

80

KIM STERELNY,  
FILOZOFIJA  
EVOLUCIJSKE MISLI\*

S engleskog prevela  
Suzana Bašić

\* Kim Sterelny (2009) 'Philosophy of Evolutionary Thought'. U: Michael Ruse i Joseph Travis (ur.): *Evolution. The First Four Billion Years*. Cambridge Mass. : Belknap Press of Harvard University Press. Str. 313–329.

Razvoj evolucijske biologije od 1858. godine jedno je od najvećih intelektualnih dostignuća znanosti. Živi svijet postavlja znanosti dva velika izazova: Kako objasniti njegovu neizmjernu raznolikost tijekom vremena i u bilo kojem danom trenu te kako objasniti nevjerovatnu prilagodljivost između organizma i okoliša? Razmjer je ovih izazova neupitan. Raznolikost današnjeg živog svijeta nemoguće je pouzdano izmjeriti (pogotovo ako uzmemo u obzir raznolikost mikroorganizama), ali sigurno je da postoje milijuni vrsta organizama (Cracraft i Donoghue, 2004.; Dawkins, 2004.), a kompleksnost i nevjerovatna preciznost kojom se organizmi prilagođavaju oduzimaju dah (Dawkins, 1996.). Unatoč tome, danas ipak raspoložemo grubom skicom objašnjenja adaptacije i raznolikosti. Krajnje sažeto, selekcija unutar neke populacije pokreće adaptaciju organizama okolišu, a budući da se okoliši razlikuju, selekcija pokreće i diferencijaciju iskorištavajući bilo koju varijaciju koja se pojavi u populaciji. Nadalje, kako je biološki okoliš bitan dio svijeta svakog organizma, sama diferencijacija uzrokuje i pozitivni povratni proces – ona stvara daljnju diferencijaciju povećavajući heterogenost okoliša.

Mnogo je važnih otvorenih pitanja u evolucijskoj biologiji. Neka od njih tiču se objašnjenja specifičnih događaja. Je li doista pad meteora doveo dinosaure do izumiranja ili su oni već ionako bili na tom putu? Je li njihovo izumiranje nužan uvjet za evoluciju sisavaca? Neka pitanja bave se širim uzorcima u evoluciji života. Je li raznolikost tijekom vremena rasla ujednačeno, ili je bilo dugih perioda za vrijeme kojih se ona stabilizirala ili čak padala? Mehanizmi su također predmet nekih važnih pitanja. Koliku je ulogu u povijesti života igralo masovno izumiranje? Jesu li selektivni mehanizmi koji generiraju adaptaciju značajno ograničeni mehanizmima koji stvaraju varijacije? Kakav je omjer utjecaja selekcije i slučajnosti pri evolucijskim promjenama? Koliko su važni sebični genetički elementi i kako to da su takvi elementi obično neutralizirani u genotipovima organizama? Iz drugih je eseja jasno da su ova pitanja važna i teška, ali čini se da su ona empirijska. Budući da se filozofi ne bave prikupljanjem podataka, kako nam oni mogu pomoći u razumijevanju evolucijske biologije? Kako odgovori na

- 82 ovakva pitanja mogu biti relevantni za temeljne filozofske teme? Cilj je ovog eseja odgovoriti na ta pitanja. Esej započinjem važnošću filozofije za evolucijsku biologiju, a zaključujem važnošću evolucijske biologije za filozofiju.

## PREVIRANJA U EVOLUCIJSKOJ BIOLOGIJI: GUBITAK KONCEPTUALNE NEVINOSTI

Neodarvinističku sintezu u ranim je 1930-ima započeo trijumvirat Ronald A. Fisher (1930.) – J.B.S. Haldane (1931.) – Sewall Wright (1931., 1932.), a završili su je prije, tijekom i nakon drugog svjetskog rata u Americi Theodisius Dobzhansky (1937.), Ernst Mayr (1942.), George G. Simpson (1944., 1953.) i G. Ledyard Stebbins (1950.) te u Velikoj Britaniji E.B. Ford i njegova škola (npr. Fisher i Ford 1947.; Cain i Sheppard 1950., 1952., 1954.; Kettlewell 1955., 1956.). Sintetička je teorija postala prihvaćenim pristupom u evolucijskoj biologiji. Bila je individualistička, mikroevolucionistička, gradualistička i selekcionistička. Fokusirala se na individualne organizme: U lokalnim populacijama kompetitivna interakcija ne odvija se među grupama ili vrstama, nego među organizmima. Bila je mikroevolucionistička: Velike promjene vidljive na fosilnim ostacima nastaju akumulacijom manjih promjena u lokalnim populacijama. Također je bila gradualistička: Evolucijske promjene u lokalnim populacijama spore su i postupne. Konjima su nestajali prsti i rasli zubi malo-pomalo tijekom jako dugog perioda. Na kraju, bila je selekcionistička. Slučajni događaji igraju ulogu u evolucijskim promjenama. Potencijalno poželjna mutacija može se slučajno pojaviti ili ne pojaviti kod prilagođenog organizma. Ali, prema sintezi, prirodna je selekcija dominantni uzročni faktor koji pokreće evolucijsku dinamiku populacija.

Iako sinteza nije riješila neke veće tehničke probleme, činilo se kako ovaj način objašnjenja teorije evolucije konceptualno nije problematičan. Međutim, ta konceptualna jasnoća nije bila potpuna. Razumijevanje prirode vrsta djelovalo je kao posebno velik problem, budući da je gradualizam sinteze sugerirao kako bi

postojanje određenih vrsta moglo biti tek iluzija uzrokovana našim životnim vijekom. Vrste nam se čine stabilnima i strogo definiranim naprosto zbog toga što ne živimo dovoljno dugo da bismo vidjeli promjene i diferencijacije u njihovom porijeklu. Da smo imali prilike vidjeti kako se populacija mačjih predaka postupno mijenja i diferencira u niz svojih modernih oblika, možda tada leoparda, jaguare, pantere i snježne leoparda ne bismo percipirali kao zasebne prirodne kategorije. Postojali su i drugi problemi, poput pitanja je li evolucija doista nedeterministički proces, budući da slučajnost igra veliku ulogu u generiranju varijacija, ali i u selekciji. Podobniji (eng. fitter) organizmi imaju veće izgleda za uspjeh, ali on nikako nije garantiran. Stoga su se pojavile zagonetke o prirodnoj prilagođenosti i njenoj kauzalnoj ulozi u evoluciji, budući da je sinteza ovisila o razlici između očekivane i stvarne podobnosti, ali bilo je nejasno kako točno utvrditi tu razliku.

Tako je sinteza evolucijske teorije ipak postavila određena konceptualna pitanja. Svejedno, konceptualni nacrt evolucijske biologije u sedamdesetim i osamdesetim godinama 20. stoljeća mnogo je upornije pružao otpor napadima pod kojima se sinteza našla unutar biologije. Najsistematičniji pokušaji osporavanja sinteze pojavili su se u vidu opozicije pretpostavci individualizma, odnosno ideji da su na meti selekcije isključivo individualni organizmi. Na primjer, G. C. Williams (1966.) i Richard Dawkins (1976.) tvrdili su da selekcija uopće ne djeluje na individualne organizme te da gradualizam sinteze narušava njezin individualizam. Kompleksne biološke adaptacije – sustavi osjetila, zastrašujuća predatorska oružja, snaga i oblik velikih morskih kralježnjaka – nastaju postupno, korak po korak. Selekcija kumulativno gradi kompleksne sustave, očuvanjem malih unaprjeđenja koja zatim čine platformu za daljnja mala usavršavanja.

