorije. Mislim da objašnjenje za to leži u krajnjoj nepotpunosti geoloških podataka.<sup>14</sup>

Darwin je smatrao kako unutar geoloških formacija nema izgleda za pronalazak brojnih vrlo finih prijelaznih oblika kojima bi njegova teorija uspješno povezala sve izumrle vrste s danas živućima. Ipak, nadao se da bi unaprjeđenjem paleontologije fosilni zapisi mogli ukazati na obrasce evolucijskog preoblikovanja živih oblika. Nade u mogućnost važnog unaprjeđenja paleontologije i u njezinu sposobnost razrješenja problema pukotina u fosilnim

<sup>12</sup> Derek Turner, *Paleontology. A Philosophical Introduction*. Cambridge UK, Cambridge University Press, 2011., 24.

<sup>13</sup> Douglas H. Erwin i Robert L. Anstey, *Specijacija u fosilnim nalazima*, u: Ridley, M. (ur.), *Evolucija*, Zagreb, Naklada Jesenski i Turk, 2004., 277-289.

<sup>14</sup> Charles Darwin, *Postanak vrsta putem prirodnog odabira ili očuvanje povlaštenih rasa u borbi za život*. Zagreb, Naklada Ljevak, 2000., 231.

nalazima kao da padaju u vodu s razvitkom molekularno-bioloških istraživanja i pretpostavkom molekularnog sata (*Molecular clock hypothesis*, MCH). Uskoro se pokazalo - napredovanjem tehnologije određenja molekularnih sekvenci i usavršavanjem algoritama za izračun potreban za crtanje stabla života, ali i nerazumijevanjem dvaju područja - da se rezultati proučavanja molekularnih studija utemeljenih na pretpostavci molekularnog sata ne slažu s datiranjem nastanka brojnih hijerarhijskih kategorija živog svijeta i rodoslovnom slikom izgrađenom na temelju paleontoloških podataka.<sup>15</sup> Paleontološki podatci nisu se posve uklapali u evolucijsku sliku, negdje su joj bili i proturječni, dok su podatci molekularne biologije bili u skladu s objašnjenjem evolucijske sinteze. Eldredge-Gouldova<sup>16</sup> teorija isprekidane ravnoteže iz 1973., *punctuated equilibrium* ili PE, primjer je prihvatanja ispravnosti paleontološke slike s manje ili više potpunim fosilnim nalazima, što je shvaćeno kao suprotstavljanje darvinističkom opisu stupnjevitoga i ravnomjernog nakupljanja evolucijskih promjena. Ta teorija tvrdi da postoje dugotrajna razdoblja nepromjenljivosti, uz rijetke i iznenadne, skokovite, nastanke novih vrsta. Tvorci teorije isprekidane ravnoteže pokrenuli su paleobiološku revoluciju pretpostavkom visokog stupnja cjelovitosti fosilnih nalaza. Teorija isprekidane ravnoteže potpuno je usklađena s fosilnim nalazima, a svrstava se među najvažnije znanstvene osporavatelje standardnog evolucijskog objašnjenja.<sup>17</sup>

Pojava pretpostavke molekularnog sata i uzlet molekularnih studija u proučavanju starosti grananja života i rodoslovnih veza označava kraj ere vladavine paleontologije u razgraničenju 'bezgraničnoga' geološkog vremena i njezinog monopola u rekonstrukciji rodoslovnog stabla života. Paleontologija je mogla izabrati suradnju, pokušavajući uskladiti svoje podatke s podacima molekularne biologije, mogla je proturječiti suvremenoj evolucijskoj sintezi pokušavajući je osporiti, ili je pak mogla postati otpisana metodologija koja nema potencijala u iscertavanju

---

<sup>15</sup> M. Benton, *The Fossil Record: Biological or Geological Signal?*

<sup>16</sup> Niles Eldredge, Stephen J. Gould, *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, u: Thomas Schopf (ur.), *Models in paleobiology*, San Francisco, Freeman, Cooper and Co, 1973.

