

# Klasifikacijske enigme, kontingentnost, konvergentnost: studija slučaja Burgess Shale

---

Rogić, Lucija

Master's thesis / Diplomski rad

2024

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Rijeka, Faculty of Humanities and Social Sciences / Sveučilište u Rijeci, Filozofski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:186:656763>

Rights / Prava: [Attribution 4.0 International](#)/[Imenovanje 4.0 međunarodna](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-12-01**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the University of Rijeka, Faculty of Humanities and Social Sciences - FHSSRI Repository](#)



**SVEUČILIŠTE U RIJECI**  
**FILOZOFSKI FAKULTET U RIJECI**  
**ODSJEK ZA FILOZOFIJU**

**Lucija Rogić**

**KLASIFIKACIJSKE ENIGME, KONTINGENTNOST, KONVERGENTNOST:**  
**STUDIJA SLUČAJA BURGESS SHALE**  
**(DIPLOMSKI RAD)**

**Rijeka, 2024.**

**SVEUČILIŠTE U RIJECI**  
**FILOZOFSKI FAKULTET**  
**ODSJEK ZA FILOZOFIJU**

**Lucija Rogić**

**JMBAG: 0009084499**

**KLASIFIKACIJSKE ENIGME, KONTINGENTNOST, KONVERGENTNOST:**  
**STUDIJA SLUČAJA BURGESS SHALE**  
**(DIPLOMSKI RAD)**

**Diplomski studij: Sveučilišni dvopredmetni diplomski studij filozofije (nastavnički  
smjer) i pedagogije**

**Mentor: Prof. dr. sc. Predrag Šustar**

**Rijeka, 7.7.2024.**

## **IZJAVA O AUTORSTVU DIPLOMSKOG RADA**

Ovime potvrđujem da sam osobno napisala rad pod naslovom: KLASIFIKACIJSKE ENIGME, KONTINGENTNOST, KONVERGENTNOST: STUDIJA SLUČAJA BURGESS SHALE, te da sam njegova autorica.

Svi dijelovi rada, nalazi i ideje koje su u radu citirane ili se temelje na drugim izvorima (mrežnim izvorima, literature i drugom) u radu su jasno označeni kao takvi te adekvatno navedeni u popisu literature.

Ime i prezime studenta: Lucija Rogić

Datum: 7.7.2024.

Vlastoručni potpis: \_\_\_\_\_

## Sadržaj

1. Uvod .....	1
2. Studija slučaja Burgess Shale .....	3
2.1. Uvod.....	3
2.2. Otkriće <i>Burgess Shalea</i> , mjesto, vrijeme radnje i glavni likovi .....	5
2.3. Čuda Burgess Shalea i taksonomska enigma <i>Marrella splendens</i> .....	6
2.4. Što je problem i koje je njegovo rješenje? .....	13
3. Teza evolucijske kontingencije.....	18
3.1. Uvod.....	18
3.2. Priroda evolucijske biologije i određenje kontingencije.....	18
3.3. Što sve ukazuje na kontingenciju?.....	20
3.4. Premotavanje vrpce života .....	25
3.5. Eksperimentalna podrška tezi kontingencije evolucije .....	26
3.5.1. Travisano experiment .....	27
3.5.2. Santos-Lopez experiment .....	28
4. Teza evolucijske konvergencije .....	30
4.1. Uvod.....	30
4.2. Pozadina i određenje konvergencije .....	31
4.3. Argument za konvergenciju .....	32
4.4. Premotavanje vrpce života .....	39
4.5. Eksperimentalna podrška tezi.....	40
4.5.1. Losos eksperiment .....	41
4.5.2. Meyer eksperiment .....	42
5. Nastavak rasprave .....	43
5.1. Uvod.....	43
5.2. Izvori kontingencije i ovisnost i neovisnost o izvoru .....	43
5.3. Konvergentna evolucija kao izazov za kontingenciju .....	45

<b>5.4. Burgess Shale i vrpca života .....</b>	<b>48</b>
<b>5.5. Znanost i zakon .....</b>	<b>50</b>
<b>6. Zaključak .....</b>	<b>53</b>
<b>7. Popis literature .....</b>	<b>55</b>
<b>8. Prilozi .....</b>	<b>58</b>

## Sažetak

Cilj ovog rada je istražiti prirodu evolucijskih procesa kroz prizmu teorija evolucijske kontingencije i konvergencije. Analizom ključnih radova Stephena J. Goulda i Simona Conway Morrisa te korištenjem fosilnog nalazišta *Burgess Shale* kao studije slučaja, rad nastoji pokazati kako različiti faktori oblikuju evolucijske ishode.

Stephen J. Gould i Simon Conway Morris dva su istaknuta znanstvenika čije teorije pružaju različite perspektive na evolucijske procese. Gouldova teza o evolucijskoj kontingenciji naglašava ulogu kontingentnih i nepredvidljivih događaja u evoluciji, sugerirajući da bi ponavljanje evolucijskog procesa rezultiralo različitim ishodima. S druge strane, Morrisova teza o evolucijskoj konvergenciji sugerira da evolucija slijedi određene obrasce koji dovode do sličnih rješenja za slične probleme. Fosilno nalazište *Burgess Shale*, poznato po izuzetnoj očuvanosti mekih fosilnih zapisa iz kambrijskog razdoblja, pruža ključne dokaze za istraživanje ovih teorija.

Rad prikazuje analizu fosila *Burgess Shalea* kako bi se istražilo kako su različiti organizmi razvijali specifične tjelesne planove i prilagodbe kao odgovor na svoje okruženje. Proučavanje ovih fosila prikazuje kako kontingentni događaji i predvidljivi obrasci oblikuju evolucijske ishode te kako se teze Goulda i Morrisa primjenjuju na konkretne primjere. Ova analiza doprinosi razumijevanju složenosti evolucijskih procesa i pomaže u boljem shvaćanju uloge kontingencije i determiniranih obrazaca u oblikovanju života na Zemlji.

### Ključne riječi:

Teza evolucijske kontingencije, teza evolucijske konvergencije, *Burgess Shale*, *Marrella splendens*, premotavanje vrpce života, determinizam, prirodna selekcija, biološki zakoni.

## **Abstract**

The aim of this paper is to investigate the nature of evolutionary processes through the prism of theories of evolutionary contingency and convergence. By analyzing key works by Stephen J. Gould and Simon Conway Morris and using the Burgess Shale fossil site as a case study, the paper seeks to show how various factors shape evolutionary outcomes.

Stephen J. Gould and Simon Conway Morris are two prominent scientists whose theories provide different perspectives on evolutionary processes. Gould's evolutionary contingency thesis emphasizes the role of contingent and unpredictable events in evolution, suggesting that repeating the evolutionary process would result in different outcomes. On the other hand, Morris' evolutionary convergence thesis suggests that evolution follows certain patterns that lead to similar solutions to similar problems. The Burgess Shale fossil site, known for its exceptional preservation of soft fossil records from the Cambrian period, provides key evidence to investigate these theories.

The paper presents an analysis of Burgess Shale fossils to investigate how different organisms developed specific body plans and adaptations in response to their environment. The study of these fossils shows how contingent events and predictable patterns shape evolutionary outcomes and how the theses of Gould and Morris apply to concrete examples. This analysis contributes to the understanding of the complexity of evolutionary processes and helps to better understand the role of contingency and determinate patterns in shaping life on Earth.

## **Keywords:**

evolutionary contingency, evolutionary convergence, *Burgess Shale*, *Marrella splendens*, rewinding the tape of life, determinism, natural selection, biological laws.



## 1. Uvod

Filozofija znanosti bavi se proučavanjem temeljnih pitanja o prirodi znanstvenih istraživanja, uključujući njihove temelje, pretpostavke, metode, ciljeve i implikacije pojedinih znanstvenih disciplina. Filozofija biologije, grana filozofije znanosti, proučava temeljna pitanja i koncepte u biologiji, analizira teorijske osnove, metode i implikacije bioloških istraživanja, a fokusira se na evoluciju, genetiku, prirodu života, ekologiju, biomedicinu i metodološke aspekte, nastojeći razumjeti djelovanje i ograničenja bioloških znanosti (Odenbaugh, Griffiths, 2020).

Jedno od ključnih pitanja u filozofiji biologije odnosi se na prirodu evolucijskih procesa i njihovu predvidljivost. Ovdje se postavlja pitanje može li se evolucija promatrati kao skup determinističkih procesa vođenih prirodnom selekcijom ili je ona podložna kontingentnim i nepredvidljivim događajima. Ova rasprava postaje posebno zanimljiva u kontekstu fosilnog nalazišta *Burgess Shale*, koje pruža jedinstven uvid u raznolikost života tijekom kambrijske eksplozije, odnosno razdoblja brze evolucije mnogih novih vrsta, točnije, perioda naglog povećanja raznolikosti i složenosti organizama (Odenbaugh, Griffiths, 2020).

*Burgess Shale* fosilna zbirka predstavlja ključnu točku u raspravi o evolucijskoj konvergenciji i kontingenciji. Konvergencija se odnosi na neovisno nastajanje sličnih bioloških oblika i funkcija u različitim vrstama, što implicira da postoje univerzalni biološki zakoni koji vode evolucijske procese prema sličnim rješenjima. Suprotno tome, kontingencija naglašava ulogu kontingencije i nepredvidljivosti u evoluciji, sugerirajući da bi ponovljeni evolucijski procesi doveli do različitih ishoda svaki put.

Tema evolucijske konvergencije i kontingencije ostaje relevantna jer sukladno novijim istraživanjima i eksperimentima, obje teze nude vrijedne uvide u prirodu evolucijskih procesa. Ključne filozofske pozicije po pitanju ove teme uključuju Gouldovu tezu o evolucijskoj kontingenciji, koja naglašava nepredvidljivost evolucijskih ishoda, te Morrisovu tezu o evolucijskoj konvergenciji, koja sugerira da evolucija slijedi određene obrasce i vodi ka sličnim rješenjima za slične probleme.

U drugom poglavlju ovog rada prikazat ću studiju slučaja *Burgess Shale* koju započinjem opisom ključnih karakteristika ovog fosilnog nalazišta koje pobuđuju interes za njegovo proučavanje. Prva karakteristika odnosi se na to što fosilno nalazište *Burgess Shale* pruža uvid u proučavanje drevnog života kambrijske ere, za vrijeme velike kambrijske

eksplozije. Druga se karakteristika odnosi na to da je *Burgess Shale* nalazište najplodonosnije nalazište mekih fosilnih zapisa. U nastavku dajem pregled otkrića i dinamike istraživanja na ovom fosilnom nalazištu. U sljedećem poglavlju objašnjavam izazove s kojima se znanstvenici tijekom istraživanja susreću, a nazivaju ih *taksonomskim enigmama* te dajem njihov opis. Za ilustraciju problema u ostatku poglavlja koristim primjer *Marrella splendens*. U završnom dijelu drugog poglavlja ekspliciram problem *taksonomskih enigmi* koji se očituje u tome što *Burgess Shale* pokazuje iznenadnu pojavu vrlo sofisticiranih organizama bez povezanosti s jednostavnijim evolucijskim predcima. Također objašnjavam koncept ljestvi napretka kao evolucije od jednostavnog do kompleksnog te koncept stošca rastuće raznolikosti.

U trećem poglavlju iznosim Gouldovu tezu evolucijske kontingencije. Poglavlje započinjem s njegovim razumijevanjem evolucijske biologije i određenja kontingencije. Nastavljam s iznošenjem i analizom Gouldovog argumenta u prilog tezi te na kraju predstavljam eksperimentalne podrške tezi u okviru Travisano eksperimenta te Santos- Lopez eksperimenta.

U četvrtom poglavlju iznosim Conway Morrisovu tezu evolucijske konvergencije koja započinje njegovim određenjem konvergencije nakon čega iznosim i analiziram argument u prilog tezi, a poglavlje zaokružujem s Losos eksperimentom i Meyer eksperimentom kao eksperimentalne podrške tezi.

Peto poglavlje rezervirano je za nastavak rasprave koja ide u nekoliko smjerova među kojima sam izdvojila raspravu o izvorima kontingencije i ovisnosti kontingencije o izvorima, raspravu o tome je li postojanje konvergentne evolucije izazov za kontingentnu evoluciju, rasprava o ponovnom puštanju vrpce života, a poglavlje završavam Gouldovim poimanjem zakona i znanosti.

## 2. Studija slučaja Burgess Shale

### 2.1. Uvod

*Burgess Shale*, fosilno nalazište locirano na Stjenjaku (*Rocky Mountains*) u provinciji Britanska Kolumbija u Kanadi, pripada razdoblju srednjeg kambrija dok se njegova starost procjenjuje na 520 milijuna godina (Garcia- Bellido, Collins, 2011; Conway Morris, 1998). Ono je područje interesa mnogih znanstvenika zbog dva ključna razloga.

Primarni razlog leži u činjenici da fosilno nalazište *Burgess Shale* omogućava znanstvenicima detaljan uvid u biološku raznolikost i evolucijske procese tijekom kambrijske ere, posebice tijekom fenomena poznatog kao kambrijska eksplozija. Naime, kambrijska era značajna je faza u geološkoj povijesti Zemlje koja se odvijala prije otprilike 541 milijuna godina i trajala je oko 53 milijuna godina. Kambrijska era predstavljala je plodno tlo za razvoj velikog broja raznovrsnih životinja s obzirom na to da eru karakterizira relativno topla klima, kontinenti okupljeni na južnoj hemisferi prekriveni plitkim morima i grebenima, a okruženi dubljim morima što predstavlja okoliš idealnih uvjeta za razvoj i diverzifikaciju morskog života. Ključan događaj u ovoj fazi povijesti života na Zemlji predstavlja kambrijska eksplozija, period u kojem se dogodila brza evolucija i pojava velikog broja novih vrsta i iznenadni porast raznolikosti i kompleksnosti organizma. Ovo razdoblje značajno je po pojavi većine glavnih skupina životinja poput člankonožaca (koji su preteča kukaca, paukova i rakova), mekušaca (predci puževa i školjkaša) i bodljikaša (predci morskih zvijezda i ježinca), koje se po prvi puta pojavljuju u fosilnim zapisima (Hazen, 2013).<sup>1</sup>

Sekundarni razlog zbog kojeg *Burgess Shale* privlači znanstveni interes je činjenica da ovo nalazište predstavlja najplodonosnije fosilno nalazište poznato po iznimno kvalitetnoj očuvanosti mekih fosilnih dijelova. Preciznije, fosilni zapisi gotovo uvijek pričaju priče o tvrdim dijelovima organizama koji često otkrivaju vrlo malo informacija s obzirom na to da većina tadašnjih životinja nema tvrde dijelove tijela. Ono što ovo nalazište čini vrlo interesantnim je to što obiluje mnoštvom dokaza mekih fosilnih dijelova organizma koji pružaju uvid u brojne aspekte života na Zemlji koji nisu očuvani u fosilima tvrdih dijelova tijela. Fosilni zapisi mekih dijelova tijela omogućavaju rekonstrukciju organskih sustava, tjelesne građe, kretanja, funkcije, ponašanja i prilagodbe okolini različitih životinja što *Burgess*

---

<sup>1</sup> Detaljnije implikacije kambrijske eksplozije biti će predstavljene u poglavlju 2.4.

*Shale* nalazište čini iznimno plodonosnim tлом za proučavanje i razumijevanje razvoja života na Zemlji i njegove evolucije (Briggs, 2014; Gould 1998; Briggs, Erwin, Collier, 1994).<sup>2</sup>

Fosilizacija mekih dijelova tijela vrlo je neuobičajen oblik fosilizacije koji se može dogoditi samo u posebnim uvjetima. Tajna uspješne fosilizacije mekih dijelova tijela skrivena je u mreži mnoštva faktora. Jedan od njih je činjenica se fosili *Burgess Shalea* nisu brzo sahranili u sedimentu već su se meka tikva neko vrijeme raspadala nakon čega se na njihovim izvanjskim dijelovima stvorio fini sloj mulja koji je spriječio njihovo daljnje ili potpuno raspadanje. Kada se sedimentacija dogodila i pretvorila u stijene, zaštitila je fosilne zapise od velikog broja faktora poput vode, kisika, topline pritiska, erozije ili lomljenja koji su mogli uzrokovati njihovo propadanje. (Gould, 1998). Također, kambrijska mora obilovala su sitno zrnatim sedimentom koji se taložio u uvjetima niske razine kisika što je dodatno pozitivno utjecalo na mogućnost očuvanja mekih fosilnih zapisa (Briggs, 2014). Sve ove sretne okolnosti koje se rijetko kada nalaze u kombinaciji, stoje kao ključni preduvjeti očuvanja mekih fosilnih dijelova (Gould, 1998). Važno je istaknuti kako su meki fosilni dijelovi sačuvani kao ugljični filmovi, odnosno organski ostaci izvornih kambrijskih životinja zbog čega zadržavaju iznimne detalje. Ovakvi detalji pružaju veoma dragocjen izvor informacija o podrijetlu i životu složenih morskih organizama kambrijske ere (Briggs, 2014), zbog čega *Burgess Shale* predstavlja opširan, izvršno dokumentiran prikaz povijesti i evolucije života na Zemlji, a njegovo istraživanje otkriva, mijenja i produbljuje ljudsko razumijevanje života i njegove evolucije (Gould, 1998).