Organizmi ne formiraju loze identičnih kopija. Moja kći nije moja kopija. Ona to ne bi mogla biti čak ni kad bih ja bio aseksualno biće koje se razmnožava kloniranjem – klon ne bi bio gotovo savršena kopija zato što sam obilježen životnim nesrećama koje se na njemu ne bi pojavile. Zahvaljujući nezgodi iz djetinjstva, imam samo jedno oko, dok bi klon imao oba. S druge strane, tisuće gena

84 u mojoj kćeri kopije su mojih gena, dok su moji geni većinom kopije gena mojih roditelja. Za razliku od organizma, geni se kopiraju, tj. repliciraju i formiraju trajne loze. One odražavaju različite razine uspješnosti gena: neki su duge i razgranate, s brojnim kopijama u svakoj od mnogo generacija, dok su druge kratke i uske. Te razlike uglavnom nisu slučajne: Geni nisu tek replikator – oni su aktivni replikator. Njihove vlastite karakteristike utječu na izgled za replikaciju, obično preko utjecaja gena na tijelo, njihovog prijenosnika. Povijest života najbolje je sagledati kao veliku bitku među lozama gena, od kojih svaka pokušava osigurati resurse potrebne za replikaciju (Williams 1966., 1992.; Dawkins 1976., 1982.).

Takav je način razmišljanja iznjedrio nekoliko vrlo važnih problema za suvremenu filozofiju evolucijske biologije. U kom je smislu genska selekcija istinska alternativa individualizmu sinteze? Postoje barem tri odgovora na to pitanje, a zagovaratelji genske selekcije svoj odgovor još nisu odabrali. Najjednostavnije i najjasnije bilo bi inzistirati na tome da je genska selekcija empirijski različita i superiorna alternativa individualizmu. Iako geni obično povećavaju svoje šanse za replikaciju pomažući drugim genima u embriju pri izgradnji dobro prilagođenog tijela koje će ih prenijeti u sljedeću generaciju, njihova replikacija nije nužno kooperativni proces. Na primjer, neki geni mogu se prenijeti u sljedeću generaciju samo ako se nalaze u organizmu odgovarajućeg spola. Geni u mitohondrijima stanica moje sperme osuđeni su na propast jer se geni mitohondrija nasljeđuju samo ženskom linijom. Svi geni mitohondrija moje kćeri kopije su gena njezine majke. U mnogim okolnostima organizmi su najprilagođeniji ako je omjer spolova u njihovom potomstvu oko 50–50, ali genima koji se prenose samo preko jednog spola nije u interesu da tijelo u kojem se nalaze proizvodi potomstvo suprotnog spola te se stoga takvi geni nalaze pod pritiskom selekcije da poremete omjer spolova u svoju korist, iako je to za organizam loša prilagodba. Mnogi su takvi geni, koji remete odnos spolova, poznati (Burt i Trivers 2005.). Zajedno s drugim takozvanim genskim odmetnicima, oni sugeriraju sljedeći odgovor: Genska je selekcija *prediktivno različita* od sinteze. Genska selekcija predviđa da će fenotipovi koji izražavaju najpodobnije

gene s vremenom postati učestaliji, dok sinteza predviđa da će učestaliji postati fenotipovi koji karakteriziraju najprilagođenije organizme. Iako se ta predviđanja preklapaju u značajnoj mjeri, ona nisu identična.

Mnogi prihvaćaju da bismo gene trebali promatrati kao metu selekcije u slučajevima kad se radi o odmetničkim genima, ali ipak ih se smatra iznimkama koje ne dovode u pitanje validnost individualizma. Selekcija djeluje na gene, ali samo pod posebnim uvjetima. Stoga bi drugi način obrane genske selekcije podrazumijevao prihvaćanje da je ona najvećim dijelom identična sintezi u pogledu predviđanja, ali je primjenjiva na različite uzročne strukture. Dvije teorije mogu dovesti do istog predviđanja zamjetljivih ishoda čak i kada te teorije pretpostavljaju različite uzročne procese. Elliott Sober i David Wilson osporavajući sintezu prihvaćaju da individualistički pristup evoluciji suradnje može iznijeti točna predviđanja, ali tvrde kako on pogrešno identificira njezine uzročne temelje. Suradnja se, kažu, razvija samo kada i zbog toga što kooperativni činovi povećavaju uspješnost grupe koja sadrži kooperativne djelatnike (Sober i Wilson, 1998.). S obzirom na gensku selekciju, podobni su geni podobni zbog toga što djeluju na svoj okoliš tako da povećavaju vjerojatnost vlastite replikacije. Uobičajena metoda kojom geni povećavaju svoje šanse za replikaciju jest udruživanje s drugim genima kako bi stvorili prijenosnike koji će se reproducirati te tako replicirati gene čiji su domaćini. Većina su tih prijenosnika organizmi, ali to mogu biti i košnice, gnijezda i simbiotski savezi. Podobni geni grade dobro adaptirane prijenosnike, koji zauzvrat repliciraju svoje graditelje. Činjenica da geni tipično primjenjuju ovu indirektnu strategiju replikacije izjednačuje predviđanja genske selekcije sa sintetičkim, ali prikazi uzročne strukture selekcije (gen ili jedinka) ostaju različiti.

Treći način obrane teorije genske selekcije bio bi stav da genska selekcija sadrži heurističke prednosti u odnosu na sintezu. Strogo gledano, to nije drugačiji pogled na uzročnu strukturu evolucijskog procesa, nego pogled koji nam omogućuje da vidimo mogućnosti i probleme koje sinteza prikriva. Dawkins je zauzeo ovo stajalište u 'Proširenom fenotipu' (1982.), najvažnijem među djelima u kojima

86 brani gensku selekciju. Dawkins daje mnogo primjera evolucijskih fenomena koji dobivaju na važnosti kad sagledamo biološki sve-mir kao skup konkurentnih genskih loza. Jedan je takav fenomen evolucija samog organizma. Zašto se genske loze uglavnom repliciraju indirektno, suradnjom pri konstrukciji prijenosnika? Nadalje, ako je ta pretpostavka točna, zašto prijenosnici imaju specifične značajke organizma, konkretnije – životnog ciklusa koji podrazu-mijeva reprodukciju preko jednostaničnog stadija? Dawkins ističe da je lako zamisliti druge životne cikluse i, doista, neke su od tih alternativa stvarne, premda neuobičajene. Pitanje o porijeklu orga-nizama i njihovom karakterističnom životnom ciklusu moguće je formulirati iz perspektive sinteze, a genska selekcija čini to pitanje neizbježnim. Dawkins navodi i mnogo drugih primjera prednosti perspektive genske selekcije.