<sup>17</sup> Joseph Travis, David N. Reznick, *Adaptation*, u: Michael Ruse i Joseph Travis (ur.), *Evolution. The First Four Billion Years*, Cambridge, Massachusetts and London, England, The Belknap Press of Harvard University Press, 2009., 105-131.

vjerodostojnoga rodoslovnog stabla života i opisivanju te datiranju evolucijskih promjena na Zemlji.

## 2. PRETPOSTAVKE MOLEKULARNE BIOLOGIJE

Darwinova nada u važan napredak paleontologije nije bila ostvarena za njegova života jer paleontologija nije uspjela pronaći fosilne sljedove koji bi potvrdili njegove pretpostavke o sporom nakupljanju evolucijskih promjena, nije preskočila pukotine u rodoslovnom stablu niti je povezala izumrle vrste s danas živućima. Većina evolucionista je, zamijetivši manjkavosti paleontologije, već početkom 20. st. polagala nade u tada novu znanost, genetiku. Prava revolucija ipak je nastala s novim spoznajama molekularne biologije u drugoj polovici 20. stoljeća. Studije molekularne biologije dokazivale su evoluciju jedinstvom živog svijeta na razini enzima, bjelančevina i DNK te, što je još važnije:

... rekonstrukcijom prije nepoznate evolucijske povezanosti i potvrđivanjem, pročišćenjem i datiranjem svih evolucijskih veza, od zajedničkog univerzalnog pretka do svih danas živućih organizama.<sup>18</sup>

Molekularna biologija rekonstrukciju rodoslovlja i datiranje evolucijskih događaja temelji na tzv. neutralnoj teoriji molekularne evolucije<sup>19</sup> i pretpostavci molekularnog sata. Neutralna teorija tvrdi da je mutacijski pritisak najsnažnija sila molekularne evolucije te da većina evolucijskih mutantnih supstitucija na molekularnoj razini nastaje slučajnim fiksacijama, a samo iznimno prirodnim odabirom. Prema ovoj teoriji molekularna evolucija ima dva važna obilježja: obilježje konzervativnosti, zbog brže evolucije funkcionalno manje važnih molekula (što je dokazano istraživanjem RNK virusa); obilježje konstantne stope supstitucije aminokiselina ili nukleotida po mjestu zamjene godišnje i tako stalnoj brzini evolucijskih promjena. Ta obilježja dovela su do konstrukcije *molekularnog sata*,<sup>20</sup> koji mjeri evolucijsko vrijeme

<sup>18</sup> Francisco J. Ayala, *Molecular Evolution vis-à-vis Paleontology*, u: David Sepkoski i Michael Ruse (ur.), *The Paleobiological Revolution: Essays on the Growth of Modern Paleontology*, Chicago, Chicago University Press, 2009., 176-198.

<sup>19</sup> Motoo Kimura prvi je teorijski i matematički formalizirao neutralnu teoriju molekularne evolucije 1968. Danas postoji nekoliko inačica neutralne teorije (izvorna neutralna teorija, gotovo neutralna teorija).

<sup>20</sup> Emil Zuckerkandl i Linus Pauling autori su ideje o predvidivoj brzini promjene bjelančevina i molekula, poslije nazvanoj molekularni sat.

supstitucije nukleotida. Rodríguez-Trelles i suautori<sup>21</sup> navode teorijsko utemeljenje molekularno-biološkog datiranja evolucijskih događaja i rekonstrukcije rodoslovnog stabla:

Neutralna teorija molekularne evolucije predviđa stalnu brzinu molekularne evolucije, tako da postoji molekularni sat koji može računati evolucijske događaje.