Sukladno tome, u prvom dijelu ovog poglavlja u fokusu je otkriće *Burgess Shale* nalazišta i dinamika njegovog istraživanja. Drugi dio poglavlja bavi se zagonetkama koje predstavljaju životinje naziva *Ophabina regalis*, *Anomalocaris* i *Wiwaxia* s naglaskom na karakterističnu i najbrojniju životinju pronađenu na *Burgess Shale* nalazištu imena *Marrella splendens*. Treći dio bavi se problemom i pokušajem rješenja taksonomske misterije koju *Marrella* predstavlja te sistematizira probleme koji proizlaze iz izloženih zagonetki i misterija.

---

<sup>2</sup> Važno je istaknuti kako Burgess Shale nije jedino kambrijsko nalazište mekih fosilnih djelova. Neki od njih su Chengjiang (Yunnan, Kina), Sirius Passet (Peary Land, sjeverni Grenland), Emu Bay Shale (Otok Kangaroo, Australija) (Gould, 1998; Briggs, Erwin, Collier, 1994; ).

## 2.2. Otkriće *Burgess Shalea*, mjesto, vrijeme radnje i glavni likovi

Prve fosilne zapise *Burgess Shalea* pronalazi američki paleontolog Charles Doolittle Walcott 1909. godine, no svoja prva velika iskapanja počinje tek godinu nakon. U svom istraživanju pronalazi ukupno više od 65 000 fosilnih primjeraka različitih oblika života. Uzbuđen svojim otkrićima, objavljuje mnoštvo radova u kojima tumači interesantan i fantastičan spektar fosilnih zapisa životinjskog svijeta koja nadmašuje sve ranije pronađene (Gould, 1998).

Istraživanje i radove na nalazištu 1925. preuzima paleontolog i profesor geologije s Harvarda, Percy Edward Raymond čije je područje interesa istraživanje iznimno dobro očuvanih fosila i mekih tkiva trilobita. (Conway Morris, 1998). Na mjesto radnje sljedeći dolazi Alberto Simonetta, talijanski biolog koji reinterpretera pronađene člankonošce te ih pokušava smjestiti u njihove taksonomske skupine (Briggs, Erwin, Collier, 1994).

Geološki institut Kanade 1960. organizira ekspediciju, odnosno ponovno istraživanje *Burgess Shalea* koje naziva *Cambridge project*, a vodstvo ponovne istrage daje u ruke Harryju Blackmoreu Whittingtonu, britanskom paleontologu. Prvotni cilj projekta bio je pripremanje točnih opisa *Burgess Shale* životinja i priprema njihovih detaljnih ilustracija. Taj cilj mijenja činjenica da *Burgess Shale* fosili pokazuju kako se vrlo mali broj pronađenih životinja može smjestiti u naše definirane taksonomske skupine životinja. *Burgess Shale* obiluje čudnim i problematičnim životinjama koje se teško mogu smjestiti u današnje taksonomske skupine koljena (*phylum*). Važno je istaknuti kako koljeno ili *phylum* predstavlja treću kategoriju u taksonomskoj hijerarhiji, a svrha joj je podjela organizama na temelju osnovnih funkcionalnih i strukturalnih osobina (Campbell, Reece, 2005). Ovo fokus znanstvenika prebacuje na pokušaj uspostavljanja evolucijskih veza među običnim i neobičnim životinjama (Briggs, Erwin, Collier, 1994).

Istraživanje 1975. nastavlja Desmond Collins, Derek Briggs, Simon Conway Morris, James Eckert pri čemu otkrivaju nove formacije *Burgess Shalea* i preko tisuću primjeraka različitih fosila. Zanimljiva je činjenica da UNESCO 1981. *Burgess Shale* proglašava mjestom svjetske baštine, a nalazište postaje poznatije među znanstvenicima i općom populacijom 1989. objavom knjige *Wonderful life* Stephena Jay Goulda (Briggs, Erwin, Collier, 1994).

### 2.3. Čuda Burgess Shalea i taksonomska enigma *Marrella splendens*

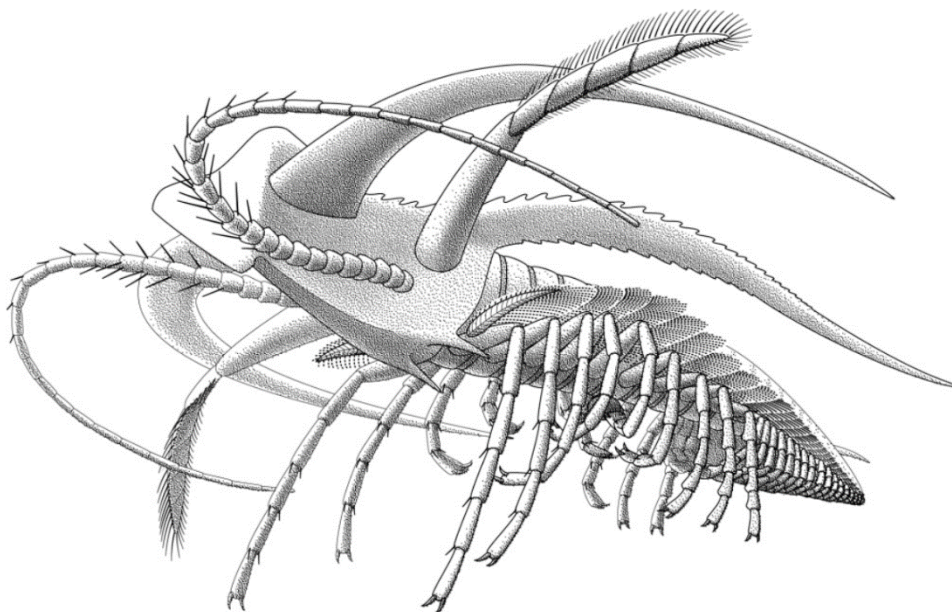
Kao što je ranije rečeno, *Burgess Shale* predstavlja obilje različitih oblika života. Neki od njih ključ su za razumijevanje rane evolucije velikih grupa životinja. Međutim, *Burgess Shale* također donosi i more primjeraka fosila do tada nepoznatih oblika života koji jasno i glasno odudaraju od svega što je tada bilo jasno definirano, odvojeno, klasificirano i pospremljeno u ljudske ladice znanja o živim bićima. *Ophabinia regalis*, *Anomalocaris*, *Wiwaxia* i *Marrella splendens* glavni su antagonisti koji unose nemir u temelje znanja i vode do kompletne revizije elementarnog znanja o povijesti života. Svaka od ovih životinja posjeduje specifične anatomske karakteristike. Neke od tih karakteristika jasno pripadaju jednoj taksonomskoj skupini dok u istom dahu druge anatomske karakteristike kompletno odudaraju od definiranih okvira iste taksonomske skupine što će detaljnije biti objašnjeno nešto kasnije u ovom poglavlju. Zbog ovakve kompleksnosti i konfuzije koja ju prati, ranije spomenute životinje predstavljaju „čuda“ *Burgess Shalea*, odnosno velike *taksonomske enigme* (Gould, 1998; Conway Morris, 1998; Briggs, Erwin, Collier, 1994).

*Ophabinia regalis* jedno je od čuda *Burgess Shale* nalazišta, pronađeno u samo desetak primjeraka. Njenu anatomsku strukturu karakterizira produljeno tijelo sastavljeno od nekoliko parnih segmenata bez prominentnih, kompleksnih i segmentiranih dodataka ili antena. Zbog ovih karakteristika prvotno je klasificirana u člankonošce. Međutim, vrlo važna karakteristika koja definira skupinu člankonožaca je upravo postojanje segmentiranih dodataka ili antena koji *Ophabiniji* nedostaju. Uz to, klasifikacijsku vatru potpiruje činjenica da *Ophabinija* posjeduje čak pet očiju i frontalnu mlaznicu koje odstupaju od definirajućih karakteristika člankonožaca (Gould, 1998; Conway Morris, 1998; Briggs, Erwin, Collier, 1994).

*Anomalocaris*, organizam okarakteriziran kao čudan škamp čije je segmentirajuće tijelo sastavljeno od dodataka za hranjenje. Ove karakteristike sugeriraju klasifikaciju u skupinu člankonožaca. Međutim, segmentirajuće tijelo i dodaci za hranjenje nisu anatomske karakteristike rezervirane isključivo za člankonošce. Iste karakteristike mogu posjedovati, kolutićavci, mekušci i neki kralježnjaci. Dodatan problem je što tijelo *Anomalocarisa* nema segmentirane dodatke, a usta su mu sastavljena od jedinstvenog kruga čeljusnih ploča što predstavlja specifične karakteristike koje uvelike odstupaju od člankonožaca. Zbog ovih razloga *Anomalocaris* biva klasificiranim kao čudnovata enigmatska životinja (Gould, 1998; Conway Morris, 1998; Briggs, Erwin, Collier, 1994).

*Wiwaxia*, mala životinja veličine 5 centimetara karakterizirana kao spljošteni ovalni kamenčić s jednostavnim tijelom prekrivenim pločama i bodljama. Zbog posjedovanja ploča i bodlji *Wiwaxia* je bila klasificirana kao mnogočetinaš koje posjeduju sličnu strukturu, međutim ona nema segmentirano tijelo i dlakave projekcije, određujuće karakteristike skupine mnogočetinaša. Njena čeljust pokazuje sličnost s čeljusti mekušaca, istovremeno nejasno nalikuje pužu, školjci i hobotnici no ništa od njenih karakteristika nije dovoljno slično ijednoj drugoj klasificiranoj vrsti te tako i ona završava u kategoriji čuda (Gould, 1998; Conway Morris, 1998; Briggs, Erwin, Collier, 1994).

Detaljan odgovor na pitanje kako i zašto ove životinje mogu toliko uzdrmati temelje našeg znanja o životu na Zemlji možemo dobiti od *Marrella splendens* (Slika 1.), najučestalije pronađene životinje *Burgess Shale* nalazišta. Njena anatomska struktura vrlo je specifična i sastoji se od dva para cefaličnih dodataka, od kojih se jedan par naziva antenama, a drugi plivaćim dodatkom. Uz to, posjeduje dva para medijalne cefalične kralježnice te dva para lateralne cefalične kralježnice, mnogo škržnih grana i barem devet pari hodajućih nogu. *Marrella splendens* ima krvožilni, probavni i živčani sustav, njena veličina varira od 2.5 do 19.3 milimetara te živi u kambrijskim morima (Garcia- Bellido, Collins, 2011).

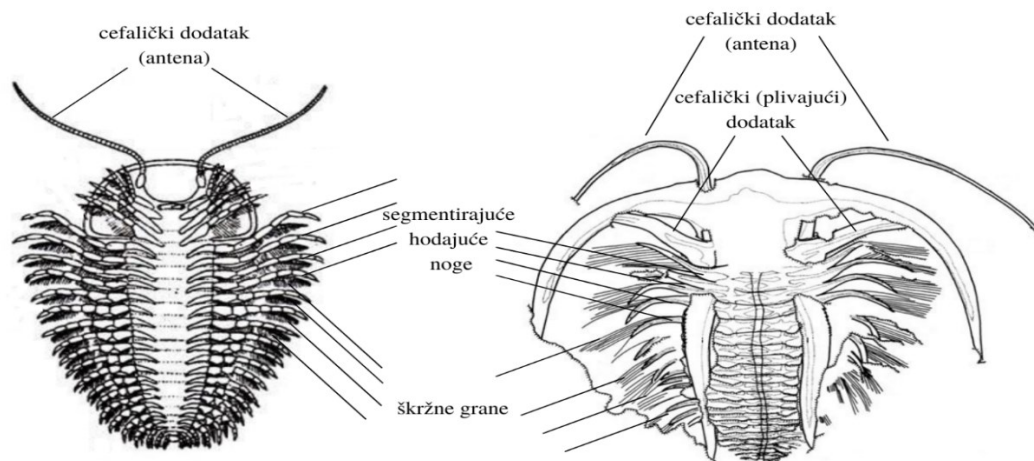


Slika 1. Rekonstrukcija *Marrella splendens*, (Walcott, 1912, prema Garcia- Bellido, Collins, 2011)

*Marrella splendens* po prvi puta izlazi iz svoje okamine i pojavljuje se kao skica male životinje u dnevniku Charlesa D. Walcotta 31. kolovoza 1909. uz napomenu „*Vani s Helenom*

i Stuartom skupljamo fosile iz formacije Stephen. Pronašli smo izvanredne primjerke filopod rakova<sup>3</sup>. Odnijeli velik broj primjeraka u kamp.“ (Walcott, 1912, prema Garcia- Bellido, Collins, 2011).

*Marrella* se ponovno pojavljuje u Walcottovim zapisima 2. kolovoza 1910. kada s članovima svoje obitelji pronalazi mnogo primjeraka *čipkastih rakova* što je ujedno i njegov, tada neformalni naziv za *Marrellu* kojoj kasnije dodjeljuje upravo to ime prema svom prijatelju i kolegi paleontologu Johnu Edmundu Marru (Garcia- Bellido, Collins, 2011). Walcott pronalazi čak dvanaest tisuća fosilnih zapisa *Marrelle* (Gould, 1998), a velika količina njegove fosilne zbirke čuvana je u Nacionalnom prirodoslovnom muzeju u Washingtonu (Briggs, 2014). Walcott ne samo da otkriva i započinje dokumentaciju najbrojnijeg i jednog od najčudnijeg organizma *Burgess Shalea* već i postavlja temelje za buduće proučavanje *Marrelle* i ostalih čudnovatih životinja kambrijske ere. Walcott tako u svom opisu *Marrelle* primjećuje kako ona ima segmentirano tijelo koje je moguće podijeliti u tri režnja te primjećuje kako ona posjeduje jedan, glavni par antena ispred njenih usta te još tri naknadna para antena iza. S obzirom na to da segmentirano tijelo i posjedovanje cefaličnih dodataka karakteristika koju dijele svi trilobiti,<sup>4</sup> *Marrellu* svrstava u koljeno člankonožaca i razred trilobita (Slika 2.) što konkretno predstavlja ranije spomenuti temelj za buduća proučavanja *Marrelle* (Gould, 1998; Conway Morris, 1998; Briggs, Erwin, Collier, 1994).



Slika 2. Morfološka obilježja trilobita (lijevo) (Gould, 1989), i *Marrelle* sp (desno) (Garcia- Bellido, Collins, 2011)

<sup>3</sup> Naziv za skupinu morskih rakova koji imaju karakteristične listolike redove škrga na jednoj grani svojih nogu (Gould, 1998).

<sup>4</sup> Najpoznatija i najčešće proučavana izumrla skupina morskih člankonožaca koje karakterizira segmentirano tijelo podijeljeno u tri režnja (Secher, 2024).



Međutim, dodatnim istraživanjem Walcott primjećuje učinjenu grešku, ono što je prvotno smatrao naknadnim parovima antena, zapravo su bile zgnječene noge. Greška je ispravljena, međutim, anatomska karakteristika posjedovanja dva para dodataka, odnosno antena, otvaraju vrata novim problemima s obzirom na to da one mogu biti povezane i objašnjene na mnoge i različite taksonomske načine (Gould, 1998).

Važno je istaknuti kako je Walcottova metodologija rada uključivala ilustriranje fosilnih zapisa korištenjem fotografije s obzirom na to da je smatrao kako su fosili očuvani kao spljoštene ravne površine. Zbog tog vjerovanja, Walcott je koristio samo one fosilne zapise koji su očuvani u najjednostavnijim ili najmanje zbunjujućim orijentacijama. Međutim, fosili *Burgess Shalea* nisu dvodimenzionalni objekti s obzirom na to da je određeni stupanj trodimenzionalnih struktura prisutan (Gould, 1998; Conway Morris, 1998).

Na njegov se rad nadovezuje Percy E. Raymond koji preispituje odnosno rekonstruira *Marrellu*. Ostaje pri Walcottovoj ideji da *Marrella* pripada redu člankonožaca međutim, s obzirom na to da do tada ni jedna objavljena ilustracija ne prikazuje „biramozne dodatke na cefalonu“ (Raymond, 1920, str 116), Raymond smatra kako *Marrella* jednostavno ne može biti trilobit, ali može biti njegov bliski srodnik. Također, Raymond otvara red *Marrellida* kako bi u njih svrstao određene trilobite koji imaju specifične morfološke karakteristike poput „cephalon s dugim genalnim i nuhalnim bodljama“ (Raymond, 1920, str 149), odnosno kako bi u taj red svrstao jednog jedinog predstavnika, *Marrellu splendens* (Raymond, 1920).