Problem genske selekcije i njezina odnosa s individualizmom samo je jedan aspekt debate o jedinicama odabira, koja je danas središnje pitanje filozofije evolucijske biologije. Evolucijski bio-lozi uvidjeli su da je suradnja ključna za evoluciju kompleksnosti. Kompleksni biološki sustavi sastavljeni su od jedinki koje pod utje-cajem selekcije često djeluju protiv integracije kolektiva. Ključno je pitanje, dakle, kako se pod utjecajem selekcije razvijaju nove razine organizacije koje usmjeravaju jedinke na različit put? Elliott Sober, David Wilson, Stephen Jay Gould i drugi slažu se da selek-cija djeluje na razini jedinke, ali tvrde da također djeluje na razini grupe i vrste (Sober i Wilson 1998.; Gould 2002.). Poput individua-lizma sinteze, i njezin je gradualizam povukao teška konceptualna pitanja. Prema sintezi, uzorci velikih razmjera u povijesti živog svijeta tek su nakupine promjena malih razmjera. Biolozi doista promatraju evoluciju na djelu u lokalnim populacijama: Oni mogu bilježiti promjene u imunološkom sustavu zečeva izloženih novom virusu ili kako se zebama povećava kljun tijekom sušnih razdoblja. Prema gradualizmu sinteze, svi mehanizmi evolucijske promjene djeluju na lokalne populacije koje se pomalo mijenjaju tijekom nekoliko generacija. Potreban je samo određen prostor i dosta

vremena da bi se rezultati tih mehanizama akumulirali u uzorke fosilnih dokaza.

U svom poznatom eseju iz 1972. Niles Eldredge i Stephen Gould tvrde da fosilni dokazi ne potvrđuju tu 'ekstrapolacionističku' tezu. Točnije, tvrde da se drvo života tijekom vremena ne mijenja dovoljno da bi ekstrapolacionizam bio istinit (Eldredge i Gould, 1972.). Oni smatraju da se većina vrsta ne mijenja značajno tijekom većeg dijela svog životnog vijeka. Umjesto toga, vrste nastaju relativno brzo te se potom ne mijenjaju sve dok se ne podijele u kćerinske vrste ili izumru. Još se uvijek raspravlja o tome u kojoj mjeri njihova teza doista opisuje tipičnu povijest života vrste (Carroll 1997.). Ali ako su Eldredge i Gould u pravu, ona doista predstavlja izazov ekstrapolacionizmu. Ako evolucijski uzorci nisu ništa više od nakupina promjena u lokalnim populacijama, trebali bismo vidjeti postupne promjene, a ne duga razdoblja bez ikakvih promjena prekinuta iznenadnim nastajanjem nove vrste. Istina je da postoje lokalni procesi koji u pojedinim slučajevima mogu rezultirati stagnacijom. Populacije mogu pronaći stanište promjenom geografske lokacije umjesto biološkom adaptacijom. Adaptacije ne moraju biti morfološke – one mogu biti bihevioralne, te stoga nama nevidljive. Ako fosilni dokazi samo sumiraju evoluciju na razini populacije na velikom prostoru tijekom dugog vremenskog razdoblja, nije za očekivati stagnaciju kao dominantni uzorak (Eldredge 1995.; Gould 2002.).

Gould je razvio radikalniju kritiku ekstrapolacionizma koja odbacuje i njegov individualizam i gradualizam. Lewontin je u svom antologijskom članku definirao ideju *darvinističke populacije* kao populacije jedinki koje se međusobno razlikuju, različito su reproduktivno uspješne i u kojoj potomci nasljeđuju karakteristične osobine svojih predaka. Takve populacije evoluiraju pod utjecajem prirodne selekcije (Lewontin 1970.). Gould je tvrdio da skupine morfološki sličnih vrsta tvore darvinističke populacije (Gould 2002.; Gould i Lloyd 1999.). Vrste imaju određene početne i krajnje točke. Kćerinske vrste slične svojim precima: Filogenetska rekonstrukcija bila bi nemoguća da nije tako. Vrste su različito



88 uspješne. Unutar regionalne biocenoze loze nekih vrsta bogato će se razlikovati, granajući se u mnogo niša, dok će loze onih drugih ostati ograničene u broju i ekološkoj penetraciji. Gould od selekcije na razini vrste ne očekuje objašnjenje adaptacije organizama, npr. njihovih osjetilnih sustava, ali smatra da će selekcija objasniti karakteristike samih vrsta. – Svojstva poput genetske varijacije, strukture populacije i geografske rasprostranjenosti vidljiva su selekciji na razini vrste te stoga mogu biti njezinom metom.

Gouldove ideje o selekciji vrsta suočene su s ozbiljnim problemima. Kao prvo, nema uvjerljivih studija slučaja o selekciji vrsta na djelu. Osim toga, javljaju se ozbiljni teorijski izazovi. Nikako nije jasno da je ispunjen uvjet o nasljeđivanju u darvinističkim populacijama. Istina je da organizmi nove vrste sličje organizmima roditeljske vrste, ali svojstva na razini same vrste, poput distribucije i populacijske strukture, uopće ne moraju biti slična svojstvima roditeljske vrste. Nadalje, u pogledu uspjeha i neuspjeha vrste, moglo bi biti teško razlučiti genetski drift od selekcije. Uspjeh ili neuspjeh *individualnih organizama* nije uvijek rezultat selekcije. Smrtnost može biti posljedica nesreće, a ne lošeg dizajna, dok su neki organizmi plodni unatoč manama u njihovom dizajnu. Stoga je ostvarena sposobnost različita od očekivane. Uspjeh baziran na sistematskim karakteristikama okoliša neke populacije temelji se na očekivanoj sposobnosti, kao kad se lastavica izmakne sokolu. Uspjeh baziran na čudnim nezgodama – npr. kad bi nekoga oluja otpuhala do teretnog broda koji ide u pravom smjeru – je drift. Ali razlika između očekivanih i neuobičajenih uzroka smrtnosti ovisi o postojanju skupa događaja koji je dovoljno velik da bi se među tim događajima mogli zamijetiti uzorci. S druge strane, populacije vrsta tako su male i tako je malo ciklusa selekcije da možda uopće ne možemo utvrditi razliku između selekcijske i slučajne smrtnosti.

Nadam se da su ovi primjeri načeli objašnjenje važnosti filozofije za teoriju evolucije. Ona je važna jer empirijski problemi pri promišljanju o sintezi nisu jasno razdvojeni od konceptualnih problema. Sljedeće poglavlje podupire tu tezu razmatrajući jedan važan problem u vezi između evolucijske teorije i razvojnje biologije.

## EVOLUCIJA UNUTAR ZNANOSTI O ŽIVOTU

Tijekom prošlog desetljeća još je jedan problem postajao sve važnijim: integracija evolucijske biologije s ostalim granama biologije. Problem je višestruk. On se javlja u ekologiji pri identifikaciji poveznice između događaja u lokalnim populacijama te evolucije i diferencijacije vrsta. Javlja se također u razvojnoj biologiji, domeni znanosti o životu koja je sredinom dvadesetog stoljeća u manjoj mjeri doprinijela konstrukciji sinteze. Posljedično, priroda je evolucijske razvojne biologije žestoko osporavana. Problem je prisutan i u biologiji čovjeka, jer su ljudi ujedno evoluirane životinje i socijalizirani akteri: Perspektive bioloških i društvenih znanosti jednako su valjane te bi trebale biti uklopljene u jedinstveni okvir unutar kojega se može promatrati ljudsko djelovanje (Sterelny 2003.). Integracija evolucijske teorije problem je i za molekularnu biologiju. Ukratko ću se osvrnuti na jedan aspekt toga slučaja.