Zuckerkandlova i Paulingova pretpostavka o predvidivoj brzini promjene molekula i bjelančevina našla je svoju primjenu u mjerenju molekularnih razlika brojnih živih oblika. Usporedbom slijeda komponenata dviju makromolekula, u dva tipa organizama, može se utvrditi broj različitih komponenata i mogu se pratiti evolucijski događaji mjerenjem promjena takvih komponenata tijekom vremena, a onda utvrditi položaj i vrijeme njihova razdvajanja na rodoslovnom stablu. Prema ovoj pretpostavci broj takvih razlika ukazuje na blizinu zajedničkog pretka. Poznatija usporedba je ona provedena na bjelančevini hemoglobina koju imaju svi kralješnjaci (i brojni drugi organizmi). Ljudski beta-hemoglobin tako je kemijski jednak hemoglobinu čimpanze, no razlikuju se u jednoj aminokiselini (od ukupno njih 146) od hemoglobina rezus-majmuna, u dvadeset pet aminokiselina od krave, četrdeset i pet od kokoši i u devedeset i pet od morskog psa. Benton<sup>22</sup> piše da se iz te usporedbe može zaključiti sljedeće:

Dakle, ovo je jasno pokazalo da je količina molekularnih razlika bila razmjerna vremenu razdvajanja bilo kojeg od ovih parova vrsta od njihova zajedničkog pretka. Ljudi i čimpanze razdvojili su se tek prije nekoliko milijuna godina pa je njihov hemoglobin imao malo vremena za nakupljanje bilo kakvih promjena, dok su ljudi i morski psi dijelili zadnjeg zajedničkog pretka prije možda 500 milijuna godina ...

Iz nalaza drugih aminokiselina, na primjer bjelančevine citokrom-c (koja se sastoji od 104 aminokiseline), može se utvrditi da se promjena aminokiselina kod ljudske linije dogodila nakon odvajanja od rezus-majmuna jer ovi, za razliku od čovjeka na poziciji 58 (ostale 103 pozicije su jednake), imaju aminokiselinu istovjetnu onoj u konja (*threonine*), dok čovjek na istoj poziciji ima aminokiselinu *isoleucine*. Prema ovim podacima može se zaključiti

---

<sup>21</sup> Felix Rodríguez-Trelles, Robert Tarrío, Francisco J. Ayala, *Molecular clocks: whence and whither?*, u: Philip Donoghue i Paul Smith (ur.), *Telling the Evolutionary Story: Molecular clocks and the Fossils record*, Chicago, Chicago University Press, 2009., 5.

<sup>22</sup> Michael Benton, Matthew Wills, Rebecca Hitchin, *Quality of the fossil record through time*, *Nature*, (2000.), 45.

da su se linije (slijed predak-potomak) ljudi i rezus-majmuna razdvojile u mnogo bliskijoj prošlosti nego što su se obje ove linije razdvojile od linije konja. Stupanj ovako utvrđene sličnosti tako zrcali bliskost zajedničkog pretka, omogućujući provjeru evolucijskog stabla komparativne anatomije i paleontologije.