Sljedeću reinterpretaciju *Marrelle splendens* čini Alessandro M. Simonetta koji primjećuje kako se *Marrella* zaista ne uklapa u ni jednu do tad utvrđenu skupinu člankonožaca zbog čega smatra da *Marrella* predstavlja poseban oblik nekog ranijeg člankonošca što objašnjava zašto njene specifične karakteristike nije moguće pronaći u ostalim postojećim grupama člankonošca (Simonetta, 1970).

Do sličnih zaključaka dolazi Whittington nakon opsežne i detaljne studije *Marrelle splendens*. Whittington nastavlja proučavanje zagonetne *Marrelle* na čak osamsto primjeraka njenih fosilnih zapisa (Gould, 1998), pri čemu uočava dosljedne i temeljne razlike karakteristika trilobita i *Marrelle*. Primjećuje kako su njene osnovne strukture poput segmentiranih hodajućih nogu i škržne grane vrlo slične trilobitima. Međutim, njene segmentirane hodajuće noge imaju šest odjeljaka, ali jedan ili dva segmenta manje od standardnog broja segmenata kod trilobita. S obzirom na tu karakteristiku, Whittington zaključuje kako *Marrella* ne može pripadati skupini trilobita (Conway Morris, 1998).

Sjetimo se Walcottove metodologije istraživanja fosila *Burgess Shale* kroz upotrebu fotografija zbog razumijevanja fosilnih ostataka kao dvodimenzionalnih struktura. Whittington se nije slagao s tim viđenjem te je u svom istraživanju koristio metodu u kojoj kemijskim procesom izvorni ugljik na površini fosilnog zapisa mijenja silikatima aluminijevog oksida i kalcija što stvara reflektirajući sloj čime pokazuje kako su fosili *Burgess Shalea* zapravo trodimenzionalni objekti. No, fotografije dobivene upotrebom Whittingtonove metode istraživanja neće nas dovesti daleko jer tako stvoreni reflektirajući sloj reflektira svjetlost na različite načine i pod različitim kutovima što neće rezultirati vjerodostojnim fotografijama anatomije *Burgess Shale* fosila. S time na umu, Whittington svoju metodu istraživanja s fotografija prebacuje na crtež i primjerke fosila crta upotrebom „*camera lucida*“, odnosno istu spaja na mikroskop te sliku fosila projicira na ravnu površinu što mu omogućava direktno ilustriranje onoga što vidi. Whittington primjećuje kako se njegovi crteži ne podudaraju s Walcottovim fotografijama. U svom istraživanju *Marrelle*, Whittington nalazi samo dva para dodataka ili antena. S obzirom na to da ne pronalazi Walcottova tri dodatna para antena sugerira postojanje greške koja se dogodila zbog možebitnog retuširanja skica i fotografija, te zaključuje kako su one retuširane i to čak retuširane na način koji dodaje neke anatomske karakteristike koje su posebne i ključne klasifikacijske osobine. Walcottove fotografije retuširane su upravo zato što *Burgess Shale* fosili nisu fotogenični i jednostavno reflektiraju svjetlo na različite, zbunjujuće i netočne načine (Conway Morris, 1998, Gould, 1998). U znanosti postoji nebrojeno mnogo grešaka koje se događaju i koje su jasni pokazatelj kako su neizbježne. Također, u znanosti je sve hipoteza koja je u svakom trenu podložna opovrgavanju i bez obzira na količinu dokaza koji ju podržavaju, ni jedna hipoteza nije vječna i sigurna istina (Conway Morris, 1998).

Ponovno, greška je ispravljena, međutim zavrzlama koju izaziva *Marrella* sve je zapetljanija. Noge *Marrelle* nisu dovoljno trilobitne da bi bila trilobit, njene antene nisu poznate karakteristike člankonošca da bi mogla biti člankonožac, a Whittington mora pronaći njeno mjesto pod taksonomskim suncem iako posjeduje jedinstvene značajke koje ne pripadaju ni jednoj skupini tada znanih člankonožaca. Pod pritiskom objave knjige čini grešku, stavlja *Marrellu* u Stromerovu klasifikacijsku kategoriju *trilobitoidea*. S obzirom na to da uviđa kako je ta klasifikacijska skupina zapravo koš za sve ono na što znanstvenici još ne mogu odgovoriti, napušta tu ideju smatrajući kako fosili *Marrelle* skrivaju najzanimljiviju priču o evoluciji člankonožaca (Gould, 1998). Taksonomski problem *Marrelle* doživljava točku vrenja 1969.

godine kada ju Whittington preliminarno predstavlja na konferenciji paleontologa u Chicagu (Conway Morris, 1998).

Sidnie Milana Manton, utjecajna funkcionalna morfologinja, svoj je rad usmjerila na istraživanje lokomotornih funkcija člankonožaca, točnije insekata i mnogonošca poput stonoga te postala konzultant u proučavanju faune *Burgess Shalea*, a njen je rad značajno utjecao na daljnju interpretaciju života u kambrijskoj eri. Naime, Manton primjećuje kako su morfološki dizajn i anatomska arhitektura pronađenih člankonožaca vrlo različiti (Baron, 2011). To implicira da određena tjelesna karakteristika člankonožaca za koju se do sada smatralo da proizlazi iz evolucijske derivacije zajedničkog pretka zapravo to ne može biti bez obzira na to koliko karakteristike bile slične ili koliko se sličnima činile. Drugim riječima, svaka glavna skupina člankonošca razvila se iz neke vrste pretka koji nije zajednički svim člankonošcima, a slične su karakteristike njihovih različitih vrsta evoluirale samostalno i neovisno jedna od druge kao odgovor na pojavu zajedničke potrebe. Manton analizom anatomije člankonožaca otkriva osnovni, ali odvojeni identitet svake njihove zasebne skupine. Važno je istaknuti kako Manton člankonošce dijeli u četiri sljedeća tipa: kliještari (paukovi, škorpioni), rakovi (rakovi, kozice), uniramia (kukci i stonoge), troreznjaci. Manton zaključuje kako je svaka skupina toliko posebna da je nemoguće zaključiti kako je prijelaz iz bilo kojeg od njih mogao nastati (Conway Morris, 1998). Ovakav zaključak generira problem koji se očituje u tome što geološki zapisi *Burgess Shalea* obiluju člankonošcima koji ne mogu biti smješteni u ni jednu od četiri skupine. Također, jedinstveni anatomski dizajn dovodi do zaključka da životinje prisutne u *Burgess Shale* fauni stvaraju veliku taksonomsku poteškoću budući da novo otkrivene životinje ne pronalaze svoje mjesto na tada utvrđenom taksonomskom spektru.

Ponovno, *Marrella*, fascinantni člankonožac, predstavlja zagonetku za znanstvenike svojom kombinacijom specifičnih anatomskih karakteristika koje podsjećaju na trilobite (koji su izumrli) i rakove (koji su i danas prisutni u obliku morskih rakova, jastoga i škampa), ali u isto vrijeme ne pripada ni jednoj većoj skupini člankonožaca, niti posjeduje jasnog evolucijskog pretka niti sljedbenika što je čini *zoološkom enigmom* (Conway Morris, 1998). Enigma je sadržana u ideji da isti životni uvjeti rezultiraju pojavom organizama s toliko različitim i posebnim anatomskim dizajnom. Specifičnije, kako isti životni uvjeti mogu rezultirati kompletno drugačijim načinima prilagodbe, odnosno dovode do različitih evolucijskih odgovora koji zamućuju granice ne samo taksonomije života već i granice temeljnih načela evolucijske biologije (Gould, 1998).

Jedan od najjednostavnijih i najočitijih načina rješenja taksonomskog problema kojeg nam je detaljno izložila *Marrella splendens* je otvoriti nove taksonomske grane za životinje koje ne pripadaju ni jednoj od onih koje su nam dostupne i poznate. Vrlo privlačno rješenje, međutim ne bi trebalo biti moguće. Zašto? Taksonomska klasifikacija života bazira se na uočavanju sličnosti naizgled ili uistinu različitih organizama. Drugim riječima, taksonomija identificira, opisuje i klasificira organizme općenito, pa tako i one nove kroz usporedbu s onim poznatim. Uz to, taksonomska klasifikacija uočava odnose između sličnih ili različitih organizama. Ove dvije karakteristike taksonomije omogućavaju joj da unese red u osebujnu i poprilično, na prvi pogled zbunjujuću evolucijsku povijest. Taksonomska klasifikacija izraz je evolucijskog uređenja. Međutim, čuda *Burgess Shalea* unose kaos u pokušaj sistematizacije evolucijskih pothvata s obzirom na to da su životinje toliko različite od ičeg poznatog u klasifikacijskoj hijerarhiji da bi jednostavno trebale pripadati zasebnom redu. Međutim, klasifikacija je ustrojena tako da anatomske razlike skupina unutar istog reda ne bi trebale biti toliko različite da se životinja mora klasificirati kao zasebna vrsta izvan reda. Drugim riječima, loze jedne ili nekoliko vrsta ne mogu toliko daleko odstupati da bi bile rangirane kao poseban i različit red, a naša *Burgess Shale* čuda, iako ne bi smjela, svojom anatomskom jedinstvenošću toliko odstupaju od taksonomske logike (Gould, 1998; Aime et al, 2021).

Daljnijim razvojem znanosti klasična je taksonomija ubrzala svoj napredak usvajanjem novih molekularnih metoda i tehnika poput DNA barcoding-a. Ukratko, DNA barcoding naziv je za metodu koja pokušava ustanoviti DNK barkod koji predstavlja jedan ili nekoliko relativno kratkih sekvenca gena prisutnih u genomu koji je dovoljno jedinstven da identificira vrstu. Ova se metoda koristi i za grupiranje nepoznatih vrsta na temelju analize, odnosno usporedbe sekvenca poznatih i nepoznatih vrsta (Miller, 2007). Iako *Marrella splendens* još uvijek nije pronašla svoje konačno mjesto pod suncem i trenutno pripada carstvu životinja i koljenu člankonožaca, napreci u znanstvenom istraživanju poput ranije spomenute molekularne metode *DNA barcoding Marrelli* su omogućili dodjelu više taksonomska dodjela *Marrellomorpha*<sup>5</sup> prema kojoj pripada redu *Marrellida*,<sup>6</sup> odnosno stem grupi člankonožaca<sup>7</sup> (Rak, Ortega-Hernandez, Legg, 2013).

---

<sup>5</sup> Skupina izumrlih morskih beskralješnjaka. Ovoj skupini pripadaju *F. bohemica*, *Ma. splendens*, *M. hexagonalis*, *V. rogeri*, i *X. chledophilia* (Rak, Ortega- Hernandez, Legg, 2014).

<sup>6</sup> Također skupina izumrlih morskih beskralješnjaka s jedinstvenim morfološkim karakteristikama poput fleksibilnih didataka za hranjenje i kompleksnim očima (Rak, Ortega- Hernandez, Legg, 2014).

<sup>7</sup> Takson (bilo koja formalno prepoznata i imenovana skupina organizama koja čini posebnu jedinicu) u kladusu ili *clade* (vrste ili skupina vrsta koje se sastoje od svih vrsta koje potječu od jednog zajedničkog pretka) prije

## 2.4. Što je problem i koje je njegovo rješenje?

U dosadašnjem tekstu uspostavili smo kontekst *Burgess Shalea*, smjestivši ga u prostorne i vremenske koordinate, istaknuli smo ključne aktere - znanstvenike koji su ga proučavali, kao i glavne izazove koje predstavljaju "čuda" *Burgess Shalea*. Međutim, ostaje još objasniti zašto je *Burgess Shale* kao kambrijsko nalazište od izuzetnog značaja i koje specifične zagonetke postavljaju bića poput *Marrella splendens*. Upravo ta pitanja bit će u središtu naše pažnje u ovom poglavlju.

Ponovno, kambrijska eksplozija predstavlja ključan događaj u kambrijskoj eri, odnosno period u kojem se događa iznenadni porast raznolikosti i kompleksnosti organizama. Ono što kambrijsku eksploziju čini posebnom je nekoliko faktora. Prvo, životinjski oblici pojavljuju se iznenada bez jasnih prethodnika ili prijelaznih oblika. Drugo, kambrijska eksplozija producirala je izniman raspon različitih tjelesnih planova životinja. Tjelesni plan ili *body plan* referira na osnovnu organizaciju tijela organizma koja se može uočiti na temelju glavnih anatomskih karakteristika organizma. Tjelesni plan obuhvaća simetriju, tjelesna tkiva, i tjelesne šupljine (Campbell, Reece, 2005). Više o tjelesnim planovima u nastavku poglavlja te u poglavlju 4.2.

Važno je ponovno istaknuti kako se u okvirima kambrijske eksplozije pojavljuju gotovo sve glavne skupine životinja. Drugim riječima, kambrijska eksplozija producirala je veliku morfološku raznolikost (Meyer, Ross, Nelson, Chien, 2001). Treća karakteristika kambrijske eksplozije je odsutnost prijelaznih fosila koji povezuju kambrijske životinje i njihove jednostavnije pretkambrijske pretke (Meyer, 2013). S time na umu, vratimo se na čudnovatu *Marrellu splendens*.

Ranije smo spomenuli kako je *Marrella splendens* osebujna životinja specifičnih morfoloških karakteristika zbog kojih ju je nemoguće svrstati u poznate nam klasifikacijske skupine. Sjetimo se kako je Walcott *Marrellu* svrstao u koljeno člankonožaca i razred trilobita i time postavio temelje daljnjeg proučavanja *Marrella splendens*. Ova klasifikacija *Marrella* odražava trend ranog dvadesetog stoljeća u kojem su brojni *Burgess Shale* fosili grupirani u poznatije i znanstvenicima bliže taksonomske kategorije poput trilobita i rakova (Gould, 1998;

---

velikog kladogenetskog događaja (proces u evoluciji u kojem se kladus razdvaja na dvije ili više odvojenih linija što rezultira formiranjem novih taksona) (Mai, Owl, Kersting, 2005).

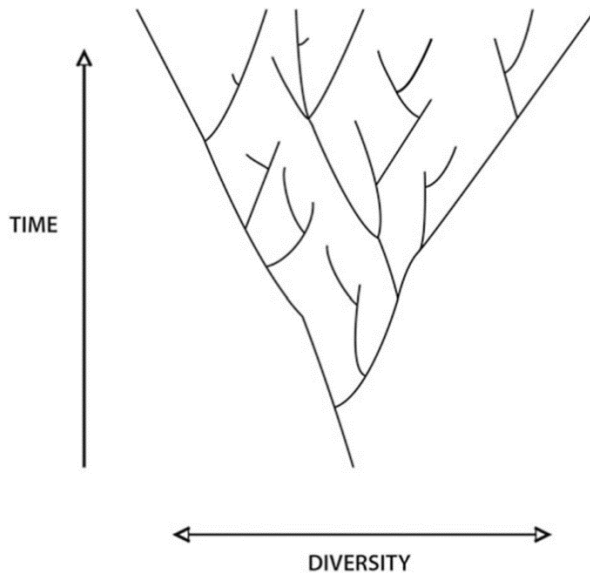
Conway Morris, 1998; Briggs, Erwin, Collier, 1994). Pokušaji svrstavanja onog što nam je nepoznato pod ono što nam je poznato, sveprisutan je znanstveni model.

Ako za opće objašnjenje ovog koncepta pitamo Thomasa S. Kuhna on će nam reći da postoji nešto što se zove normalna znanost, a pri tome misli na znanost koja dobro objašnjava svijet i njegove fenomene unutar okvira njene postojeće paradigme. Kada znanstvenici naiđu na anomalije odnosno nekakve fenomene koji se ne uklapaju u postojeću paradigmu znanosti, znanstvenici pokušavaju prilagoditi ili reinterpretirati fenomen kako bi se u osnovi fenomen mogao uklopiti u naše postojeće znanje. Ako nešto takvo nije moguće, anomalije će se nagomilati i postat će evidentno da aktualna paradigma više ne može adekvatno objasniti svijet koji nas okružuje (Kuhn, 2002). Konkretno, *Marrella splendens* predstavlja fenomen kojeg znanstvenici u ovoj fazi pokušavaju modelirati i smjestiti negdje u postojeći taksonomski sustav koristeći tada aktualnu paradigmu Darwinove teorije o evoluciji te koncepte poput stošca rastuće raznolikosti i ljestva napretka.