Što je gen? To pitanje predstavlja izazov jer se ispostavilo da je veza između klasične genetike Mendela i njegovih sljedbenika u 20. stoljeću te molekularne biologije izrazito kompleksna. Klasični gen iz eksperimenata s vinskom mušicom imao je dobro definiran fenotipski učinak i prenosio se kao jedinica. Moguće je da ne postoje sekvence DNA koje nose obje karakteristike, budući da je razvojni moment sekvence DNA – kako se i kada transkribira – vrlo osjetljiv na lokalni genetski okoliš. Geni se mogu isključiti i uključiti te ih se može interpretirati na različite načine, ovisno o prisutnosti ili odsutnosti represora i promotora drugdje u genomu. Budući da ti dijelovi ne moraju biti blizu odsječka lanca DNA na koji utječu, oni uopće ne moraju biti preneseni pri replikaciji samog odsječka (Griffiths i Neumann-Held 1999.; Griffiths 2002.). Evolucijski biolozi često se odmiču od tih molekularnih detalja kopiranja i izražavanja gena te umjesto toga gene promatraju kao prijenosnike informacija. Evolucija zahtijeva nasljeđivanje: Ako uspješni organizmi nisu sposobni potomcima prenijeti karakteristike koje ih čine uspješnima, populacija ne može odgovoriti na selekciju adaptivnim promjenama. Pri nasljeđivanju posreduje prijenos gena precizno kopiranih iz generacije u generaciju, a

90 evolucijski biolozi te gene često promatraju kao upute, odnosno nosioce informacija o organizmu čijim su dijelom. Budući da je prijenos gena uređen prirodnom selekcijom, pri čemu se podobni geni prenose u sljedeću generaciju, dok nepodobni nestaju smrću svojih prijenosnika, možemo smatrati da genska zaliha neke populacije izravno prenosi informacije o organizmima te neizravno o okolišima u kojima su ti organizmi živjeli i reproducirali se. Uspjeh određenih gena, odnosno neuspjeh drugih, indikator je prirode tih okoliša (Williams 1992.; Maynard Smith 2000.a).

Prikaz međugeneracijske genskog prijenosa kao prijenosa uputa izazvao je žestoke rasprave. Paul Griffiths, Russel Gray, Susan Oyama i drugi teoretičari razvojnih sustava misle kako je on pogrešan u dva pogleda (Griffiths i Gray 1994.: Oyama 1985.) Kao prvo, smatraju da takav pristup pridaje previše važnosti genetski baziranom nasljeđivanju. Nitko ne poriče da je međugeneracijski prijenos gena jedan od mehanizama odgovornih za sličnost između roditelja i potomaka. No teoretičari razvojnih sustava tvrde da su mnogi drugi mehanizmi također važni: simbiotski mikroorganizmi, kemikalije u citoplazmi stanice, tragovi hrane u majčinom mlijeku koji prenose njene preferencije u hrani, bihevioralni utisci pri rođenju i mnogi drugi. Kako tvrde, mnogo je mehanizama u interakciji koji su odgovorni za međugeneracijsku sličnost, te se dobra evolucijska razvojna biologija ne može razviti ako se zane- mare ti drugi aspekti nasljeđivanja (Oyama et al. 2001.).

Nadalje, iako su geni sigurno važni, teoretičari razvojnih sustava sumnjaju u to da oni prenose informacije u dinstinktivnom smislu, ali sigurno je da prenose *prediktivne* informacije o fenotipovima. Pri konstantnim okolinskim faktorima, ako su poznati geni koje je neki organizam naslijedio, u principu je moguće predvidjeti fenotip. Ali svi uzročno relevantni faktori razvoja nose prediktivne informacije. Karakteristike fenotipa leptira predvidljive su iz biljke na kojoj leptir liježe jaja, točnije, one vrste biljaka na kojoj će insekti poput takvih leptira lijegati jaja. Temperatura gnijezda gmaza premosnika (tuatare) ukazuje na spol potomka. Dakle, iako geni doista predviđaju fenotipove, oni u tome nisu sami. Ako je informacija samo kovarijacija između signala i izvora koja nam

omogućuje da pomoću signala predvidimo karakteristike izvora, informacija ne može biti pogrešno protumačena ili iskorištena. Ne bi imalo smisla reći da su te 'upute' ignorirane ili pogrešno shvaćene. U određenim razvojnim kontekstima tipični ljudski genotipovi predviđaju da će rezultirajući fenotip imati suviše udove: u tim kontekstima oni kovariraju s takvim ishodom. Ali Williams, Maynard Smith i drugi smatraju da ljudski geni ne nose upute koje bi organizam instruirale da mu trebaju izrasti dodatni udovi ako je prije rođenja ugrožen talidomidom, niti da žirevi nose gene koji im govore da istrunu samo zato što većina žirova trune. Potrebno je alternativno shvaćanje informacija koje bi ujedno dalo smisao ideji da geni i samo geni upravljaju razvojem po predvidljivim putanjama dok razvojni proces djeluje kako je dizajniran, ali također i činjenici da dolazi do pogrešnog čitanja genskih informacija u slučaju da sustav za čitanje gena ne funkcionira. Ispostavilo se da je takav nazor iznenađujuće teško razviti (vidi osvrt na: Maynard Smith 2000.a; Godfrey-Smith 2000.; Sarkar 2000.; Sterelny 2000. te odgovor Maynarda Smitha 2000.b). Stoga još treba raditi kako bi se pokazalo da se evolucijska predodžba gena i genetskog nasljeđivanja glatko uklapa u molekularne predodžbe gena.

## ZAŠTO JE BIOLOGIJA VAŽNA ZA FILOZOFIJU

Dosad sam raspravljao o izazovima koji stoje pred neodarvinističkom sintezom. Filozofija je relevantna za te izazove, budući da nema jednog eksperimenta ili predviđanja koje bi razriješilo (na primjer) pitanje Gouldova pogleda na odnose između mikro i makro evolucije ili Dawkinsova pogleda na ulogu gena u evoluciji. Jedna je uloga filozofije staviti ove poglede u krupni plan, specificirati što oni točno tvrde o životu i njegovoj povijesti. Jednako kao što je filozofija relevantna za teoriju evolucije, tako je ta teorija relevantna za filozofiju, i to najmanje u četiri pogleda: (1) Evolucijska biologija pomaže definirati eksplanatorni nacrt jednog velikog filozofskog pokreta dvadesetog stoljeća. (2) Ona pruža ključan skup primjera na koje filozofska teorija mora odgovoriti. (3) Pruža važan skup

92 oruđa koja filozofija može prilagoditi vlastitim problemima. (4) Primjer je znanosti u akciji, ali znatno je različita od uobičajenih modela na kojima se bazira filozofija znanosti. Prve ću tri tvrdnje raspraviti u ovom poglavlju, dok ću u sljedećem najviše vremena posvetiti četvrtoj tvrdnji.