Molekularna biologija uz pomoć molekularnog sata u nekim slučajevima nudi podatke na temelju kojih predlaže rekonstrukciju stabla života, drugačije nego je ono izgrađeno temeljem fosilnih nalaza. Wray<sup>23</sup> piše kako molekularne studije tvrde da su neke suvremene skupine životinja (od spužava i koralja do bodljaša i kralješnjaka) nastale prije milijardu i dvjesta milijuna godina, a ne prije 500-600 milijuna godina, kako to proizlazi iz fosilnih nalaza. Najočitiji nesklad između molekularnih studija i fosilnih nalaza bio je na najslabijem mjestu paleontološke slike evolucije, kambrijskoj eksploziji (s obzirom na neusklađenost sa slikom suvremene sinteze). Molekularni podatci smjestili su razdvajanje tih životinja od zajedničkog pretka 600 milijuna godina ranije nego što su to tvrdili fosilni nalazi, koji smještaju njihov nastanak u razdoblje pretkambrija. Sličan rezultat dobili su autori koji su proučavali vrijeme nastanka (i položaj na rodoslovnom stablu) suvremenih ptica i sisavaca: fosilni nalazi smjestili su njihov nastanak nakon mezozoika (točnije krede), prije 65 milijuna godina, nakon izumiranja gorostasnih gmazova. Mezozoik obiluje nalazima isključivo fosila primitivnih ptica (zubatih) i malenih sisavaca klasificiranih izvan suvremenih redova (*ordo*). Molekularni dokazi datiraju nastanak suvremenih ptica i sisavaca u vrijeme prije 120 do 130 milijuna godina starosti, pa su ovi tako bili suvremenici gorostasnim gmazovima.<sup>24</sup> Druge molekularne studije došle su do sličnog zaključka, prema kojem je starost ispitivanih oblika gotovo dvostruko veća od one koju su odredili fosilni nalazi. Očita nepodudarnost između paleontološkoga i molekularnog rodoslovnog stabla u prvom je redu dovela paleontologe u dvojbu o mogućem odgovoru na pitanje čija slika evolucijskih događaja vjernije oslikava protekle događaje. Druga dvojba bila je u mogućem odgovoru na postojeće stanje, treba li preispitati ulogu paleontologije i mogućnosti prilagodbe njezinih podataka

<sup>23</sup> Gregory A. Wray, Jeffrey S. Levinton, Leo H. Shapiro, *Molecular evidence for deep precambrian divergences among Metazoan phyla*, u: Science, 274 (1996.), 568-573.

<sup>24</sup> Blair S. Hedges, Patrick H. Parker, Chris G. Sibley i Sudhir Kumar, *Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals*, u: Nature, 381 (1996.), 226-229.



podatcima molekularne biologije (koji su u skladu sa suvremenom sintezom) ili pak treba proučiti metodologiju molekularne biologije i pronaći moguće slabe točke. Uz te mogućnosti moguće je načelno braniti ideju podudarnosti dvaju tipova podataka.<sup>25</sup>

### 3. NARAV NEPODUDARNOSTI PODATAKA

Benton razlikuje različite pristupe paleontologa prema neskladu paleontoloških i molekularnih podataka:

... kao nojevi, psići ili mazge ... Većina paleontologa je poput nojeva zanemarivala molekularni izazov, nadajući se da će nestati sam od sebe. Psići su bez pitanja prihvaćali novu situaciju, pokušavajući pronaći način usklađivanja svojih podataka ... Mazge su bile tvrdoglave, smatrajući da novi molekularni podatci moraju biti krivi ili da barem mora biti samo jedna priča oko koje bi se oba skupa podataka – fosili i molekule – nekako trebali složiti.<sup>26</sup>

Rodoslovno stablo života i njegovo datiranje prema spoznajama usporedne anatomije i paleontologije sada je bilo moguće provjeriti molekularnim istraživanjima, a ta istraživanja nisu potvrđivala spoznaje utemeljene na fosilnim zapisima. Ayala<sup>27</sup> smatra da je molekularno proučavanje evolucije bolje od paleontološkog u nekoliko elemenata: informacije se lako kvantificiraju i mjere pa nije teško utvrditi broj različitih sekvenci određenih makromolekula u različitim organizama; moguće je uspoređivati veoma različite vrste organizama; molekularno je istraživanje raznovrsnije i omogućuje proučavanje raznovrsnih gena i/ili bjelančevina. Neodređene sumnje u metodologiju molekularnih istraživanja ipak su se pojavile i brzo preoblikovale u sasvim određene prigovore. Prvi prigovor bio je u kalibraciji molekularnog sata, koja predstavlja kritičan korak u svakoj analizi rezultata molekularnoga sata. Kalibracija zahtijeva poznavanje redoslijeda nekih svojti i vjerodostojnu starost fosilnih nalaza koji se smatraju zajedničkim pretkom tih svojti. Kalibrirani sat tada omogućuje proučavanje svojti koje nisu dobro zastupljene u fosilnim nalazištima, pretpostavljajući da postoje barem neki točni fosilni podatci o proteklim evolucijskim događajima. Benton

---

<sup>25</sup> Tomislav Domazet - Lošo, Josip Brajković, Diethard Tautz, *A phylostratigraphy approach to uncover the genomic history of major adaptations in metazoan lineages*, u: *Trends in Genetics*, 23 (2007.), 533-539.