Teorija evolucija Charlesa Darwina primarno se oslanja na mehanizma prirodne selekcije, koji favorizira pojedince bolje prilagođene uvjetima okoline, dok eliminira one manje prilagođene. Darwin je smatrao da individualne varijacije, koje su podložne selekciji, mogu biti uvjetovane eksternim (okolišnim) i internim (genetskim) faktorima. Darwin je također opisao sposobnost prirodne selekcije da proizvede značajnu biološku promjenu kao proces koji ovisi o nasumično nastalim varijacijama, nasljednosti varijacija te natjecanju za opstanak. U okvirima Darwinove teorije, varijacije zahtijevaju bezbroj prijelaznih oblika i neuspjelih bioloških eksperimenata tijekom velikih geoloških razdoblja (Meyer, 2013). Zoološke enigme *Burgess Shalea* pokazuju iznenadnu pojavu sofisticiranih stvorenja bez dokaza o njihovim jednostavnijim predcima što se ne podudara s Darwinovom teorijom evolucije.

S druge strane, ljestve napretka koncept su koji evoluciju vidi kao linearan proces koji započinje od nižih ili primitivnijim oblicima koji su smješteni na niskim stepenicama ljestvi, dok su na onim višim stepenicama napredniji ili kompleksniji oblici života. Perspektiva ljestvi napretka implicira da evolucija posjeduje određeni krajnji cilj na završnoj stepenici ljestvi, najčešće s čovjekom na vrhu kao najnaprednijim oblikom života. Stožac rastuće raznolikosti predstavlja ideju da se broj različitih tjelesnih planova povećava kroz vrijeme ili drugim riječima, u početku razvoja života na Zemlji, broj tjelesnih planova nizak je i ograničen te se s vremenskim odmakom isti povećava (Slika 3.) Upravo nam primjer kambrijske eksplozije i

kompleksnosti *Marrella splendens* pokazuju kako ovi modeli i načini poimanja evolucije više ne mogu adekvatno objasniti svijet koji nas okružuje (Gould, 1998; Conway Morris, 1998).



Slika 3. Vizualni prikaz koncepta stošca rastuće raznolikosti (Gould, 1998)

Nadalje, sjetimo se da Raymond otvara novi red *Marrellida* i u njega smješta *Marrellu* te ju određuje kao različitu od trilobita ali možebitnog pretka. Ovaj korak predstavlja jedan od najvažnijih koraka u razumijevanju raznolikosti živog svijeta i njegove evolucije. Zašto, zato što prepoznaje da kambrijski period predstavlja veliko utočište za veliku lepezu evolucijskih eksperimenata (Raymond, 1920). Priznavanje *Marrelle* kao predstavnika vlastitog reda ističe potrebu za nijansiranjem taksonomskog sustava.

S druge strane, Simonettin rad otvara vrata kasnijem razumijevanju da *Marrella* predstavlja posebnu lozu ili stem grupu člankonožaca. Whittington zaključuje kako je *Marrella* organizam koji predstavlja jedinstvenu i do sada nepoznatu lozu ranih člankonožaca, vjerojatno stem grupu koja je divergirala prije nego su se velike grupe člankonožaca koje danas prepoznajemo potpuno formirale (Simonetta, 1970).

Svi ovi i mnogi drugi pokušaji klasifikacije *Marrelle* ali i ostalih *Burgess Shale* čuda pokazuju nam da je dioptrijska evolucijskih naočala kojima promatramo razvoj života na Zemlji zastarjela i daje nam mutnu sliku. Čuda *Burgess Shalea* unose kaos u pokušaj sistematizacije evolucijskih pothvata s obzirom na to da su životinje toliko različite od ičeg poznatog u klasifikacijskoj hijerarhiji. Uz to *Burgess Shale* obiluje nepresušnim opsegom različitog i kompleksnog anatomskog dizajna nikad ranije i nikad kasnije viđenog. *Burgess Shale*

pokazuje čak i veći opseg anatomskih eksperimenata jednako različitih i specifičnih u anatomskoj i funkcionalnoj građi.

Ovaj konkretni znanstveni izazov postavlja mnoga pitanja, uključujući i to kako se unutar naših postojećih teorija evolucije, koju smatramo izvanrednim fenomenom, može objasniti tako velika raznolikost organizama i njihovo nepodudaranje s uobičajenim klasifikacijama, a postavlja se i pitanje zašto se taj proces dogodio tako brzo. Također, ako je moderan život posljedica ili produkt *Burgess Shalea*, koji aspekti, atributi anatomije, fiziologije ili okolinske promjene su bili zaslužni za postavljanje temelja modernih oblika života, što je uvjetovalo opstanak jednih i nestanak drugih vrsta? Uzmemo li u obzir da se kambrijska eksplozija života nije ponovila nakon velikog izumiranja iako se život brzo regenerirao, neki rodovi nisu se ponovno pojavili. Fascinantno je to da se *Burgess Shale* čuda, nisu nikada ponovno pojavila i nemaju svoje evolucijske potomke (Gould, 1998). Sva ova pitanja u konačnici znanstvenike dovode do revizije znanja o evoluciji, njenoj prirodi, mehanizmima prema kojima se odvija jer kompletno ljuđa temelje odnosno modele koji tada prevladavaju u shvaćanju razvoja života na Zemlji i otvaraju vrata novim interpretacijama evolucije života kroz različite teze od kojih su najpoznatije teze kontingencije i teze konvergencije evolucije.

Ponovno, *Burgess Shale* ključno je fosilno nalazište koje pruža uvid u kompleksnost evolucije života na Zemlji dok *Marrella* i ostala čuda predstavljaju zagonetke koje se ne uklapaju u tradicionalne taksonomske kategorije čime dovode u pitanje razumijevanje evolucije. Ono na što nam *Burgess Shale* skreće pozornost je to da evolucija nije uvijek jednosmjernan uspon po ljestvama napretka čime sugerira mogućnost postojanja različitih i alternativnih evolucijskih puteva dok raznolikost životnih oblika poput *Marrellinog* ukazuje na širok asortiman potencijalnih evolucijskih ishoda. S time na umu, teze koje ukazuju na to da evolucija nije nužno linearan proces (što sugeriraju ljestve napretka) niti je proces koji vodi od manje do veće kompleksnosti (što sugerira stožac rastuće raznolikosti) nazivaju se teza evolucijske kontingencije (*evolutionary contingency thesis*) i teza evolucijske konvergencije (*evolutionary convergence thesis*). Ukratko, jedan od glavnih začetnika teze evolucijske kontingencije je Stephen J. Gould, a njegova je teza sadržana u ideji da evolucija puna slučajnosti i različitih evolucijskih ishoda koji su nepredvidljivi. *Marrella splendens* predstavlja neobičan i naizgled slučajan evolucijski eksperiment s obzirom na to da su različite loze unutar iste skupine člankonožaca krenule različitim putem pri čemu su neke izumrle (poput *Marrelle*), a neke nastavile svoju evoluciju te njihovi potomci i danas hodaju Zemljom. S druge strane Simon Conway Morris jedan je od zastupnika teze evolucijske konvergencije



smatra kako različite evolucijske linije nezavisno razvijaju slične karakteristike kao odgovor na slične izazove. Drugim riječima evolucijski procesi posjeduju određeni raspon mogućih rješenja i načina prilagodbe zbog čega su evolucijski ishodi predvidljivi. Naša *Marrella splendens* tako je razvila neke od zajedničkih karakteristika trilobita kao jednostavan i dobro funkcionirajući odgovor na slične izazove (Gould, 1998; Conway Morris, 1998). Više riječi o ovim tezama bit će u sljedećem poglavlju.

### **3. Teza evolucijske kontingencije**

#### **3.1. Uvod**

Fasciniran *Burgess Shaleom* prepunim zapanjujućom raznolikosti višestaničnog života kambrijske ere, Stephen Jay Gould, utjecajni paleontolog i evolucijski biolog, pomno sistematizira i analizira dotadašnja istraživanja ovog zanimljivog fosilnog nalazišta i prepoznaje važnost njihovih otkrića. Sveobuhvatnu analizu ovog fenomena prezentira u svom temeljnom djelu *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. Analiza dovodi u pitanje i odbacuje tradicionalni pogled na evoluciju kao predvidljivu i postupnu uzlaznu putanju prema sve većoj kompleksnosti organizama. Alternativno tradicionalnoj perspektivi Gould nudi teoriju evolucije putem kontingencije (*evolutionary contingency thesis*) kojom predlaže da tok povijesti života ovisi o nizu nepredvidljivih, kontingentnih događaja, dok temelj njegove argumentacije leži upravo u očaravajućoj kolekciji kambrijskih fosila *Burgess Shale* nalazišta. U svrhu boljeg razumijevanja svoje teorije, Gould se koristi misaonim eksperimentom premotavanja vrpca života (*replaying lifes tape*) kojim sugerira da kada bi se vrpca života premotala i ponovno pustila, čak i manje promjene u evolucijskom procesu mogle bi dovesti do drastično različitih evolucijskih ishoda.

U analizi slojeva Gouldove teze i argumentacije, ovo poglavlje će se u prvom dijelu usredotočiti na Gouldovu definiciju kontingencije. Nakon toga, izložit će se njegov argument u prilog toj tezi. Teorija će biti zaokružena misaonim eksperimentom premotavanja vrpce života, a u završnom dijelu teza će biti povezana s eksperimentalnom potporom u obliku mikroevolucijskog eksperimenta Michaela Travisana i recentnijim eksperimentom Santos-Lópeza. Sljedeća analiza Gouldovog određenja kontingencije i argumenta u prilog istoj uglavnom će se bazirati na njegovo najpoznatijem djelu *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History* u kojoj nudi najopsežniju elaboraciju svojih ideja.

#### **3.2. Priroda evolucijske biologije i određenje kontingencije**

Gouldovo određenje kontingencije u svojoj pozadini ima njegovo vjerovanje da je proces evolucije inherentno povijesni proces te stoga zahtijeva povijesna objašnjenja. Naime, objašnjenja u okviru prirodnih znanosti poput fizike i kemije temelje se na tradicionalnoj znanstvenoj metodi u čijoj su pozadini zakoni prirode, izravne dedukcije iz zakona prirode i eksperimenti što prirodnim znanostima daje ponovljivost, objektivnost i transparentnost u svim fazama istraživanja, što omogućava validaciju rezultata kroz nezavisno potvrđivanje od strane

drugih znanstvenika. S obzirom na to da Gould vjeruje da je evolucijska biologija inherentno povijesna znanost, ona zahtijeva povijesna objašnjenja koja se ne oslanjaju izravno na opažanje već ovise o prikupljanju i tumačenju višestrukih, neovisnih, različitih, ali međusobno povezanih linija događaja. Evolucija zahtjeva prostrane vremenske okvire, a njeni su ishodi rezultati poprilično dugog popisa događaja ovisnih o mnogobrojnim okolnostima. Drugim riječima, svaka evolucijska posljedica ima pozadinsku priču protkanu jedinstvenim, neponovljivim nizom događaja koji se moraju razumjeti povijesno. U tom kontekstu, dobro povijesno objašnjenje sagledat će cijeli kontekst događaja evolucijske promjene, odnosno sve kontingentne čimbenike (poput masovnog izumiranja ili drastičnih klimatskih promjena). Povijesna objašnjenja trebaju objasniti kontingentnu prirodu događaja koji su u svojoj osnovi neponovljivi, nepredvidljivi i ovise o specifičnim okolnostima (Gould, 1989). Gouldovim riječima:

Povijesna objašnjenja poprimaju oblik narativa: fenomen E, kojeg treba objasniti, nastao je jer mu je prethodio događaj D, kojem su prethodili događaji C, B, i A. Međutim, povijesna objašnjenja ne počiva na izravnim dedukcijama iz zakona prirode, već počiva na slijedu nepredvidljivih prijašnjih stanja, gdje bilo koja veća promjena u bilo kojem koraku niza, može značajno promijeniti finalni rezultat. Finalni rezultat je dakle, ovisan ili kontingentan u odnosu na sve što je došlo prije njega (Gould, 1989, 148-149).

Gouldov koncept kontingencije odnosi se na viđenje kontingencije kao uzročne ovisnosti gdje je događaj E nužna posljedica linije događaja A, B, C i D. Međutim, navedeni događaji mogli su se ne dogoditi ili su se mogli dogoditi na drugačiji način. Obje mogućnosti rezultirale bi ne postojanjem događaja E ili bi rezultirale značajno drugačijim događajem E. Dakle, događaj E, nije nužan niti nasumičan događaj, već kontingentan događaj (Beatty, 2006; Gould, 1989).

Nužnost se u evolucijskom kontekstu odnosi na opisivanje adaptivnih rješenja koja su proizvod prirodne selekcije i omogućuju organizmima suočavanje s brojnim izazovima okoline (Lenski, 2008). Važno je istaknuti zašto se evolucija ne smatra nasumičnim procesom. Evolucija je kao proces određena prirodnom selekcijom koja se događa kada postoje nasljedne varijacije u sposobnosti organizma da opstane i da se reproducira. Kada bi htjeli opravdano reći da je proces nasumičan, tada bi morali moći pokazati da različite mogućnosti procesa imaju istu vjerojatnost. Ako tome nije slučaj, odnosno ako različite mogućnosti imaju drastično

nejednake vjerojatnosti, proces se ne može smatrati nasumičnim. Prirodna selekcija ima dvije komponente, prvo pojavu nasljedne varijacije u populaciji i drugo, tek kada se varijacija pojavi u populaciji, prirodna selekcija može prionuti na posao i mijenjati učestalost prisutnih varijanti. Pri tome, nasljedne varijacije generiraju se nasumično, odnosno nastaju bez obzira na to je li korisna organizmu, ali odabir među nasljednim varijacijama (*selektivno zadržavanje*), nije nasumičan proces jer neke varijacije imaju veću postojanost od drugih s obzirom na to da pomažu organizmima da opstanu i da se razmnožavaju. Iako se nasljedne varijacije događaju nasumično, odabir među varijacijama uključuje nejednake vjerojatnosti s obzirom na to da se varijacije biraju na temelju toga koja od njih bolje pomaže organizmu da opstane. Dakle, s obzirom na to da prirodna selekcija nije nasumičan proces, ni proces evolucije ne može biti nasumičan (Sober, 2000).

### 3.3. Što sve ukazuje na kontingenciju?

Gouldov glavni argument u prilog tezi evolucijske kontingencije može se sumirati i shematski prikazati na sljedeći način:

P1: Broj tjelesnih planova bio je maksimalan na početku, raznolikost opada s vremenom.

P2: Prirodna selekcija nije deterministički proces.

P3: Predviđanje bilo kojeg evolucijskog ishoda nije moguće.

P4: Nijedan ključni moment povijesti evolucije života na zemlji nije mogao biti anticipiran.

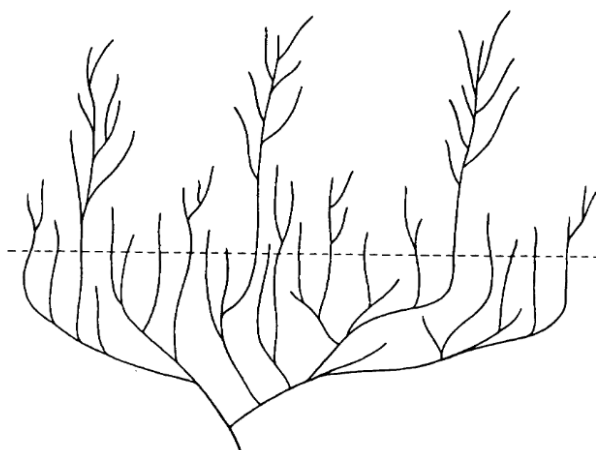
K: Povijest života rezultat je nepredvidljivih, djelomično nasumičnih i kontingentnih procesa čiji su ishodi nepredvidljivi i kontingentni (Gould, 1989).

Prva premisa Gouldovog argumenta direktan je odgovor i negacija tada uobičajenog poimanja evolucije kao stošca rastuće raznolikosti i ljestvi napretka. Ukratko, ideja evolucije kao stošca rastuće raznolikosti označava postupno progresivno povećanje složenosti i raznolikosti života tijekom vremena. Početni oblici života relativno su jednostavni i slični, no prolaskom vremena i napretkom evolucije, broj različitih morfoloških oblika eksponencijalno raste, poput širenja stošca od baze prema vrhu. Drugim riječima, rane faze evolucije života okarakterizirane su ograničenom morfološkom raznolikošću, odnosno rane faze evolucije karakterizira početna jednostavnost. Prolazak vremena rezultira pojavom progresivne

diverzifikacije, odnosno pojavom sve većeg broja vrsta. Različite evolucijske linije divergiraju i šire spektar života, odnosno raznolikost se kontinuirano širi (Gould, 1989).