1. Započinjem s eksplanatornim nacrtom. Jedan od većih pokreta u filozofiji dvadesetog stoljeća bio je naturalizam, koji ljude u potpunosti promatra kao dio prirodnog svijeta. On generira težak filozofski problem: U kojoj je mjeri naša obična, zdravorazumska slika nas samih i svijeta oko nas kompatibilna s činjenicom da nismo ništa više od kompleksnih, evoluiranih biokemijskih strojeva? Zdravorazumska percepcija ljudi promatra ih kao aktere: Svjesni smo sebe, s namjerom pravimo stvarne izbore, reflektivni smo, često racionalni te smo svjesni moralnih obzira i često na njih reagiramo. Možda je ta perspektiva potkopana evolucijskom, koja nas vidi kao strojeve za replikaciju gena, kao prijenosnike koje geni grade za gene. Ako je to istina, što su izbor, racionalnost ili moralnost, doli iluzije? Kompatibilistički naturalisti tvrde da su te dvije perspektive konzistentne, premda zahtijevaju određene revizije zdravog razuma. Daniel Dennet brani stav da evoluirana stvorenja poput nas svejedno imaju stvarne izbore (Dennet 2003.). No nikako se ne može reći da kompatibilizam nije osporavan. Na primjer, u etici Michael Ruse (1986., 2007.) i Richard Joyce (2006.) tvrde da prirodna povijest ljudske suradnje pokazuje da je 'etička istina' iluzija. Nema moralnih činjenica kojima bi ljudi trebali odgovarati. Sustavi moralnih uvjerenja postoje naprosto zbog toga što potiču suradnju i obuzdavaju destruktivnu potjeru za vlastitim interesima; prepoznavanje moralne istine nema ništa s time. Ljudi s moralnim sustavima koji su poticali suradnju našli su se u ulozi predaka – oni drugi nisu (Joyce 2006.). Prema tome, biologija je važna za filozofiju stoga što umanjuje napetost između pučke i znanstvene slike koju stvaramo sami o sebi.

2. Evolucijska biologija također je važna kao izvor primjera iz stvarnog svijeta. Dobar dio filozofije reciklira ograničen skup primjera, pri čemu se gotovo uvijek radi o misaonim eksperimentima. Misaoni eksperimenti nalaze određenu ulogu u filozofiji, baš kao

i u znanostima. Sve teorije iznose tvrdnje o slučajevima koji su u suprotnosti s činjenicama, tako da je prikladno također razmotriti takve scenarije. Ali nekoliko je dobrih razloga za posvećivanje pažnje stvarnim fenomenima: Kao prvo, misaoni eksperimenti često nisu dovoljno dobro opisani. – Oni ne uzimaju u obzir bogate detalje kojima obiluju stvarni slučajevi. Nadalje, mnogi misaoni eksperimenti dovode do sraza intuicija, dijelom zbog toga što su intuitivni sudovi osjetljivi na to kako je misaoni eksperiment opisan. Jedan skup takvih zamišljenih scenarija uključuje teleportere poput onih iz 'Zvezdanih staza', a pokušava pokazati kako kontinuitet osobe nije istovjetan kontinuitetu fizičkog tijela. Ali, kao što je lako ispričati ove priče na način da teleportaciju shvatimo kao sredstvo za putovanje bez tijela, teleportere je jednako lako prikazati kao strojeve za ubijanje koji prevarenog putnika zamjenjuju uljezom. Ovakva osjetljivost na način prezentacije sugerira važnost detalja. Promjenom okolnosti mijenja se i prosudba. Ali ako je Bog u detaljima, valja promatrati samo stvarnost.

Nadalje, filozofi često ne pridaju dovoljno pažnje rasponu stvarnih slučajeva. Samo odsustvo nečega često može biti dokazom. U tom je pogledu važan Dennettov rad: On pokazuje kako filozofi često uslijed ignoriranja stvarnosti kontinuum zamjenjuju dihotomijom, zanemarujući raspon stvarnih slučajeva. Na primjer, kad govore o racionalnom djelovanju, filozofi ga često promatraju u opreci s mehaničkim sustavima. Naše fleksibilne, informacijski osjetljive reakcije na svijet koji nas okružuje kontrastirane su pritom s rigidnim automatizmom artefakata i insekata. Dennett ističe kako evolucijska biologija pokazuje da mora postojati niz posredujućih djelatnika, budući da je osjetljivost na informacije kompleksna adaptacija, a kompleksne adaptacije ne izniču iz rigidnih sustava u jednom koraku.

3. Biologija unutar filozofije zauzima i važnu ulogu kao izvor oruđa i ideja. Stoga je David Hull (1988.) primijenio evolucijske modele na dinamiku same znanosti, dok su Ruth Millikan (1989.a, 1989.b), David Papineau (2003.) i drugi pokušali upotrijebiti biološki pojam funkcije kako bi riješili jedan od ključnih problema filozofije: prirodu mentalnih simbola. Vjerovanja i preferencije reprezentacije

94 su svijeta, ali što je u fizičkom svijetu reprezentacija? Vjerujem da su tigrovi najljepši pripadnici porodice mačaka, ali što moje misli o tigrovima čini upravo mislima o tigrovima? Što pretvara određene neuronske strukture u *simbole* za tigrove? Povijesno je to predstavljalo velik problem za svaku fizikalističku teoriju uma jer ljudi mogu razmišljati o nepostojećim i apstraktnim predmetima. Značenje ne može biti fizička veza između uma i svijeta jer ne postoje fizičke veze s anđelima ili brojevima. U posljednje vrijeme filozofi uma primijetili su da veliki problemi nastaju čak i u jednostavnim slučajevima poput razmišljanja o paucima, jer nema jednostavne veze između misli o pauku i paukove prisutnosti. Peter može razmišljati o paucima bez paukova u blizini jer može moljca zamijeniti za pauka. Isto tako može u prisutnosti pauka uopće ne razmišljati o paucima, misleći da je pauk zapravo moljac.

Stoga oni koji ljude smatraju istovremeno misaonim bićima i dijelom prirodnog svijeta trebaju objasniti prirodu mentalnih simbola te vezu između simbola i označenog. Koje činjenice o Peterovom mozgu, životu i okolini čine istinitim da je određena unutrašnja značajka njegova uma simbol za pauka? Filozofi su razmotrili niz odgovora na to pitanje. Intuitivno je primamljiva ideja da simboli *slič*e svojim predmetima u svijetu. Peterovo mentalno stanje odnosi se na pauke ako na njih nalikuje. To je prirodna pretpostavka u slučaju da su misli poput slika, mapa ili dijagrama, ali gotovo je sigurno da nije tako. Izgleda da mentalne slike nisu objektivno slične trodimenzionalnim fizičkim životinjama. Privid stvarne sličnosti između stvari i njene slike jest iluzija koja proizlazi iz načina na koji ljudi interpretiraju slike. Peterova slika pauka mnogo će više sličiti drugim mislima nego bilo kojoj životinji. Čak i ako neka mentalna stanja jesu poput slika, većina mentalnih reprezentacija zasigurno nije. Kako bi izgledala slika koja odgovara misli 'Aristotel je osnivač logike, a Euklid geometrije'?