<sup>26</sup> M. Benton, *The Fossil Record: Biological or Geological Signal?*, 47.

<sup>27</sup> F. Ayala, *Molecular Evolution vis-à-vis Paleontology*.

piše da slabost tog postupka leži u nužnosti upotrebe barem jednog podatka paleontologije, unatoč manjkavostima koje joj se prigovaraju:

Ironija je, u jednu ruku, u tome što oni koji određuju rodoslovlje molekularnim satom promiču vlastiti izračun, protivno uočenim slabostima postojećih paleontoloških podataka - ili bi takva trebala biti većina postojećih paleontoloških podataka, jer je potrebna barem jedna kalibracija za datiranje stabla, a takva kalibracija katkad se smatra nekom vrstom svetoga grala, nepovredivog na izazove ili primjedbe.<sup>28</sup>

Molekularna biologija smatra svoje podatke točnijima od onih paleontoloških iako se u izgradnji svoje evolucijske slike dijelom koristi paleontološkim podacima. Pritom su podatci o starosti i rodoslovlju svih ispitivanih organizama ukazali na netočnost molekularnog sata, preveliku raspršenost (*overdispersed*) brzine molekularne evolucije i odstupanje evolucijske brzine u različitim linija te prikazivanje evolucijskih događaja starijima nego što oni uistinu jesu. Razlog je dijelom i u netočnoj kalibraciji, koja je utvrdila vrijeme događaja starije od stvarnoga pa su i sva datiranja izvedena iz tih podataka netočna: drugi razlog prikazivanju događaja starijima nego što jesu je kalibracija izvedena iz molekularnih podataka pa su procjene molekularnog sata cirkularne.<sup>29</sup> Drugi razlozi krivog datiranja su u neopaženim ili neotkrivenim genima koji brzo evoluiraju, u 'sumnjivim' promjenama evolucijske brzine te u polimorfizmu, koji može biti milijunima godina stariji od specijacijskog događaja (nastanak različitih oblika datira se ranije jer vrijeme grananja procijenjeno iz DNK slijeda zapravo određuje vrijeme razdvajanja).

Metoda kalibracije problematična je i zbog različitih evolucijskih brzina u uspoređivanih skupina organizama. Wray i suautori<sup>30</sup> za datiranje i rekonstrukciju rodoslovnog stabla životinja za kalibracijske točke uzimaju podatke kralješnjaka, no njihove molekule evoluiraju mnogo sporije od molekula gotovo svih drugih skupina životinja. Pokušaji ispravljanja netočne metodologije ublažili su stvar smanjujući razliku te su približili podatke o starosti paleontološkim procjenama. Benton piše kako, ipak, "još

<sup>28</sup> M. Benton, *The Fossil Record: Biological or Geological Signal?*, 50.

<sup>29</sup> F. Ayala, *Molecular Evolution vis-à-vis Paleontology*.

<sup>30</sup> G. Wray, J. Levinton i L. Shapiro, *Molecular evidence for deep precambrian divergences among Metazoan phyla*.

uvijek ostaje vremenska pukotina od kojih 100 milijuna godina...<sup>31</sup> i ostaje temeljno neslaganje oko datiranja ispitivanih evolucijskih događaja, kao i utvrđivanja stvarnog vremena nastanka ispitivanih događaja. Preispitivanje starosti nastanka drugih skupina, poput suvremenih ptica i sisavaca, smanjilo je prijašnju dvostruku razliku u starosti od oko 60 milijuna godina na nekih dvadeset do trideset milijuna godina, što je pobudilo neostvarene nade:

Prije godinu ili dvije činilo se da je neslaganje molekularnih podataka i fosilnih nalaza oko starosti pravih sisavaca (plodvaša, s posteljicom, op. a.) razriješeno, no čini se da nije.<sup>32</sup>

Paleontolozi su priznali propuste u utvrđivanju korijena rodoslovlja pravih sisavaca (plodvaši, *Placentalia*) i valjanog pridruživanja rodoslovnom stablu nekih fosila starih od 95 do 100 milijuna godina, koji pripadaju pravim sisavcima (to su *Zhelestidae* i *Zalambdalastidae*), no ne i nekom redu suvremenih sisavaca. S druge strane, molekularni biolozi nisu potpuno razumjeli pojmove reda (*ordo*) i nadreda (*superordo*), istodobno brzopleto prihvaćajući početne izračune starosti. Za Bentona je tako:

Na žalost, očiti dogovor ili približavanje bilo je razbijeno cjelovitom kladističkom analizom zhelestida i zalambdalastida... tvrdnjama da ni jedan od fosila pravih sisavaca iz razdoblja krede ne pripada suvremenim redovima ili nadredovima, pa je ostala nepremošćena pukotina od dvadeset do četrdeset i pet milijuna godina između molekularnih podataka i prvih fosila.<sup>33</sup>

Nepodudarnost dvaju tipova podataka dovodi u pitanje pouzdanost paleontoloških podataka (jesu li fosilni nalazi biološki ili geološki relevantni), ali i pouzdanost molekularnog sata, jer nije moguće utvrditi koji je tip podataka valjan. Molekularni sat je neprecizan, stohastički sat, koji može precizno mjeriti samo dugotrajna razdoblja na temelju vjerojatnosti stalne pravilnosti promjena. Ayala (2009.) smatra da bi se neočekivana odstupanja mogla objasniti i smanjiti te da bi se sat mogao i 'popraviti' spoznajom: da evolucija bjelančevina većinom uključuje zamjenu manje štetnih bjelančevina nego onih neutralnih; da određene biološke osobine odstupaju između organizama; na osnovi pretpostavke prema kojoj organizmi unutar veće populacije sporije evoluiraju od onih u manjim populacijama (pretpostavka o veličini populacije); na osnovi pretpostavke da je molekularna evolucija

---

<sup>31</sup> M. Benton, *The Fossil Record: Biological or Geological Signal?*, 48.

<sup>32</sup> *Isto*, 48.

<sup>33</sup> *Isto*, 49.

sporija u organizama koji imaju dulji životni vijek (pretpostavka o trajanju pokoljenja). U konačnici, za Ayalu:

... zaključci o datiranju proteklih događaja (i o rodoslovnim vezama između vrsta) temeljeni na molekularnoj evoluciji podložni su izvorima pogrešaka koje se ne razlikuju od zaključaka utemeljenih u anatomiji, embriologiji ili drugim fenotipskim obilježjima.<sup>34</sup>

Paleontolozi su rado prihvaćali Ayalinu tvrdnju jer je izjednačila epistemološku vjerodostojnost njihove metodologije s metodologijom molekularnih studija. Dapače, kvantitativna metoda proučavanja<sup>35</sup> utemeljena na neovisnim izvorima podataka ukazala je na visok stupanj podudarnosti (75 %) rodoslovnog stabla sisavaca s fosilnim nalazima.<sup>36</sup> Dodatni obrat nastao je istraživanjima koja su ustvrdila prednost paleontologije.<sup>37</sup> Benton iz toga zaključuje:

... da nam fosilni zapisi daju točan opći obrazac povijesti života, i da kakvoća tih zapisa nije primjetno umanjena dublje u prošlosti.<sup>38</sup>