Ideja evolucije kao ljestvi napretka prikazuje evoluciju kao linearni proces usmjeren prema sve većoj kompleksnosti. Ovaj model sugerira da evolucija vodi do kontinuiranog poboljšanja organizama, gdje se jednostavni oblici života postepeno razvijaju u složenije i "više" oblike. Ovaj model evoluciju prikazuje kao niz koraka na ljestvici pri čemu je svaka nova ljestva viši nivo složenosti organizma. Model također implicira da je svaki kasniji oblik života, na višoj ljestvi, superiorniji ili napredniji od prethodnog. Također, model evoluciju prikazuje kao jednosmjernan proces i implicira svrhovitost evolucije, odnosno krajnji cilj ili svrhu, obično usmjerenu prema ljudima ka konačnim, savršenim produktom evolucije (Gould, 1989).

Gould ne podržava ove evolucijske modele te koristi faunu iz *Burgess Shalea* i njegova čuda kako bi dokazao njihovu pogrešnost. Naime, kambrijska eksplozija pokazuje kako se višestanični život vrlo brzo diverzificirao u široku lepezu oblika. Drugim riječima, Gould primjećuje da je u ranoj povijesti višestaničnog života došlo do naglog porasta različitih organizama koji predstavljaju širok spektar različitih loza. S vremenom se taj široki spektar oblika života drastično smanjio. *Burgess Shale* nam pokazuje kako je početni široki spektar oblika života drastično reduciran, s većinom organizama iz kambrijske ere koji su izumrli, ostavljajući samo mali broj uspješnih loza iz kojih su se razvile moderne životinje. Diverzifikacija života odavno je dosegla vrhunac. U suprotnosti s modelom stošca rastuće raznolikosti, Gould predlaže model ili metaforu božićnog drvca (Slika 4), pri čemu najniže grane predstavljaju ranu diverzifikaciju, dok više grane prikazuju kako raznolikost opada s vremenom (Gould, 1989). Ovaj se model često naziva model desetkovanje i diversifikacije



Slika 4. Model desetkovanje i diversifikacije (Gould, 1989)

Druga premisa Gouldovog argumenta poprilično je interesantna s obzirom na to da tvrdi kako prirodna selekcija preživjelih planova tijela nije deterministički proces. Drugim riječima, Gould nam želi reći da mehanizmi prirodne selekcije nisu imali ključnu ulogu u opstanku ili izumiranju određenih vrsta. Naime, tradicionalno shvaćanja prirodne selekcije uključuje zdravorazumski stav prema kojem one vrste koje su preživjele, preživjele su zbog nekog razloga. Razlog opstanka vrsta mora ležati u anatomske karakteristika izvrsnosti ili konkurentnosti organizama. Drugim riječima, evolucijski gubitnici, izgubili su upravo zato što su bili manjkavi u svojoj anatomske strukturi dok su evolucijski pobjednici pobijedili jer su bili bolje prilagođeni okolini, odnosno njihove su anatomske strukture bile konkurentnije. Međutim, iako zdravorazumsko razmišljanje u potpunom slaganju s Darwinovom teorijom, Gould smatra kako nije točno. Gould ponovno koristi *Burgess Shale* čuda i pita se: „Zašto se ne bi kladili u opstanak elegantne i učestale *Marrella*“ (Gould, 1989, 121).

*Marrella splendens*, nekoć je bila najzastupljenija vrsta kambrijske eksplozije, karakterizirana jedinstvenim planom tijela. Njeni atributi oblikovani su selekcijskim pritiscima okoline koji su za Goulda kontingentni i nepredvidljivi, odnosno evolucijski ishodi nisu unaprijed determinirani i neizbježni već ovise o kontingentnim povijesnim okolnostima i događaja (Gould, 1989).

Tezu dodatno objašnjava primjerom *Anomalocaris*. Gouldovim riječima:

Na primjer, *Anomalocaris*, doduše najveći među kambrijskim predatorima, nije izašao kao evolucijski pobjednik. Mogao bi reći da njegova jedinstvena čeljust orašara, nesposobna da se kompletno zatvori i vjerojatno funkcionira stiskanjem, a ne trganjem plijena, stvarno nije bila bolja prilagodba od konvencionalne čeljusti sastavljene od dva djela koja se zajedno preklapaju. Možda. Ali moram se iskreno suočiti s protučinjeničnom situacijom. Pretpostavimo da je *Anomalocaris* živio i procvjetao. Tada ne bih bio u iskušenju reći, bez ikakvih dodatnih dokaza, da je *Anomalocaris* preživio jer je njegova jedinstvena čeljust tako dobro funkcionirala? Ako je tako, onda nemam razloga identificirati *Anomalocaris* kao predodređenog za neuspjeh (Gould, 1989, 119-120).

Gould koristi primjer *Anomalocaris* i njegovu neobičnu čeljust orašara kao dio svoje šire argumentacije kako bi pokazao nepredvidljivost i nedeterminističku prirodu prirodne selekcije. *Anomalocaris* je bio dominantna vrsta svog vremena sa specijaliziranom anatomijom. Njegova čeljust orašara može se interpretirati kao primjer sjajne, konkurentne i adekvatno specijalizirane prilagodbe jednako koliko se može interpretirati kao loša prilagodba koja vodi izumiranju ovog najvećeg kambrijskog predatora (Gould, 1989).

Ono što Gould želi reći ovim primjerima je da nemamo čvrstih dokaza u prilog ideji da su *Burgess Shale* organizmi koji su izumrli, izumrli upravo i jedino zato što nisu bili adekvatno prilagođeni na potrebe i izazove okoline. Drugim riječima, nemamo opravdanog razloga povezati evolucijski uspjeh s boljim anatomskim dizajnom, a važno je istaknuti kako su *Burgess Shale* gubitnici opisani kao jednako adekvatno specijalizirani i izrazito sposobni za opstanak iako izumiru i ne ostavljaju evolucijske potomke. Jednostavnije rečeno, nemamo sustavnih dokaza tvrditi da su gubitnici u velikim izumiranjima, gubitnici upravo zato što su sustavno inferiorni u adaptivnom dizajnu. Gould sugerira da prirodna selekcija ne dovodi uvijek do preživljavanja i dugoročnog uspjeha organizama samo zato što imaju specijalizirane ili naizgled povoljne prilagodbe. On sugerira da evolucija kroz prirodnu selekciju djeluje na dostupne varijacije u trenutku bez određenog smjera ili cilja. Prirodna selekcija nije deterministička sila koja uvijek dovodi do određenih ishoda, već proces na koji uvelike utječu povijesne okolnosti i kontingentni događaji. Ne radi se o tome da prirodnoj selekciji nedostaje smjer, već njeni ishodi nisu unaprijed određeni niti nužno vode do cilja povećanja složenosti

ili poboljšanja. Sve što preživi i opstaje proizvod je svog vremena, specifičnih izazova s kojima se suočava i proizvod je kontingencije (Gould, 1989).

Postojanje ovih neobičnih i sada izumrlih stvorenja podupire Gouldov stav da tijekom evolucije uvelike ovisi o povijesnim nepredviđenim okolnostima. Kambrijsko razdoblje bilo je vrijeme eksperimentalnog širenja dizajna tijela, a mnoge su loze, poput *Anomalocaris* i *Marrella* u konačnici bile su evolucijske slijepe ulice, što Goulda navodi da naglasi ulogu kontingencije u evolucijskim ishodima (Gould, 1989).

Nadalje, trećom premisom Gould tvrdi kako predviđanje evolucijskih ishoda nije moguće. Naime, zamislimo postojanje hipotetskog paleontologa koji može promatrati raznolik i neobičan izbor organizama koji su živjeli tijekom kambrijskog razdoblja. Hipotetski paleontolog, prema Gouldu, ne bi mogao predvidjeti koji loze će napredovati, koje loze će se diversificirati ili izumrijeti. Kao što je ranije prikazano Gouldovim načelom kontingencije, ishodi evolucije ovise o nizu nepredvidivih događaja i jedinstvenih pojava, a ne samo o konkurenciji među promatranim vrstama. To može uključivati masovna izumiranja, klimatske promjene i geološke promjene, ali i ranije objašnjenu nedeterminističku prirodnu selekciju, a sve to može nasumično dati prednost nekim vrstama u odnosu na druge. Svi ovi faktori čine predviđanja dugoročnog evolucijskog uspjeha beskorisnim. Svrha hipotetskog paleontologa je ilustriranje poteškoće u izradi evolucijskih predviđanja u sustavu u kojem kontingencija i rijetki događaji imaju dubok i značajan utjecaj te također ističi složenost i nelinearnu prirodu evolucijskog procesa (Gould, 1989).

Važno je istaknuti kako Gould smatra da su masovna izumiranja također nepredvidljivi događaji koji imaju duboki utjecaj na tijek povijesti života. Masovna izumiranja brza su i razorna te dovode do iznenadne eliminacije vrsta bez obzira na njihovu prilagođenost i ekološki uspjeh. Masovna izumiranja za Goulda mogu kompletno preusmjeriti evolucijski razvoj, a oni koji uspješno prežive masovna izumiranja za svoj opstanak mogu zahvaliti jedino kontingenciji. Drugim riječima, Gould masovna izumiranja vidi kao sile koje prekidaju evoluciju i njihovi učinci na raznolikost i sastav života na Zemlji često su proizvoljni odnosno slične lutriji. Ova perspektiva sugerira složen i nepredvidljiv narativ isprekidan naglim i katastrofalnim događajima masovnog izumiranja (Gould, 1989). Drugim riječima, Gouldovo stajalište o nepredvidivosti evolucije proizlazi iz razumijevanja da ishod evolucijskih procesa nije samo diktiran adaptivnim karakteristikama organizama, već je također oblikovan mnoštvom čimbenika, od kojih su mnogi nedeterministički i povijesno uvjetovani. Budući da



ti čimbenici često uključuju slučajne događaje i rijetke pojave, predviđanje evolucijskih ishoda s bilo kakvom sigurnošću je, prema Gouldu, nemoguće.

S time na umu, sljedećom premisom Gould tvrdi kako nijedan ključni moment povijesti evolucije života na Zemlji nije mogao biti anticipiran. Pri tome referira na događaje poput evolucije eukariotskih stanica, nestanak *Ediacara faune*, razvoj kopnenih kralješnjaka, adaptivno zračenje sisavaca nakon izumiranja dinosaura i preživljavanje male populacije *Homo erectusa*. Gould naime smatra kako su svi ovi događaji kontingentni, odnosno za njega su to sve događaji koji se nikada nisu morali dogoditi. Putovanje od tih drevnih oblika života do razvoja ljudskih bića uključivalo je ogroman broj koraka, a svaki je bio pod utjecajem specifičnih pritisaka okoline i slučajnih događaja. Ovaj složeni i nelinearni proces, za Goulda, naglašava ideju da je takva pojava proizvod jedinstvene kontingentne evolucijske povijesti, one za koju se ne može očekivati da će se ponoviti ili dati iste rezultate pod različitim uvjetima. Razvoj ljudskih bića ovisilo je o kompliciranoj igri različitih povijesnih događaja pri čemu ni jedan ne diktira ili osigurava određene ili specifične krajnje točke (Gould, 1989).

Da rezimiramo, dokazi evolucije kao kontingentnog procesa s nepredvidljivim ishodima ukazuju na to da je broj tjelesnih planova bio najveći na početku, a njihova raznolikost opada s vremenom. Prirodna selekcija nije deterministički proces i nema ključnu ulogu u opstanku ili izumiranju života, što znači da predviđanje evolucijskih ishoda i ključnih momenata u povijesti evolucije na Zemlji nije moguće. Gould zaključuje da je povijest života rezultat nepredvidljivih, djelomično nasumičnih i kontingentnih procesa, čiji su ishodi također nepredvidljivi i kontingentni. Detaljno objašnjenje Gouldove konkluzije bit će prikazano u sljedećem poglavlju kroz misaoni eksperiment premotavanja vrpce života.

### **3.4. Premotavanje vrpce života**

Fokus ovog poglavlja istraživanje je konkluzije Gouldovog ranije izloženog argumenta u prilog kontingentnoj evoluciji odnosno konkluzije kojom tvrdi da je povijest života rezultat nepredvidljivih, djelomično nasumičnih i kontingentnih procesa, čiji su ishodi također nepredvidljivi i kontingentni. Misaoni eksperiment koji se naziva premotavanje vrpce života služi kao snažna ilustracija ove konkluzije odnosno uloge kontingencije u određivanju ishoda evolucijske povijesti života.

Prema riječima Goulda:

Ovaj eksperiment nazivam ponovna reprodukcija vrpce života. Pritisnite tipku za premotavanje unatrag i, pazeci da ste temeljito izbrisali sve što se zapravo dogodilo, odite natrag u bilo koje vrijeme i mjesto u prošlosti- recimo u mora *Burgess Shalea*. Zatim ponovno pustite vrpcu i pogledajte izgleda li ponovljena snimka kao original. Svaka ponovna reprodukcija vrpce života vodila bi evoluciju radikalno različitim putem od one kojim je stvarno išla. Svaki korak nastavlja se zbog nekog razloga, ali početak ne određuje kraj i ni jedan kraj ne bi se ponovno dogodio na isti način jer se svaki mogući put događa kroz tisuću nevjerojatnih faza. Promijenite bilo koji rani događaj, neznatno i bez vidljive važnosti u trenu, a evolucija se slijeva u radikalno drugačiji kanal (Gould, 1989, 19).

Temeljna ideja misaonog eksperimenta je zamisliti vraćanje vrpce života natrag u određenu točku u prošlosti, odnosno kambrijsko razdoblje, a zatim joj dopustiti da se ponovno pusti naprijed. Kad bi životom upravljao deterministički proces, gdje isti uzroci svaki put dovode do istih učinaka, očekivali bismo da se život odvija na isti način pri svakom ponavljanju. Međutim, Gould tvrdi da zbog nepredvidljivosti i važnosti kontingentnih i nepredvidljivih događaja u evoluciji, ponavljanje vrpce života ne bi dalo iste rezultate svaki put. Različiti ishodi mogu proizaći iz svakog ponavljanja jer male, kontingentne promjene mogu dovesti do potpuno različitih evolucionjskih putova zbog osjetljive ovisnosti o početnim uvjetima (Gould, 1989; Beatty 2006).

Misaoni eksperiment osporava gledište da su ljudska bića, ili bilo koja posebna vrsta, neizbježne krajnje točke evolucije. Umjesto toga, Gould sugerira da stvarni tijek evolucije ovisi o nizu jedinstvenih, slučajnih događaja, odnosno kontingenciju vidi kao nepredvidljiv fenomen (Gould, 1989; Beatty 2006). Kada bi se bilo koji od ovih događaja dogodio drugačije, današnja bi Zemlja bila naseljena potpuno drugačijim stvorenjima (Gould, 1989).

### **3.5. Eksperimentalna podrška tezi kontingencije evolucije**

Iako Gould tvrdi kako se kontingentni evolucionjski događaji ne mogu promatrati u datom momentu, suvremeni makroevolucijski i mikroevolucijski eksperimenti mogu poslužiti kao konkretno eksperimentalno uporište Gouldovoj tezi evolucionjske kontingencije. Makroevolucija se odnosi na velike evolucionjske promjene koje se događaju tijekom dugih razdoblja, i dovode do nastanka novih vrsta, rodova, obitelji i viših taksonomskih kategorija, odnosno za cilj imaju istraživanje i razumijevanje velikih evolucionjskih promjena (Beatty, 2006).

S druge strane mikroevolucija se odnosi na malene promjene u genetskoj strukturi populacije koje se odvijaju unutar nekoliko generacija. Mikroevolucijski eksperimenti tipično započinju s genetski identičnom populacijom mikroba, a zatim im dopuštaju razvijanje pod kontroliranim uvjetima te analiziraju kako se populacije razlikuju tijekom tisuća generacija ispitujući uloge kontingencije (kao što su mutacija i genetski pomak) i prirodne selekcije u oblikovanju evolucijskih ishoda (Beatty, 2006). Upravo je to primarni fokus sljedećeg poglavlja u kojem ću prvo izložiti Travisano eksperiment te Santos- Lopez eksperiment.

### 3.5.1. Travisano experiment

Eksperiment Travisano objavljen u radu *Dinamika prilagodbe i diversifikacije: eksperiment od 10 000 generacija s populacijama bakterija* 1994., eksperiment je čija je baza mikroevolucija u laboratorijski kontroliranim uvjetima. Drugim riječima ovoj vrsti eksperimenta znanstvenici promatraju evolucijske promjene u stvarnom vremenu, pod kontroliranim uvjetima, dajući uvid u mehanizme koji pokreću evoluciju i stupanj do kojeg su evolucijski ishodi ponovljivi ili ovise o kontingentnim događajima.. Travisano eksperiment je relevantan za empirijsko istraživanje pojmova nepredvidivosti i povijesne kontingencije s obzirom na to da uključuje elemente slučajnosti, kao što su nasumične mutacije i genetski drift, i uspoređuje njihove učinke s onima prirodne selekcije kako bi se razumjela njihova relativna važnost u okviru evolucije (Beatty, 2006). Genetski drift pri tome referira na nepredvidljive promjene u frekvenciji alela jedne generacije do sljedeće. Mutacija referira na promjenu u DNK strukturi gena (Campbell, Reece, 2005). Zašto se baš genetski drift i mutacija određuju kao elementi slučajnosti? Ukratko, oba procesa su nasumična, No, detaljnije o tome u poglavlju 5.3.