Dakle, veza između simbola i označenog nije bazirana na sličnosti, ali moguće je da se radi o uzročnoj vezi. Neki su događaji prirodni znakovi drugih. Uzmimo primjer instrumenata. Mjerač potrošnje goriva instrument je ako postoji pouzdana veza između očitavanja na mjerачu i količine goriva u spremniku. To je ono što

simbolu na mjeraču daje značenje 'četvrt pun'. Tako je Peterovo unutrašnje stanje simbol za pauka samo ako pouzdano kovarira s prisutnošću pauka u njegovoj blizini. Veza između simbola i označenog veza je između unutrašnje strukture i njenog vanjskog korelata – značajke okoliša koja aktivira unutrašnju strukturu. Međutim, ni takva interpretacija vjerojatno nije zadovoljavajuća – ona se najviše oslanja na percepciju. Mnogo se mojih misli o vinu javlja upravo zato što nemam vina. Kritični je problem što se čini da nam takva interpretacija onemogućuje da pravimo pogreške, a sigurno je da to radimo. Ako je Peter pomalo arahnofobičan i njegovi ga prijatelji plaše vjernim imitacijama paukova, on će često pomisliti 'Pauk!!' kad pauka nema u blizini. On pogrešno interpretira svoju okolinu. Prema kovarijacijskom pogledu na vezu između simbola i označenog, njegovo tumačenje ne bi bilo pogrešno jer njegove misli o paucima kovariraju s kategorijom paukova ili njihovih imitacija. Stoga one ipak nisu simboli paukova; njihov je predmet šira kategorija pojava koje izgledaju kao pauci (uključujući prave pauke, gumene igračke, itd.). Budući da Peter pomisli 'Pauk!!' samo kad je suočen s nečime što izgleda kao pauk, on nije pogriješio.

David Papineau i Ruth Millikan predložili su alternativno gledište na vezu između simbola i označenog bazirano na biološkoj funkciji. Recimo, biološka je funkcija uzorka na oštrigarovim jajima sakrivanje – ta su jaja *kamuflirana*. Daleko su veći bili izgledi da će se izleći ona jaja koja su grabežljivci teže uočavali na uobičajenoj podlozi od pijeska i mulja. Ova selektivna povijest omogućuje nam ustvrditi da je biološka funkcija tog uzorka kamuflaža. Uzorak na svakom pojedinom jajetu ima istu funkciju, premda nema nužno isti učinak. Svrha je uzorka sakriti jaje i kad je ono ionako uočeno te čak i kad je iznimno lako uočljivo, npr. jer ga je roditelj izlegao na bijelom pijesku, gdje će se isticati. Slično tome, i misli imaju biološke funkcije. Njihova je funkcija upravljati ponašanjem koje prilagođava organizam nekom specifičnom obilježju okoliša. Vervet majmuni proizvode specifične zvukove kad uoče leoparda i njihove misli kojima prepoznaju leoparda doista se *odnose* na leoparda jer im je funkcija prilagoditi ponašanje majmuna prisutnosti leoparda u okolišu. Majmuni s dispozicijom da se hitro uzveru na stablo



96 nakon što su ugledali leoparda imali su veće šanse za preživljavanje nego majmuni bez iste dispozicije. Takva reakcija ima značenje 'leopard' čak i kad se radi o lažnoj uzbuni, budući da sama dispozicija postoji kao rezultat selekcije u svrhu izbjegavanja leoparda.

Ovaj pogled na značenje, odnosno vezu između simbola i svijeta, ima neke vrlo primamljive karakteristike. On objašnjava zašto kažemo da se majmun boji leoparda, a ne leoparda i njemu sličnih pojava, premda bi majmun jednako reagirao na imitacije leoparda koje su konstruirali bihevioralni ekolozi. Lažni leopardi nisu igrali nikakvu ulogu u evoluciji majmuna i njihovog ponašanja pri bijegu, tako da se majmunski zov upozorenja odnosi isključivo na leoparda, a ne na njima slične pojave. Takav pogled na simbole objašnjava kako su moguće pogrešne reprezentacije – ono je podbačaj funkcije. Ako patka preleti iznad pileta i aktivira njegovu reakciju na jastreba te ono u strahu pobjegne, to je pile pogrešno reprezentiralo svoj okoliš. Njegovo unutrašnje stanje u tom slučaju ne ispunjava svoju selekcijsku ulogu izbjegavanja jastreba. Ovo posljednje vrlo je važno. Mnogi u ovom polju pogrešnu reprezentaciju smatraju kobnim kamenom spoticanja za uvriježena stajališta. Tvrdi da je greška, ili pogrešna reprezentacija, *normativni* pojam, a normativne tvrdnje ne mogu se definirati u činjeničnim terminima. Teorija značenja koja unosi funkcionalne koncepte iz biologije izbjegla je taj problem. Funkcionalne činjenice jesu činjenice o selekcijskoj povijesti tog organa. One su prirodne činjenice.

## ZNANOST I OGLEDALO FIZIKE

Do 1970-ih (a možda i kasnije) u filozofiji znanosti dominirali su primjeri iz fizikalnih znanosti, posebno fizike. Standardni primjeri smjene teorija uključivali su kopernikansku revoluciju, tranziciju od newtonovskih predodžaba prostora i vremena do onih relativističkih, te ponekad revoluciju u atomskoj fizici, gdje je ustanovljena kvantna mehanika. To nisu bili jedini primjeri, ali oni su temeljni te postoji mnogo drugih primjera preuzetih iz fizikalnih znanosti. Takvi primjeri podupirali su ideju da je glavna značajka

znanosti formuliranje općih zakona: malog skupa beziznimnih općih principa koji karakteriziraju znanstvenu domenu.

Unutar empirističke tradicije, čiji je primjer Nagelov klasik 'Struktura nauke' (Nagel, 1961.), dosta se raspravljalo o prirodi tih općih principa: Radi li se o točnim opisima prirode kakva ona zaista jest ili o kompaktnim sažecima fenomena? Bez obzira na različite predodžbe generalizacija, zajedničko im je da se znanost njima koristila. Cilj znanosti bio je pronaći i rafinirati takve generalizacije. Taj je fokus stimulirao određenu predodžbu epistemologije znanosti: Znanstveno jamstvo izvedeno je iz činjenice da te generalizacije, zajedno s uredno specificiranim graničnim uvjetima, iznose kvantitativna i često vrlo precizna predviđanja. Ponekad su ona rezultat specifičnih manipulacija eksperimentima. Ponekad su rezultat prirodnih eksperimenata, kao u proslavljenom otkriću Neptuna određenjem njegove lokacije iz perturbacija u Uranovoj orbiti. U svakom slučaju, težina dokaza ovisi o kvantitativnom predviđanju. Konačno, taj fokus na fiziku potakao je određenu sliku jedinstva znanosti. Fizika je *bazni slučaj*: teorija svega. Teorije specifičnih znanstvenih domena – kemije i biologije – tek su posebni slučajevi fizikalnih sustava, a njihove će se generalizacije ispostaviti posebnim slučajevima fizikalnih generalizacija. Među ranim trijumfima newtonovske mehanike bila je demonstracija da su Keplerovi zakoni kretanja planeta manje-više njezin poseban slučaj. Ta je demonstracija uzeta kao ogledni primjer veze između fizike i specifičnih znanosti s ograničenom domenom.