Za Turnera su Gouldove i Eldredgeove tvrdnje o cjelovitosti fosilnih zapisa, nevidljive vjerojatno pod dojmom Darwinovih zapažanja o nedostatku očekivanih prijelaznih oblika, potvrđene iznimno bogatim fosilnim nalazištima (Burgess Shale u Kanadi i Solnhofen Limestone u Njemačkoj).<sup>39</sup> Razvitak suvremene paleontologije svjedoči da u sporu s molekularnom biologijom oko stupnja točnosti prikaza proteklih događaja, paleontologija ima temeljnu važnost, no da pouzdanje u stupanj njezine vjerodostojnosti nije potpuno. Može li filozofija znanosti pomoći u utvrđivanju koje je područje, paleontologija ili molekularna biologija, vjerodostojnije u svojim dokazima kojima se datiraju i rekonstruiraju protekli evolucijski događaji te ukazuje li nesklad između dvaju tipova podataka na nužnost rasprave oko prihvatljivosti trenutačne evolucijske slike svijeta, ili je riječ o

<sup>34</sup> F. Ayala, *Molecular Evolution vis-à-vis Paleontology*, 190.

<sup>35</sup> M. Benton, *The Fossil Record: Biological or Geological Signal?*

<sup>36</sup> Mark Norell i Michael Novacek, *The fossil record and evolution: Comparing cladistic and paleontological evidence for vertebrate history*, u: *Science*, 255 (1992.), 1690-1693.

<sup>37</sup> M. Benton, M. Wills i R. Hitchin, *Quality of the fossil record through time*.

<sup>38</sup> M. Benton, *The Fossil Record: Biological or Geological Signal?*, 53.

<sup>39</sup> D. Turner, *Paleontology. A Philosophical Introduction*.

uobičajenoj zamjeni starije metodologije (paleontologija) novijom, točnijom i pouzdanijom (molekularna biologija)?

#### 4. EMPIRIJSKO I TEORIJSKO

Glavni problem uloge, vjerodostojnosti i relevantnosti paleontologije u proučavanju evolucije je opterećenost pitanjem stupnja cjelovitosti fosilnih nalaza. To je pitanje za većinu paleontologa i drugih prirodoznanstvenika epistemološko pitanje o naravi, vjerodostojnosti i dosegu paleontološkog znanja utemeljenog na empirijskom znanju o fosilnim nalazima. Za filozofe znanosti problem je složeniji jer ta pitanja predstavljaju samo početak ispitivanja općenitih problema s kojima se suočava filozofija znanosti: što je znanost, kako se razlikuje od pseudo-znanosti, je li znanost racionalna, postoje li prirodni zakoni i dr. Taj ponajprije znanstveni pristup ili pristup odozdo (*science-first approach, bottom-up*) u filozofiji znanosti označava najprije duboko i detaljno proučavanje nekog znanstvenog područja ili nekog njegovog dijela, a onda povezivanje toga proučavanog područja s meta-pitanjima o naravi znanosti, prelazeći s empirijskih problema na one teorijske. Jedan od tih teorijskih problema jest empirijska ovisnost o teoriji. Kao što estetički frazem kaže da je ljepota u oku promatrača, tako je značenje empirijskih činjenica ovisno o teoriji promatrača tih činjenica, neovisno o njegovoj osviještenosti takve povezanosti. U ovom su slučaju fosilni nalazi i molekularna istraživanja važni dokazi teorije evolucije, pa je njihova narav nužno viđena i oblikovana određenom pozadinskom teorijom, onom teorije evolucije. Proučavanje nesklada i djelomičnih proturječja paleontologije i molekularne biologije upućuje na neodvojivost prirodoznanstvenih i filozofskih pitanja, a glavno ujedinjeno pitanje je koji od dvaju razmatranih dokaza teorije evolucije preciznije rekonstruira protekle evolucijske događaje. Paleontološka slika evolucije u nekoliko se slučajeva revolucionarno mijenjala, a nakon pojave pretpostavke molekularnog sata i na njemu temeljenih istraživanja te su se promjene ubrzale. Trenutačno stanje odnosa korespondentnosti paleontoloških i molekularno-bioloških podataka prema proteklim evolucijskim događajima percipira se kao nestabilno, promjenljivo i međusobno neusklađeno pa i proturječno. Zadatak iz uvoda ovog rada je u utvrđivanju naravi proturječja paleontoloških i molekularno-bioloških podataka, implikaciji tog proturječja na prihvatljivost