Predmet Travisano eksperimenta je populacija bakterije *E. coli* koju istraživači razmnožavaju u više identičnih okruženja tijekom mnogih generacija. Travisano zaključuje kako unatoč identičnim početnim uvjetima, različite populacije *E. coli* razvile su različite genetske i fenotipske osobine. Ovaj rezultat pokazuje kako nasumični mutacijski događaji i genetski drift mogu dovesti do divergentnih evolucijskih putanja. Eksperiment je ilustrirao koncept kontingencije, gdje su jedinstveni povijesni događaji i slučajnosti odigrali ključnu ulogu u određivanju evolucijskih ishoda. Različite mutacije koje su se javljale u različitim populacijama imale su značajan utjecaj na daljnje evolucijske putanje. Iako su se određene

prilagodbe mogle predvidjeti zbog selektivnog pritiska okoliša, mnogi evolucijski ishodi su bili nepredvidivi zbog nasumičnih mutacija i povijesnih kontingencija (Lenski, Travisano, 1994).

Eksperiment pokazuje kako populacije iste bakterije, koje svoju evolucijsku priču započinju u jednakim početnim točkama, mogu završiti na različitim točkama čak i kada se suočavaju s istim selektivnim pritiscima. Eksperiment demonstrira kako evolucijski ishodi nisu uniformni čak ni pod identičnim početnim uvjetima zbog prisustva genetskih mutacija. Drugačije rečeno, početni uvjeti predstavljaju povijesne kontingencije koje utječu na krajnje evolucijske ishode što znači da evolucijski pravci mogu biti različiti za iste populacije polazeći iz istih početnih točaka. Eksperiment Michaela Travisana na *E. coli* pruža ključne uvide u prirodu evolucije, naglašavajući kako kombinacija selektivnog pritiska i nasumičnih događaja oblikuje raznolikost i prilagodbu organizama. Ova studija podržava Gouldovu ideju da evolucijski ishodi nisu unaprijed određeni, već su rezultat kompleksne interakcije između determinističkih i slučajnih faktora (Beatty, 2006).

### 3.5.2. Santos-Lopez experiment

Recentniji mikroevolucijski eksperiment u prilog Gouldovoj tezi odnosi se na eksperiment Alfonso Santos-Lópeza i kolega koji provode eksperiment o evoluciji otpornosti na antibiotike, koja je objavljena 2021. godine u radu pod naslovom *Uloge povijesti, slučajnosti i prirodne selekcije u evoluciji rezistencije na antibiotike*.

U svom eksperimentu istraživači su koristili bakteriju *Acinetobacter baumannii*, važan patogen u kontekstu otpornosti na više lijekova. Primarni cilj bio je različiti uloge povijesti (genetska pozadina iz prethodnih evolucijskih događaja), slučajnosti (nasumične mutacije i genetski drift) i prirodne selekcije (preživljavanje i reprodukcija zbog tih mutacija) u pojavi i evoluciji otpornosti na antibiotike. Istraživači su pratili razvoj fenotipova otpornosti na antibiotike i također sekvencionirali *genome izolata*<sup>8</sup> iz tih populacija kako bi razumjeli genetsku osnovu razvijene otpornosti. Sekvenciranje cijelog genoma korišteno je za identifikaciju mutacija povezanih s rezistencijom. Sveukupno, studija koju su proveli Santos-López i kolege imala je za cilj kvantificirati kako sile evolucije doprinose rezistenciji na antibiotike i pružiti okvir za razumijevanje evolucije takve rezistencije kod bakterijskih patogena. (Santos-López i sur., 2021).

---

<sup>8</sup> Skup gena u populaciji koja je izolirana od drugih populacija iste vrste (Campbell, Reece, 2005).

Iako prirodna selekcija igra ključnu ulogu u pokretanju evolucije otpornosti na antibiotike, autori ističu da se uspjeh novih mutacija određuje njihovom sposobnošću da prežive početne faze genetskog drifta i njihovom relativnom fitnessu, koji je oblikovan i selekcijom i povijesnim događajima. Drugim riječima rezultati eksperimenta pokazuju da povijesna izloženost bakterijskih populacija određenim okruženjima, uključujući prethodne tretmane antibioticima, može ograničiti ili potaknuti razvoj otpornosti na nove antibiotike. Drugim riječima, iako prirodna selekcija može dovesti do predvidljivih ishoda, povijesne nepredviđene okolnosti ipak mogu utjecati ili čak nadjačati ove ishode (Santos-López i sur., 2021).

## 4. Teza evolucijske konvergencije

### 4.1. Uvod

U prethodnom poglavlju vidjeli smo kako iza teze kontingencije Stephena J. Goulda kojom tvrdi kako je povijest života na Zemlji ovisi o nizu nepredvidljivih i kontingentnih događaja, stoji nekoliko ključnih dokaza kontingencije. Naime, Gould je smatrao da se raznolikost tjelesnih planova smanjuje s vremenom, pri tome prirodna selekcija za njega nije deterministički proces, što ukratko onemogućuje predviđanje evolucijskih ishoda. Ponovno, na temelju toga Gould zaključuje kako je evolucija rezultat nepredvidljivih, parcijalno nasumičnih i kontingentnih procesa, dok su ishodi tih procesa također nepredvidljivi i kontingentni.

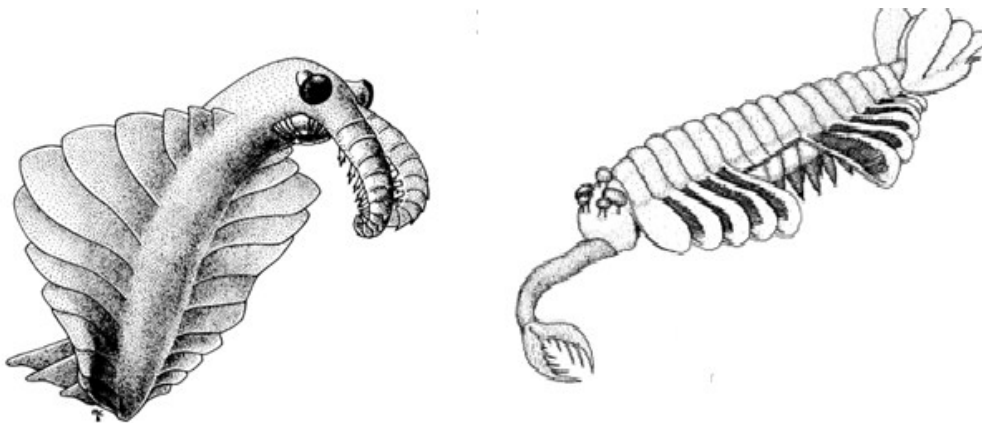
S druge strane, Simon Conway Morris, paleontolog i evolucijski biolog zagovara tezu evolucijske konvergencije ili *evolution convergence thesis*. Sjetimo se kako ponovno istraživanje *Burgess Shalea* 1960. započinje Geološki institut Kanade koje naziva „Cambridge project“. Ponovno istraživanje predvodi Whittington s ciljem generiranja zbirke fosila. U svoj istraživački tim poziva D. Briggsa koji se bavi rekonstrukcijom i reinterpetacijom člankonožaca, te Simon Conway Morrisa koji rekonstruira i reinterpetira ostale beskralježnjake. Njihova istraživanja otkrila su složene strukture i prilagodbe, identificirala su nove vrste i reinterpetirale već poznate fosile. Direktna rad na fosilnim ostacima čuda *Burgess Shalea* i Gouldova ranije spomenuta reinterpetacija, navode Conway Morrisa na odbacivanje teze evolucijske kontingencije. Conway Morris iznosi svoje neslaganje s Gouldovom reinterpetacijom *Burgess Shale* fosila i posljedično njegovo tezom evolucijske kontingencije u djelu *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals* u kojem predlaže da evolucija nije kontingentna već konvergentan proces, odnosno proces u kojem nepovezane vrste razvijaju slične prilagodbe ili osobine kao odgovor na okolišne i selekcijske pritiske. Svoju tezu detaljno razvija i izlaže nekoliko godina nakon u djelu *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*.

U analizi slojeva teze i argumentacije Conway Morrisa, ovo poglavlje će se u prvom dijelu usredotočiti na pozadinu i definiciju evolucijske konvergencije. Nakon toga, izložit će se njegov argument u prilog toj tezi. Teorija će biti zaokružena misaonim eksperimentom premotavanja vrpce života, a u završnom dijelu teza će biti povezana s eksperimentalnom potporom u obliku makroevolucijskog eksperimenta *Anolis* guštera Jonathana Lososa i eksperimenta *Ciklida* Axela Meyera.

Sljedeća analiza Morrisovog određenja konvergencije i argumenta u prilog istoj uglavnom će se bazirati na njegovim najpoznatijim djelima *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals* i *Life's Solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe* u kojima nudi opsežno objašnjenje svojih ideja.

#### 4.2. Pozadina i određenje konvergencije

Conway Morris kroz istraživanje fosila *Burgess Shalea* otkriva brojne primjere konvergentne evolucije poput organizma *Opabinia* i *Anomalocaris* koji unatoč svojim morfološkim razlikama, pokazuju konvergentne prilagodbe za predatorstvo u kambrijskim morima. Njihovi specijalizirani dodaci i osjetilni organi ilustriraju paralelnu evoluciju mehanizama za hvatanje i konzumiranje plijena (Slika 5) (Conway Morris, 1998).



Slika 5. *Anomalocaris* (lijevo) (Collins, 1996), i *Opabinia* (desno) (Budd, 2007)

Također, *Wiwaxia* i *Hallucigenia*, iako se taksonomski razlikuju, obje su razvile obrambene bodlje kao odgovor na pritiske grabežljivaca. Ove konvergentne osobine naglašavaju kako slični izazovi okoliša mogu oblikovati evoluciju zaštitnih prilagodbi u nepovezanim linijama (Conway Morris, 1998).

Ovi primjeri podržavaju njegovu ideju da slični ekološki pritisci produciraju slične morfološke i strukturalne oblike u nepovezanim organizmima s obzirom na to da različite loze razvijaju slične osobine neovisno jedna o drugoj. *Opabinia* i *Anomalocaris* neovisno razvijaju specijalizirane dodatke i osjetilne organe, dok *Wiwaxia* i *Hallucigenia* neovisno razvijaju obrambene bodlje. Morrisonovim riječima "Konvergentna evolucija događa se kada različiti organizmi neovisno razvijaju slične osobine ili funkcije, obično kao rezultat potrebe za

prilagodboj sličnim okruženjima ili ekološkim nišama“ (Conway Morris, 1998, 209). Važno je istaknuti kako Conway Morris naglašava kako evolucijska konvergencija predstavlja model predviđanja evolucijskih ishoda s obzirom na to da su zbog konvergencije, određeni evolucijski ishodi neizbježni zbog niza ograničenja. Detaljno određenje konvergencije izložit ću u sljedećem poglavlju.

### 4.3. Argument za konvergenciju

Morrisov glavni argument u prilog tezi evolucijske konvergencije može se sumirati i shematski prikazati na sljedeći način:

P1: Konvergencija je sveprisutan fenomen, prisutan je na razini molekula, tjelesnih planova, struktura tjelesnih sustava, organa, viših karakteristika i ponašanja

P2: Prisutnost konvergencije na svim navedenim razinama dokazuje da život posjeduje posebna kemijska, fizikalna, povijesna i ekološka ograničenja koja nameće okoliš.

P3: Najbolje rješenje za zadatke koje postavlja okolina predstavljaju adaptivne vrhove (atraktore) funkcionalnosti koji upravljaju evolucijskim procesom. Ako je određeno rješenje stvarno dobro, više puta će se postići evolucijom.

P4: Postojanje atraktora govori u prilog usmjerenosti evolucije

P5: Usmjerenost evolucije potvrđuje načelo inherentnosti

P6: Budući da je evolucija usmjeren i progresivan proces, bilo bi moguće predvidjeti njezine ishode s većom vjerojatnošću

K: Evolucijski procesi predvidljivi su i to s visokim stupnjem vjerojatnosti (Conway Morris, 2003).

Prvom premisom argumenta Simon Conway Morris (2003) za konvergenciju kaže da je ona „opsežna, ne uključuje samo anatomiju, već se širi na fiziologiju, ponašanje, pa čak i aspekte genetike“ (139). konvergenciju dakle određuje kao sveprisutni fenomen koji prožima život na različite načine biološke organizacije. Konvergenciju tako možemo uočiti na molekularnoj razini, razini tjelesnih planova, struktura tjelesnih sustava, organa, viših karakteristika i ponašanja. Važno je istaknuti kako prva premisa zapravo predstavlja direktnu



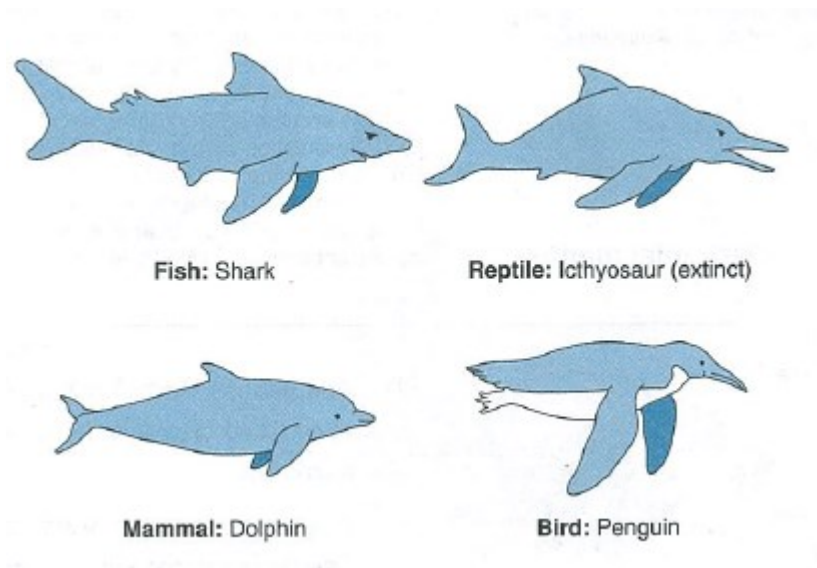
kritiku Goulda s obzirom na to da Conway Morris sveprisutnost konvergencije interpretira kao evolucijsko pravilo, a ne iznimku koja nam govori da evolucija kontinuirano razvija ista rješenja (Conway Morris, 2003).

Najčešće korišteni primjer u svrhu ilustriranja konvergencije na razini molekula, primjer je proteina hemoglobina. Naime, hemoglobin je protein odgovoran za prijenos kisika, odnosno efikasno disanje ili opskrbu tijela kisikom. Ono što ga čini savršenim primjerom konvergencije na molekularnoj razini je činjenica da je prisutan u velikoj skupini organizama. Hemoglobin tako možemo pronaći kod kralježnjaka, beskralježnjaka, protista, cijanobakterija i leguminoznih biljaka. Iako se općenito vjeruje da hemoglobin prisutan u različitim skupinama organizma znači da skupine organizama dijele pretka, Conway Morris vjeruje kako je hemoglobin u različitim vrstama organizama mogao evoluirati neovisno. Drugim riječima, svi organizmi koji posjeduju hemoglobin, isti nisu naslijedili od zajedničkog pretka već su došli do slične strukture i funkcije hemoglobina, zasebno i neovisno (Conway Morris, 2003).

Konvergenciju također možemo uočiti i na razini tjelesnih planova. Važno je ponoviti kako termin tjelesni plan referira na osnovnu strukturalnu organizaciju tijela organizma, koja se prepoznaje po glavnim anatomskim obilježjima. Tjelesni plan uključuje simetriju tijela, tkiva i tjelesne šupljine. Tako na razini simetrije organizmi mogu biti organizirani kao radijalno simetrični, bilateralno simetrični i ne simetrični tjelesni planovi. Na razini tkiva organizmi mogu varirati prema tome koliko slojeva osnovnog tkiva u embrionalnom razvoju. Organizmi tako mogu biti diploblastični, odnosno imaju dva sloja tkiva, te triploblastični organizmi koji imaju 3 sloja tkiva. Uz to, kategorija tjelesne šupljine odnosi se na postojanje ili ne postojanje tjelesnih šupljina koje sadržavaju organe. Organizmi tako mogu biti acelomati (nemaju pravu tjelesnu šupljinu), pseudocelomati (imaju lažnu tjelesnu šupljinu), i celomati (imaju pravu tjelesnu šupljinu) (Campbell, Reece, 2005).