Od kasnih 1960-ih empiristička tradicija u filozofiji znanosti našla se pod žestokom paljbom (vidi Lakatos i Musgrave 1970.), a fokus na fizikalne znanosti bio je zajednički element u konkurentnim objašnjenjima znanosti koja su željela zamijeniti empirizam. Karl Popper (1959., 1963.), Imré Lakatos (1970.), kao i tradicija koju su ustanovili, služili su se primjerima iz fizike: Regresivni istraživački programi Imréa Lakatosa nisu se fokusirali na idealističku morfologiju Richarda Owena (1848., 1849.) iz sredine devetnaestog stoljeća niti na britanski otpor klasičnoj genetici početkom dvadesetog stoljeća. Thomas Kuhn započeo je svoj rad Kopernikanskom revolucijom (1957.), a njegova izobrazba kao povjesničara

98 fizike prožima 'Strukturu znanstvenih revolucija' (Kuhn, 1962.). Falsifikacionistička tradicija, Kuhn i nagli ekscentrik Paul Feyerabend (1975.) osporavali su mnogo toga u neopozitivističkoj tradiciji promišljanja o znanosti. Njihov prikaz znanosti i njezine povijesti naglašavao je diskontinuitet umjesto glatkog, postupnog napretka. Pri znanstvenim revolucijama stare se teorije pobijaju, istiskuju i zamjenjuju. Međutim, ti kritičari neopozitivizma nisu osporavali njegovu preokupaciju fizikom i fizikalnom kemijom, niti (s djelomičnom iznimkom Kuhna) preokupaciju univerzalnim generalizacijama i preciznim kvantitativnim predviđanjima.

Biologija, a posebno evolucijska biologija, ipak se ne uklapa u takvu sliku znanosti. Grane biologije koje proučavaju cijele organizme ne koriste se malim skupovima beziznimnih općih principa koji omogućuju precizna predviđanja bioloških fenomena. Ekologija i evolucijska biologija eksplanatorno su jake: One objašnjavaju, na primjer, ranjivost autohtonih vrsta ptica koje su bile ugrožene uvozom hermelina na Novi Zeland. Te su ptice evoluirale u okolišu bez grabežljivaca koji žive na tlu ili pronalaze plijen pomoću mirisa. Ali ekologija i evolucijska biologija rijetko nam omogućuju da dođemo do preciznih kvantitativnih predviđanja. U biologiji postoje generalizacije, a jedna je od njih krhkost otočnih ekosustava i sklonost otočnih vrsta izumiranju. Ali generalizacije ove vrste uključuju iznimke i nisu kvantitativne: One ne sliče znatno Boyleovom zakonu. Biolozi otkrivaju uzročne mehanizme poput prirodne selekcije, kompetitivne ekskluzije, ekološke sukcesije te genske replikacije i transkripcije. No učinci tih uzročnih mehanizama ovise o kontekstu koji varira s obzirom na prostor i vrijeme, stoga se otkriće mehanizama ne može poistovjetiti s beziznimnim pravilnostima koje su posljedica djelovanja tih mehanizama. Postoje generalizacije o evoluciji na otocima, na primjer: Velike životinje postaju sve manje, a male sve veće. Ali takve generalizacije podrazumijevaju mnogo iznimaka.

Biologija se loše uklapa u ovu jednostavnu predodžbu jedinstva znanosti. Kemijska svojstva poput kiselosti označavala su, ili se mislilo da označavaju, neko jedinstveno fizikalno svojstvo odgovorno za fenomenološka svojstva kiselina. Čak je i u kemiji

vjerojatno da je veza između kemijskih i fizičkih svojstava često prilično kompleksna, ali ta je kompleksnost prvo postala očita u biologiji, jer stanična i molekularna biologija ne odgovaraju redukcijском modelu predloženom na primjeru kiselosti (Kitcher, 2003.). Stanice nisu čudotvorne: njihove su biološke aktivnosti ograničene fizikalnim principima. Utoliko je fizika doista teorija svega. Ali veza između, recimo, koncepta dominantnog gena i molekularnih mehanizama odgovornih za neizraženost jedne polovice para heterozigotnih alela u fenotipu doista ispada vrlo kompleksna. Konačno, povijest biologije ne svodi se na niz smjena i revolucija. U njoj se manifestira postupni napredak. Sve se znanosti ponekad nađu na pogrešnom tragu i zahtijevaju određena preispitivanja, ali povijest stanične biologije, fiziologije, genetike ili čak evolucijske biologije ne obiluje velikim obratima temeljnih doktrina usporedivim s, primjerice, revolucijom u tektonici ploča u sklopu geologije. Ukratko, teško je istovremeno ozbiljno sagledati biologiju kao znanost i prihvatiti predodžbu znanosti deriviranu iz fizikalnih paradigmi. Filozofi su se podijelili u oba smjera. Alex Rosenberg najprominentniji je među onima koji su prihvatili fizikalnu predodžbu znanosti i, posljedično, da neke komponente biologije ne zadovoljavaju standarde te predodžbe (Rosenberg, 1994.). John Dupré najprominentniji je suvremenik koji odbacuje sliku znanosti u ogledalu fizike temeljem toga što ne pristaje biologiji (Dupré, 2002.). Većina onih koji se bave filozofijom biologije bliža je Dupréovom nego Rosenbergovom stajalištu: Oni smatraju evolucijsku biologiju paradigmom uspješne znanosti, te je stoga predodžba znanosti bazirana na fizici naprosto preuska. Ipak, izostaje konsenzus o tome što točno ne valja s fizikalnim modelom, niti na koji bi ga način trebalo proširiti.

Da zaključim, filozofija evolucijske biologije djeluje kao neka vrsta dvosmjerne pumpe. Ona pumpa filozofiju u evolucijsku teoriju jer se tijekom prošlog stoljeća unutar znanosti o životu pojavilo mnogo teških problema u vidu interpretacije, klarifikacije i integracije, izniklih iz nevjerojatnog dinamizma znanosti o životu tijekom prošlog stoljeća. Ona također u filozofiju pumpa evolucijsku biologiju u obliku niza primjera, oruđa i modela koji možda mogu

100 biti prilagođeni kako bi unaprijedili filozofske zadaće. Za daljnje čitanje o ovoj temi prije svega preporučujem Richarda Dawkinsa: 'Prošireni fenotip' (1982.) njegova je najbolja i najsuptilnija obrana genske selekcije, dok je 'Uspon na planinu nevjerojatnoga' (1996.) suzdržana i uvjerljiva obrana gradualizma. Oba su djela predivno napisana, iako se u 'Proširenom fenotipu' u većoj mjeri koristi stručnom terminologijom. Za Gouldova stajališta može se konzultirati 'Struktura evolucijske teorije' (2002.), koja je prilično čitljiva iako je užasno duga, a dobar dio suhog povijesnog materijala može se preskočiti. 'Evolucija darvinizma', koju su napisali Davida Depew i Bruce Weber (1995.) dobar je pregled povijesnog razvoja sintetičke i postsintetičke evolucijske biologije. Dvije knjige Dana Dennetta, 'Darwinova opasna ideja' (1995.) i 'Evolucija slobode' (2003.), izvrsni su primjeri vrijednosti evolucijskih uvida unutar same filozofije. 'Seks i smrt: uvod u filozofiju biologije', čiji smo autori Paul Griffiths i ja (1999.), znatno detaljnije pokriva mnoga pitanja iz ovog eseja, kao i druge teme.