trenutačne evolucijske slike svijeta i dvojbe o vjerodostojnosti dvaju tipova metodologija. Prihvatljivost evolucijske slike svijeta nije upitna, no to proturječje ukazuje na narav općenitih krovnih pitanja o naravi znanosti i znanstvenih teorija. Nema odluke o tome koji je skup podataka netočan, nego ponajprije znanstveni pristup otkriva da su znanstvene teorije poput stalnih probnih hipoteza neprestano podvrgnute kritici i pokušajima opovrgavanja (Popper). Spoznaja je moguća, znanost napreduje prema istini, a provjera paleontoloških i molekularno-bioloških podataka nužan je dio stalne provjere teorije evolucije. U tom smislu iz proturječja dvaju tipova podataka tek treba izlučiti valjanu i pouzdanu metodologiju jer za sada ni jedna nema prevlast u odlučivanju.

#### ZAKLJUČAK

Bilo koja znanstvena teorija želi biti dobro poduprta dokazima. Teorija evolucije dobro je potkrijepljena dokazima, no paleontološki i molekularno-biološki dokazi nisu usklađeni. Nesklad između ovih dvaju tipova podataka, potrebnih za datiranje evolucijskih događaja i rekonstrukciju rodoslovnog stabla, povećava se krajem 20. st., dovodeći ova dva područja do proturječja. Tada razvijene molekularno-biološke studije pripisivale su dvostruko veću starost nastanku nekih redova u odnosu na datiranje paleontoloških nalaza. Prednosti i slabosti obaju područja ne otkrivaju jasno koji je tip podataka netočan, a usklađivanje dvaju tipova dokaza evolucije samo je djelomično uspjelo, smanjivši postojeće pukotine na još uvijek milijune godina razlike, što je mnogo i na geološkoj vremenskoj skali. Tako za raspravu ostaju brojne dvojbe o starosti, brzini i načinu nastanka te položaju živih oblika na rodoslovnom stablu, a na kraju i o vjerodostojnosti evolucijske paradigme. Filozofija znanosti iz tog nesklada dokaza teorije evolucije potvrđuje ideju o naravi znanosti, o privremenosti znanstvenih teorija, koje su sličnije nestabilnim i lako promjenljivim probnim pretpostavkama, a ne nepromjenljivim modelima koji apsolutno korespondiraju zbilji.

## DISHARMONY BETWEEN PALEONTOLOGY AND MOLECULAR BIOLOGY

### *Summary*

Since 1990, there is a growing disharmony among the evolutionary evidences in paleontology and molecular biology related to data needed for dating of evolutionary events and reconstruction of phylogenetic tree. Molecular studies on the timing of origin of some orders (e.g., modern birds and mammals) are almost twice larger than fossil records. This discrepancy suggests that it is not clearly determined which type of data is incorrect and that it is necessary to further explore credibility of both types of evidence and question the validity of phylogenetic tree. Partial (un)successfulness in alignment of molecular dating of the fossil records leaves number of gaps and significant dilemma on age, mode of origin (sudden or slow) and the position of living forms on phylogenetic tree, and the credibility of current evolutionary picture. This paper does not decide on the incorrect type of evidence, but uses disparity of paleontology and molecular biology in the reconstruction of the past evolutionary events, suggesting inseparability of scientific and philosophical questions, on the theory-ladennes of empirical evidence and confirms the assumption of interim validity of scientific theories.

Key words: *evolution, molecular biology, molecular clock, paleontology, phylogenetic tree.*