Prema Conway Morrisu, konvergenciju na razini tjelesnih planova možemo jasno vidjeti kada životinje iz različitih loza dijele isto okruženje i razvijaju slične prilagodbe. Uzmemo li za primjer *Burgess Shale* čudo, odnosno *Marrellu* i trilobite koji dijele značajke poput segmentirajućeg tijela i egzoskeleta što olakšava njihovo kretanje i pruža zaštitu. Ovaj oblik konvergencije naglašava utjecaj zahtjeva okoline na evoluciju člankonožaca što dovodi do razvoja sličnih rješenja u planu tijela i funkcionalnosti (Conway Morris, 1998).

Dodatno objašnjenje ove premise možemo potražiti u poznatijim životinjama. Tako delfini (sisavci), *ichthyosauri* (izumrli morski gmazovi) i morski psi (ribe) evoluiraju u slične aerodinamične oblike tijela u svrhu učinkovitog kretanja kroz vodu (Slika 5).



Slika 6. Primjer konvergencije delfina, *ichthyosaura*, morskih pasa i pingvina (Marine Biology at ASHS. (godina nepoznata))

Conway Morrisovim riječima:

Grabežljivi gmazovi (*ichthyosaur*) nalikuju ribama vanjskim oblikom i unutarnjom strukturom, razvijaju isti skup adaptacija uključujući modifikaciju udova i oblika tijela za život u moru. Njihova aerodinamična tijela, repovi nalik ribama i peraje ukazuju na izvanrednu konvergenciju *ichthyosaura* s ribama i morskim sisavcima“ (Conway Morris, 2003,13).

Delfini, *ichthyosauri* i morski psi ne samo da imaju aerodinamični oblik tijela već dijele tjelesne karakteristike prsnih, leđnih i repnih peraja što ukazuje na to da određena okruženja favoriziraju specifične tjelesne planove čime njihovu ponovnu pojavu putem konvergentne evolucije čini vrlo vjerojatnom (Conway Morris, 2003).

Konvergenciju možemo vidjeti i na razini struktura tjelesnih sustava. Conway Morris primjećuje konvergenciju slušnog sustava koja se događa kod sisavaca, kukca i riba. Tako slušni sustav podzemnih sisavaca poput zvjezdaste krtice (*star-nosed mole*) pokazuje konvergenciju u okviru prilagodbe za otkrivanje niskofrekventnih zvukova. Zvjezdaste krtice tako imaju posebne promjene u srednjem i unutarnjem uhu što uključuje razvoj osjetljivog liha

prilagođeno njenom podzemnom okruženju. Također, kukci poput komarca koji je vrlo visoko slušno sposoban s obzirom na to da posjeduje specifičnu i složenu strukturu antena poznatu kao *Johnstonov organ*. Točnije, *Johnstonov organ* je zbirka osjetnih stanica koje se nalaze u peteljci antena koji se javlja kod insekta. Uz to, ribe poput *Mormyridae* imaju izoštren osjet sluha zbog dijelova svog plivaćeg mjehura koji leže z svaku regiju uha. Svi ovi, ali i mnogi drugi primjeri sugeriraju da s određena revolucijska rješenja na razini struktura tjelesnih sustava, poput onih za otkrivanje zvuka, toliko učinkovita da se ponavljaju u različitim evolucijskim kontekstima (Conway Morris, 2003).

Konvergencija je također prisutna na razini organa, a jedan od najupečatljivijih primjera konvergencije organa je evolucija *camera eyes*. Conway Morris ističe kako su kralježnjaci (ljudi) i glavonošci (hobotnica) neovisno razvili složene oči poput kamere. Iako su obje loze imale dalekog zajedničkog pretka koji nije imao toliko sofisticirane oči, došle do nevjerojatno sličnog rješenja za vid. Objе vrste razvile su leće za fokusiranje svjetlosti, šarenice za kontrolu količine svjetlosti koja ulazi i mrežnice za osjetila svjetlosti i njezino pretvaranje u živčane impulse. Unatoč svojim uvelike različitim evolucijskim povijestima, obje su skupine razvile slične strukture kako bi postigle istu funkciju oblikovanja detaljne slike (Conway Morris, 2003). On sugerira da nevjerojatna sličnost između očiju kralješnjaka i glavonožaca, unatoč njihovom neovisnom podrijetlu, snažno podupire ideju da su određene biološke strukture poput osjetilnih organa, vrlo korisne i da će se vjerojatno pojaviti pod sličnim pritiscima okoliša (Conway Morris, 2003).

Konvergencija postoji i u okvirima viših karakteristika poput inteligencije. Na primjer, određene vrste riba pokazuju vještine rješavanja problema i društvenog učenja, pčele pokazuju sofisticirane komunikacijske i navigacijske sposobnosti, a pauci skakači pokazuju impresivnu vizualnu percepciju i strategije lova. Conway Morris sugerira da ovi primjeri dovode u pitanje ideju da je inteligencija slična ljudskoj jedinstvena i neponovljiva. On predlaže da pojava inteligencije u različitim lozama ukazuje na određenu predvidljivost u evoluciji, gdje bi slične kognitivne sposobnosti mogle biti favorizirane pod određenim okolišnim ili društvenim pritiscima (Conway Morris, 2003).

Konvergencija je uočljiva i na ponašajnoj razini kroz složenu društvenu organizaciju koju možemo vidjeti kod mrava, pčela, ljudi i babuna koji su neovisno razvili zamršene društvene strukture, podjelu rada i kooperativno ponašanje (Conway Morris, 2003).

Drugom premisom Conway Morris tvrdi kako prisutnost konvergencije na ranije objašnjenim razinama, pokazuje partikularna kemijska, fizička, povijesna i ekološka ograničenja života koja nameće okolina.

Vratimo se na primjer hemoglobina kao primjer konvergencije na molekularnoj razini. Sjetimo se da se prema Conway Morrisu hemoglobin razvio neovisno kod kralježnjaka, beskrležnjaka, protista, cijanobakterija i biljaka. Kemijska ograničenja ovdje su očita u ponovljenoj evoluciji istog proteina zbog ograničenog broja održivih kemijskih rješenja.

U pozadini ove ideje nalazi se nešto što Conway Morris naziva *hyperspace*, a odnosi se na apstraktni matematički prostor koji obuhvaća sve moguće alternativne mogućnosti, u ovom slučaju kombinacije proteina. Iako je broj mogućih sekvenci aminokiselina (koje izgrađuju proteine) koje bi teoretski mogle postojati velik, broj proteina koji su prisutni u živim organizmima, ipak je ograničen. Conway Morrisonovim riječima: „Fenomen evolucijske konvergencije ukazuje da je, naprotiv, broj alternativa strogo ograničen, sa zanimljivom implikacijom da ogromna većina bilo kojeg danog 'hiperprostora' ne samo da nikada neće biti posjećena tijekom evolucijskog istraživanja, nego nikada i ne može biti“ (Conway Morris, 2003, 309).

Ne samo da je broj proteina i kombinacija aminokiselina ograničen, već primjeri poput hemoglobina pokazuju da evolucija kontinuirano stvara jednaka ili slična, visoko funkcionalna, održiva kemijska rješenja. Ovo sugerira da su samo određene molekularne strukture sposobne učinkovito obavljati specifične funkcije poput prijenosa kisika, što ukazuje na ograničen skup kemijskih rješenja koje život može koristiti. Drugim riječima kemijska organizacija molekula predstavlja kemijsko ograničenje (Conway Morris, 2003).

S druge strane, fizička ograničenja također nameću evolucijske puteve. Tako za primjer možemo ponovno uzeti dupine, *ichthyosaure* i morske pse. Kao što je ranije rečeno, aerodinamični planovi tijela dupina, *ichthyosaura* i morskih pasa okarakteriziran prsnim, leđnim i repnim perajama. Sličnosti ovih životinja potaknute su fizičkom zahtjevima učinkovitog plivanja u vodi, ali aerodinamični planovi tijela ovih organizama, određeni su fizičkim zakonima, odnosno zakonom hidrodinamike koji nameće stroga ograničenja na način na koji se tjelesni planovi mogu oblikovati na način koji omogućava učinkovito kretanje kroz vodu. Ovaj primjer konvergencije pokazuje kako fizička ograničenja značajno sužavaju putove kojima se evolucija može kretati. Drugim riječima, fizička ograničenja sužavaju spektar mogućih bioloških karakteristika organizma (Conway Morris, 2003).

Nadalje, povijesna ograničenja prema Conway Morrisu odnose se na ograničenja koja nameće evolucijska povijest organizma. Primjer konvergentne evolucije kojeg Conway Morris koristi kako bi oslikao ulogu povijesnih ograničenja, ponovno je primjer evolucije *camera eyes* kod kralježnjaka i glavonožaca. Ne samo da je *camera eye* neovisno evoluirala kod kralježnjaka i glavonožaca već su i razvojni putevi ovih skupina organizama bili različiti. Ova konvergencija nije samo rezultat kemijskih i fizičkih ograničenja već i povijesnih putova kojima su išli predci ovih organizama (Conway Morris, 2003; McGhee, 2011).

Naposljetku, različite okoline postavljaju različita ograničenja koja određuju koje su karakteristike realistično moguće. Drugim riječima, broj rješenja problema koje stvara okolina je konačan. Posljedično, konačan je spektar realistično mogućih oblika života. Ova ograničenja rezultiraju opetovanim pojavljivanjem sličnih rješenja u različitim lozama, pokazujući predvidljivost i ograničenu prirodu evolucijskih procesa (Conway Morris, 2003).

Trećom premisom Conway Morris tvrdi kako najbolja rješenja okolinskih izazova predstavljaju adaptivne vrhove koji služe kao „atraktori“ funkcionalnosti koji navigiraju procesom evolucije. Pri tome Conway Morris adaptivne vrhove određuje kao točku u evoluciji u kojoj je organizam ili neka njegova specifična karakteristika visoko optimizirana za svoju okolinu. Drugim riječima, adaptivni vrhovi predstavljaju visoko funkcionalna rješenja za specifične izazove okoline. Ta su rješenja toliko povoljna da se različite loze često neovisno razvijaju prema njima (Conway Morris, 2003).

Kada Conway Morris kaže da su adaptivni vrhovi „atraktori“, time želi reći da adaptivni vrhovi usmjeravaju razvoj svojstava prema visoko funkcionalnim rješenjima. Drugim riječima ponovljena evolucija sličnih svojstava u različitim linijama često je dokaz adaptivnih vrhunaca. Različite vrste samostalno evoluiraju prema istim ili sličnim rješenjima jer ta rješenja predstavljaju optimalnu prilagodbu sličnim izazovima okoliša (Conway Morris, 2003).

Tako hemoglobin predstavlja adaptivni vrhunac za vitalnu funkciju efikasnog prenošenja kisika, aerodinamično tijelo delfina, *ichthyosaura* i morskih pasa predstavlja adaptivni vrhunac za efikasnu funkciju plivanja, razvoj *camera eye* kod kralježnjaka i glavonožaca predstavlja adaptivni vrhunac visoko funkcionalnog rješenja, odnosno vida, dok kompleksne društvene strukture mrava, pčela i primata, predstavljaju adaptivne vrhunce, odnosno optimalna rješenja za upravljanje resursima i obranu (Conway Morris, 2003).

Adaptivni vrhovi pokazuju da evolucija nije čisto slučajan proces, već je usmjerena ograničenjima okoline prema optimalnim rješenjima. Ovi vrhovi predstavljaju najbolja rješenja

za specifične izazove okoliša. Jednostavnije rečeno, Conway Morris tvrdi da evolucija stalno teži ovim vrhovima, čak i kroz različite evolucijske linije. To znači da, bez obzira na početne uvjete, evolucija teži ka sličnim optimalnim rješenjima zbog ovih inherentnih ograničenja (Conway Morris, 2003).

Četvrtom premisom Conway Morris tvrdi kako postojanje atraktora govori u prilog usmjerenosti evolucije. Naime, adaptivni vrhovi ili atraktori impliciraju određenu usmjerenost u evoluciji, odnosno podupiru ideju da evolucija nije posve nasumična već je vođena prema optimalnim rješenjima kroz ograničenja i pritiske okoline. Drugim riječima, prisutnost atraktora podupire ideju da je evolucija vođena inherentnim ograničenjima biološkog i fizičkog svijeta (Conway Morris, 2003). Drugim riječima, adaptivni vrhunci ključni su za razumijevanje predvidljivosti i usmjerenosti u evolucijskom procesu, budući da ističu ponovljenu konvergenciju života prema visoko funkcionalnim i povoljnim svojstvima.

Petom premisom Conway Morris tvrdi da usmjerenost evolucije potvrđuje načelo inherentnosti. To načelo sugerira da organizmi inherentno imaju potencijal razviti najbolja rješenja za probleme u okolišu. Morris tvrdi da postojanje atraktora ili adaptivnih vrhova u evoluciji pokazuje da je život usmjeren prema visoko funkcionalnim rješenjima. Atraktori su stabilne točke kojima se evolucijski procesi stalno privlače, čak i kod različitih vrsta. Ovo potvrđuje načelo inherentnosti, gdje organizmi stvaraju najbolja rješenja za izazove okoliša. Morris tvrdi da je ovo načelo podržano predvidljivošću evolucijskih ishoda. Ponavljana konvergencija prema optimalnim rješenjima kod različitih vrsta pokazuje da evolucija nije nasumična, već usmjerena inherentnim potencijalom organizama da učinkovito riješe probleme okoliša. Ova usmjerenost naglašava strukturiranu i ograničenu prirodu evolucijskih procesa. Postojanje atraktora potvrđuje načelo inherentnosti pokazujući da organizmi imaju sposobnost razviti najbolja rješenja za dane probleme, što naglašava predvidljivost i strukturiranu prirodu evolucije (Conway Morris, 2003).

Kroz šestu premisu Simon Conway Morris raspravlja o konceptu evolucije kao usmjerenog i progresivnog procesa. On tvrdi da postojanje konvergentne evolucije gdje različiti organizmi neovisno razvijaju slične osobine, indicira da postoje određena optimalna rješenja koja evolucija uvijek iznova nastoji pronaći. Ovo sugerira stupanj predvidljivosti evolucijskih ishoda. Morris tvrdi da evolucijski trendovi nisu slučajni, već pokazuju usmjerenost. Ovo usmjerenje je potaknuto prirodnom selekcijom i ograničenjima okoline, što dovodi do opetovane pojave sličnih osobina u različitim lozama. Također, evolucija se kreće

prema adaptivnim vrhovima ili atraktorima, optimalnim funkcionalnim rješenjima u evolucijskom krajoliku. Ovi atraktori djeluju kao stabilne krajnje točke na koje se mogu spojiti višestruki evolucijski putovi, što ukazuje na usmjereni proces. Uz to, raširena pojava konvergencije podupire ideju da je evolucija donekle predvidljiva. Ako evolucija opetovano pronalazi ista rješenja u različitim kontekstima, to implicira da su ti ishodi vrlo vjerojatni pod određenim uvjetima. Rad Simona Conwaya Morrisa sugerira da je, budući da evolucija pokazuje usmjerenost i napreduje prema optimalnim rješenjima zbog čega je moguće predvidjeti evolucijske ishode s visokim stupnjem vjerojatnosti. Ponovna pojava sličnih rješenja kroz konvergentnu evoluciju naglašava predvidljivost i strukturiranu prirodu evolucijskih procesa. Ova ponovljivost sugerira da evolucija slijedi predvidljiv obrazac, vođen potrebom rješavanja sličnih problema na slične načine (Conway Morris, 2003).

Da rezimiramo, Simon Conway Morris predlaže tezu evolucijske konvergencije koja se događa kada različiti organizmi neovisno razvijaju slične osobine ili funkcije kao odgovor okolinskih izazova. Uporište tezi je sveprisutnost konvergencije na razini molekula, tjelesnih planova, struktura tjelesnih sustava, organa, viših karakteristika i ponašanja. Prisutnost konvergencije na svim navedenim razinama ukazuje na postojanje kemijskih, fizičkih, povijesnih i okolinskih ograničenja. Sve ovo implicira kako će najbolja rješenja na izazove okoline biti više puta postignuta kroz evoluciju. Conway Morris na temelju toga zaključuje kako se evolucijski proces zapravo razvija u nekom smjeru dok je broj realno mogućih smjerova konačan. Također, postojanje smjera evolucije za Conwaya Morrisa potvrđuje načelo inherentnosti. S obzirom na to da je evolucija usmjeren i progresivan proces, Conway Morris smatra kako su predviđanja evolucijskih procesa moguća. Drugim riječima, evolucijski procesi predvidljivi su i to s visokim stupnjem vjerojatnosti. Detaljno objašnjenje Morrisove konkluzije bit će prikazano u sljedećem poglavlju kroz misaoni eksperiment premotavanja vrpce života.