LITERATURA

- Burt, A. and R. Trivers. (2005). *Genes in Conflict: The Biology of Selfish Genetic Elements*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Cain, A. J., and P. M. Sheppard. (1950). 'S election in the polymorphic and snail *Cepaenemoralis*'. *Heredity* 4: 275–294.
- (1952). 'The effects of natural selection on body colour in the land snail *Cepaenemoralis*'. *Heredity* 6: 217–231.
- (1954). 'Natural selection in *Cepaenemoralis*'. *Genetics* 39: 89–716.
- Carroll, R. L. (1997). *Pattern and Process in Vertebrate Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cracraft, J. and M. Donoghue (eds.). (2004). *Assembling the Tree of Life*. Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R. (1976). *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- (1982). *The Extended Phenotype*. Oxford: Oxford University Press.
- (1996). *Climbing Mount Improbable*. New York: W.W.Norton.
- (2004). *The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Life*. London: Weidenfeld and Nicolson.
- Dennett, D. C. (1995). *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. New York: Simon and Schuster.
- (2003). *Freedom Evolves*. New York: Viking.
- Depew, D. and B. H. Weber. (1995). *Darwinism Evolving: Systems Dynamics and the Genealogy of Natural Selection*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Dobzhansky, T. (1937). *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Dupre, J. (2002). *Humans and Other Animals*. Oxford: Clarendon Press.
- Eldredge, N. (1995). *Reinventing Darwin*. New York: John Wiley and Sons.
- Eldredge, N. and S.J. Gould. (1972). 'Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism'. In: T. J. Schopf (ed.): *Models in Paleobiology*, 82–115. San Francisco: Freeman, Cooper.
- Feyerabend P.K. (1975). *Against Method*. London: New Left Books.
- Fisher, R. A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Fisher, R. A. and E. B. Ford. (1947). 'The spread of a gene in natural conditions in a colony of the moth *Panaxia dominula* L'. *Heredity* 1: 14–174.
- Gould, S. J. (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Gould, S. J. and E. A. Lloyd. (1999). 'Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism?'. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96:11904–11909.
- Griffiths, P. E. (2002). 'Molecular and developmental biology'. In: P. K. Machamer and M. Silberstein (eds.): *The Blackwell Guide to the Philosophy of Science*, 252–271. New York: Blackwell.
- Griffiths, P. E. and R. D. Gray. (1994). 'Developmental systems and evolutionary explanation'. *Journal of Philosophy* 91, no. 6:277–305.
- Griffiths, P. E. and E. Neumann-Held. (1999). 'The many faces of the gene'. *BioScience* 49, no. 8: 656–662.
- Godfrey-Smith P. (2000). Information arbitrariness and selection: Comments on Maynard Smith. *Philosophy of Science* 67: 202–207.
- Haldane, J. B. S. (1931). 'A mathematical theory of natural and artificial selection. Pt. VIII. Metastable populations. *Transactions of the Cambridge Philosophical Society* 27: 137–142.

- 102 —Hull, D. L. (1988). *Science as a Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Joyce, R. (2006). *The Evolution of Morality*, Cambridge, MA: MIT Press.
- Kettlewell, H. B. D. (1955). 'Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera'. *Heredity* 9: 323–342 (1956). Further selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* 10: 287–301.
- Kitcher, P. (2003). *In Mendel's Mirror: Philosophical Reflections on Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Kuhn, T. (1957). *The Copernican Revolution*. Cambridge MA: Harvard University Press.
- (1962). *The Structure of Scientific Revolutions*. Chicago: University of Chicago Press.
- Lakatos, I. (1970). 'Falsification and the methodology of scientific research programmes'. In: I. Lakatos and A. Musgrave (eds.): *Criticism and the Growth of Knowledge*, 91–195. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lakatos, I. and A. Musgrave (eds.) (1970). *Criticism and the Growth of Knowledge*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lewontin, R. C. (1970). 'The units of selection'. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 1–14.
- Maynard Smith, J. (2000a). 'The concept of information in biology.' *Philosophy of Science* 67: 177–194.
- (2000b). 'Reply to commentaries'. *Philosophy of Science* 67: 214–218.
- Mayr, E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Millikan, R. (1989a). 'Biosemantics'. *Journal of Philosophy* 86: 281–297.
- (1989b). In defense of proper functions. *Philosophy of Science* 56: 288–302.
- Nagel, E. (1961). *The Structure of Science: Problems in the Logic of Scientific Discovery*. London: Routledge and Kegan Paul.
- Owen, R. (1848). *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. London: Voorst.
- (1849). *On the Nature of Limbs*. London: Voorst.
- Oyama, S. (1985). *The Ontogeny of Information*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Oyama S., P. E. Griffiths and R. D. Gray (eds.) (2001). *Cycles of Contingency: Developmental Systems and Evolution*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Papineau, D. (2003). *The Roots of Reason: Philosophical Essays on Rationality, Evolution, and Probability*. New York: Oxford University Press.
- Popper, K. R. (1959). *The Logic of Scientific Discovery*. London: Hutchinson.
- (1963). *Conjectures and Refutations*. London: Routledge and Kegan Paul.
- Rosenberg, A. (1994). *Instrumental Biology or the Disunity of Science*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ruse, M. (1986). *Taking Darwin Seriously: A Naturalistic Approach to Philosophy*. Oxford: Blackwell.
- (2007). *Charles Darwin*. Oxford: Blackwell.
- Sarkar, S. 2000. 'Information in genetics and developmental biology: Comments on Maynard Smith'. *Philosophy of Science* 67: 208–213.
- Simpson, G. G. (1944). *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.
- (1953). *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Sober, E. (1984). *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Sober, E., and D. S. Wilson. (1998). *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Stebbins, G. L. (1950). *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press.

- Sterelny, K. (2000). 'The 'genetic program' program: A commentary on Maynard Smith on information in biology'. *Philosophy of Science* 67: 195–201.
- (2003). *Thought in a Hostile World*. New York: Blackwell.
- Sterelny, K. and P. E. Griffiths. (1999). *Sex and Death: An Introduction to Philosophy of Biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Williams, G. C. (1966). *Adaptation and Natural Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- (1992). *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*. New York: Oxford University Press.
- Wright, S. (1931). 'Evolution in Mendelian populations'. *Genetics* 16: 97–159.
- (1932). 'The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution'. *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics* 1: 356–366.