#### **4.4. Premotavanje vrpce života**

Fokus ovog poglavlja istraživanje je konkluzije Conwaya Morrisovog ranije izloženog argumenta u prilog konvergentnoj evoluciji odnosno konkluzije kojom tvrdi da je evolucija predvidljiva zbog fenomena konvergencije.

Sjetimo se da je osnovna ideja misaonog eksperimenta vraćanje vrpce života unatrag prema određenoj točki u povijesti života te ponovno puštanje vrpce unaprijed. Sjetimo se i da Gould tvrdi da ponavljanje vrpce života rezultira različitim ishodom u svakom novom vraćanju

i ponavljanju vrpce zbog nepredvidljivosti i kontingentnosti u evoluciji. Razlog zbog kojeg je tako nešto moguće za Goulda leži u ideji da kontingentne promjene mogu dovesti do različitih i evolucijskih putova i ishoda. Interesantno je istaknuti kako misaoni eksperiment premotavanja vrpce života prvi spominje Conway Morris, dok ga nekoliko godina nakon preuzima Gould.

Suprotno Gouldu i Conway Morrisonovim (2003) riječima: „Ponovno pokrenite vrpcu života koliko god puta želite i krajnji rezultat biti će isti“ (Str 282). Conway Morris tvrdi da, čak i kada bi ponovno pokrenuli vrpcu života i započeli evoluciju ispočetka, slični okolinski izazovi jednostavno doveli do sličnih evolucijskih prilagodbi odnosno rješenja. Simon Conway Morris svojim premisama sugerira da, kada bi se vrpca života ponovno pokrenula, evolucija bi slijedila slične puteve zbog predvidljivih obrazaca konvergencije. Ova usmjerenost i predvidljivost evolucijskih ishoda naglašava da evolucija nije kontingentan proces, već je vođena inherentnim potencijalima organizama da razviju učinkovita rješenja za okolišne izazove (Conway Morris, 2003).

Dakle, prema Morrisu, evolucija nije nasumičan proces. Umjesto toga, ona je usmjerena inherentnim potencijalima unutar organizama da učinkovito riješe okolišne izazove. Ovi predvidljivi obrasci konvergencije pokazuju da evolucija ima strukturiranu i ograničenu prirodu. Postojanje atraktora ili adaptivnih vrhova u evoluciji potvrđuje da su organizmi sposobni razviti najbolja rješenja za određene probleme, što naglašava predvidljivost i strukturiranost evolucijskih procesa (Conway Morris, 2003).

#### **4.5. Eksperimentalna podrška tezi**

Iako Gould tvrdi kako se kontingentni evolucijski događaji ne mogu predvidjeti, Simon Conway Morris ističe da fenomen konvergencije pokazuje da evolucija slijedi predvidljive obrasce.. Prema Morrisu, ova predvidljivost ukazuje na to da evolucija nije posve nasumična, već je vođena inherentnim potencijalima organizama da učinkovito riješe okolišne probleme.

Makroevolucijski eksperimenti pružaju uvid u ove obrasce konvergencije. Točnije, makroevolucijski eksperimenti fokusirani su na proučavanje evolucijskih procesa i obrazaca koji se događaju na razini vrsta kroz duge periode. Ovi eksperimenti pokušavaju razumjeti kako se velike evolucijske promjene događaju, uključujući specijaciju (nastanak novih vrsta), izumiranja, evolucijske inovacije i konvergenciju (Beatty, 2006).



Neki od najpoznatijih primjera makroevolucijskih eksperimenata u prilog konvergentnoj evoluciji, eksperiment je *Anolis* guštera Jonathana Lososa i eksperimenta ciklidnih riba Axela Meyera. Upravo je to fokus sljedećeg poglavlja u kojem ću izložiti ove eksperimente.

#### 4.5.1. Losos eksperiment

Jedan od najpoznatijih primjera makroevolucijskog eksperimenta u prilog konvergentnoj evoluciji, eksperiment je Jonathana B. Lososa i suradnika objavljen u radu *Contingency and Determinism in Replicated Adaptive Radiations of Island Lizards* 1998. godine. Losos i kolege istraživali su ravnotežu između evolucijske kontingencije i konvergencije u evolucijskoj diverzifikaciji *Anolis* guštera na otocima Velikih Antila, točnije otočne skupine u Karipskom moru (Kuba, Hispaniola, Jamajka i Portoriko) (Losos, 1998).

Studija je imala za cilj utvrditi bi li evolucijska diversifikacija u sličnim okruženjima dovela do sličnih ishoda (konvergencija) ili bi jedinstveni povijesni događaji doveli do različitih ishoda (kontingencija). Istraživači su proveli istraživanje na *Anolis* gušterima, ispitujući evoluciju ekomorfa,<sup>9</sup> na sva četiri otoka pritom, su mjerili različite fizičke osobine i koristili DNA sekvencioniranje. Rezultati istraživanja ukazuju na to da isti skup ekomorfa evoluirao neovisno na svakom od četiri otoka zbog postojanja sličnih selektivnih pritisaka u sličnim okruženjima. Iako je studija otkrila da su slični selektivni pritisci u sličnim okruženjima dovode do konvergentne evolucije, specifični evolucijski putovi i uzorci nastanka ekomorfa variraju među otocima. Rezultati sugeriraju da evolucijski ishodi mogu biti uvjetovani i predvidljivi. Slična okruženja mogu dovesti do sličnih adaptivnih rješenja, ali povijesni slijed događaja i genetska pozadina mogu utjecati na specifične evolucijske putove. Unatoč tome što nijedna vrsta *Anolis* guštera nije pronađena na više od jednog otoka, svaki otok ugošćuje slične ekomorfe prilagođene sličnim nišama. Ovo ponovljeno pojavljivanje sugerira visoku predvidljivost u diverzifikaciji vrsta u sličnim okolišima. Vrste na svakom otoku bliže su povezane jedna s drugom nego s vrstama na drugim otocima, što ukazuje na neovisnu evoluciju. Evolucijski ishodi mogu biti predvidljivi jer slični okolišni uvjeti dovode do sličnih prilagodbi. Specifični putovi i slijed događaja koji dovode do ovih ishoda još uvijek mogu

---

<sup>9</sup> Organizmi unutar iste vrste ili roda koji su se razvili tako da imaju različite morfološke karakteristike kao odgovor na različite ekološke niše ili životne uvjete (Campbell, Reece, 2005).

ovisiti o jedinstvenim povijesnim okolnostima. Jednostavnije rečeno, rezultati su pokazali da su se slične ekološke niše popunile sličnim morfološkim i ponašajnim prilagodbama, što je snažan dokaz konvergencije (Losos, 1998).

#### **4.5.2. Meyer eksperiment**

Ciklidne ribe istočnoafričkih jezera Tanganyika, Malawi i Victoria demonstriraju veliku evolucijsku raznolikost, s tisućama vrsta koje dijele morfološke i funkcionalne sličnosti. Razvile su slične anatomije i morfološke karakteristike unatoč evoluciji u različitim ekološkim nišama. Primjerice, ribe koje se hrane algama ili insektima razvile su slične oblike tijela i strukture vilica neovisno jedna o drugoj. Istraživanja pokazuju da ciklidne ribe iz različitih jezera koje zauzimaju slične niše imaju izrazitu sličnost u fizičkom izgledu i funkcionalnim karakteristikama, uključujući prilagodbe poput oblika tijela i strukture zuba specifične za njihove prehrambene navike i staništa. Genetske analize potvrđuju da su ove ribe genetski različite, ali vrlo slične u morfološkim karakteristikama, što ilustrira evolucijsku konvergenciju (Stiassny, Meyer, 1999; Meyer, 2015).

Ovi istraženi aspekti ciklidnih riba ilustriraju kako evolucija može potaknuti razvoj sličnih adaptivnim rješenjima u populacijama koje se susreću sa sličnim ekološkim pritiscima što dodatno oslikava tezu evolucijske konvergencije.

## **5. Nastavak rasprave**

### **5.1. Uvod**

Kontingencija, kao jedan od temeljnih koncepata u evolucijskoj biologiji, izaziva mnogo različitih rasprava. Jedna od njih rasprava je o izvorima kontingencije i o tome ovisi li ona o izvorima ili ne. U ovom poglavlju ćemo se detaljno baviti različitim aspektima ove rasprave, posebno fokusirajući se na ključna pitanja ovisnosti evolucijskih ishoda o prethodnim stanjima i uzrocima. Ova rasprava ne samo da istražuje kompleksnu prirodu kauzalnosti u evoluciji, već i preispituje Gouldovu ideju premotavanja vrpce života, gdje se početni uvjeti mijenjaju kako bi se razumjela kontingencija evolucijskih promjena. Kroz analizu radova različitih autora kao što su Gould, Beatty, McConwell i Currie, razmotrit ćemo različite perspektive na evolucijsku kontingenciju, uključujući utjecaj mutacija, genetskog drifta i selekcije vrsta, te ćemo se osvrnuti na izazove koje konvergentna evolucija postavlja pred ovu tezu. Daljnjim razvojem rasprava skreće u smjeru konvergencije, a znanstvenici se pitaju u kojoj mjeri konvergencija zaista može poljuljati Gouldovu tezu evolucijske kontingencije. Također ću prikazati kasniju analizu misaonog eksperimenta vrpce života te ću izložiti Gouldov paradoks i njegov pokušaj rješenja.

### **5.2. Izvori kontingencije i ovisnost i neovisnost o izvoru**

Jedna od ključnih rasprava koja proizlazi iz kontingencije u evoluciji jest pitanje je li ona ovisna ili neovisna o izvoru. Ranije smo spomenuli kako se Gouldova koncepcija kontingencije odnosi na odnosu kauzalne ovisnosti između događaja koji prethode ishodu i samog ishoda. Tako premotavanje vrpce života uključuje promjenu u početnim uvjetima koji uzrokuju kasnije evolucijske promjene (Gould, 1989). Beatty se slaže s ovim gledištem i smatra da je evolucijski ishod u ovom slučaju kontingentan jer nužno ovisi o stanjima koja mu prethode odnosno o njima kauzalno ovisi (Beatty, 2006).

Uz kauzalno određenje Beatty naglašava i verziju u kojoj je kontingencija shvaćena kao nepredvidljivost. Odnosno, prethodna stanja ne garantiraju kasnija stanja, odnosno kontingencija ne ovisi o izvoru (Beatty 2006). Prema McConwellu i Currie, u ovom slučaju minimalno koncipiramo prethodna stanja, Prethodna stanja imaju nekakva modalna svojstva poput nužnosti ili kontingencije pa i događaj ima takva modalna svojstva. Drugim riječima događaji se grupiraju prema modalnom profilu (2017).

Daljnji razvoj teze vodio je raspravu u smjeru pitanja koji je to izvor kontingencije. Gouldov glavni kandidat za izvor kontingencije su mutacije. Mutacije predstavljaju promjene u genetskom materijalu organizama koje se javljaju slučajno. Te promjene mogu nastati zbog različitih čimbenika, uključujući pogreške u replikaciji DNK, izloženost zračenju ili kemijskim agensima, ili pak zbog unutarnjih procesa unutar stanice. Gould ističe da su mutacije inherentno kontingentne jer se pojavljuju bez specifične svrhe ili predvidljivog uzorka. Ova nasumičnost znači da svaka mutacija može imati različite posljedice, od neutralnih do štetnih ili korisnih za organizam. Mutacije su osnovni izvor genetske varijabilnosti u populacijama. Bez mutacija, populacije bi bile genetski uniformne, a evolucijski procesi poput prirodne selekcije ne bi imali materijal na kojem bi djelovali. Gould naglašava da ova varijabilnost stvara nepredvidljive puteve evolucijskog razvoja. Svaka mutacija može potencijalno otvoriti novi evolucijski put koji se inače ne bi dogodio, čime se povećava kontingencija evolucijskih ishoda (Gould, 1989).

Gouldova teorija o "točkastoj ravnoteži" (punctuated equilibrium) također je povezana s idejom mutacija kao izvora kontingencije. Prema toj teoriji, evolucijske promjene često se događaju u kratkim, naglim izbojcima, a ne postupno tijekom dugih razdoblja. Mutacije, kao nasumične promjene, mogu pokrenuti takve brze evolucijske promjene, što dodatno podržava Gouldovu tezu da su mutacije ključan izvor kontingencije. Ovi nagli događaji mogu dovesti do stvaranja potpuno novih vrsta ili značajnih promjena unutar postojećih populacija, što bi se teško moglo predvidjeti na temelju postojećih uvjeta (Haufe, 2015).

S druge strane, Beatty je smatrao kako su genetski drift i mutacija izvor kontingencije. Genetski drift je evolucijski proces koji uključuje nasumične promjene u frekvenciji alela unutar populacije. Ove promjene nisu rezultat prirodne selekcije, već su posljedica slučajnih događaja. Na primjer, u malim populacijama, aleli se mogu izgubiti ili postati fiksirani slučajno, bez obzira na njihovu prilagodljivost. Beatty naglašava da ova nasumičnost znači da evolucijski ishodi nisu uvijek predvidljivi i da drift može imati značajan utjecaj na genetsku strukturu populacija. Također, mutacije su promjene u DNK koje se javljaju nasumično i predstavljaju osnovni izvor genetske varijabilnosti. Beatty tvrdi da mutacije igraju ključnu ulogu u evolucijskom procesu jer stvaraju nove alele na kojima prirodna selekcija može djelovati. Međutim, same mutacije su nepredvidive i mogu imati različite posljedice - od neutralnih do štetnih ili korisnih (Beatty, 2006).

John Turner, u svom istraživanju evolucijske biologije, argumentira da je proces selekcije vrsta ključan izvor kontingencije. Njegovo stajalište proizlazi iz razumijevanja kako

se vrste razvijaju i opstaju kroz evolucijske mehanizme koji uključuju specifične selekcijske pritiske i slučajne događaje (McConwell, Currie, 2017). Turner naglašava da selekcija ne djeluje samo na razini pojedinačnih organizama već i na razini cijelih vrsta. Proces selekcije vrsta uključuje mehanizme koji određuju koje će se vrste uspješno širiti i preživjeti u različitim okolišima. Na primjer, vrste koje razvijaju specifične adaptacije ili koje se mogu brzo prilagoditi promjenama okoliša imaju veću vjerojatnost preživljavanja. Turner tvrdi da je ovaj proces selektivnih pritisaka na razini vrsta inherentno kontingentan jer uključuje nepredvidljive promjene u okolišu i slučajne događaje koji utječu na opstanak i raznolikost vrsta. Razvrstavanje vrsta (*species sorting*) je mehanizam kojim se distribucija i količina vrsta mijenja kao odgovor na specifične okolišne uvjete. Ovaj proces može rezultirati time da određene vrste postanu dominantne, dok druge nestanu. Turner smatra da je razvrstavanje vrsta ključan izvor kontingencije jer uključuje složenu interakciju između bioloških svojstava vrsta i varijabilnih okolišnih uvjeta. Ove interakcije su često nepredvidljive i mogu dovesti do neplaniranih evolucijskih ishoda (Turner, 2011a; McConwell & Currie, 2017).

McConwell i Currie zaokružuju ovu raspravu razmatrajući izvore kontingencije u evoluciji kroz prizmu specifičnih uzročnih procesa i modalnih svojstava događaja. Prema njihovom stajalištu, kontingencija je inherentna karakteristika evolucijskih ishoda zbog njihove osjetljivosti na specifične uzročne procese. Pri tome, mutacije, genetski drift i razvrstavanje vrsta glavni su uzročni procesi koji dovode do kontingentnih evolucijskih ishoda (McConwell, Currie, 2017). Ovi procesi su inherentno nasumični i nepredvidljivi, što čini evolucijske ishode osjetljivima na specifične povijesne događaje i promjene u okolišu. McConwellova interpretacija naglašava važnost razumijevanja specifičnih uzročnih procesa i njihovih modalnih svojstava za analizu kontingencije u evoluciji.

### **5.3. Konvergentna evolucija kao izazov za kontingenciju**

Biolozi i filozofi znanosti nedavno su počeli pridavati veću pažnju konvergentnoj evoluciji, koja se odnosi na neovisno nastajanje sličnih bioloških oblika i funkcija u različitim vrstama. Mnogi vide konvergentnu evoluciju kao dokaz protiv Gouldove teze o kontingentnosti, koja sugerira da bi evolucijski ishodi bili radikalno različiti ako bi se povijest ponovila. Konvergentna evolucija sugerira da su neki evolucijski ishodi neizbježni zbog sličnih selektivnih pritisaka (Powell, Russell 2015).

Primjer prirodnog makroevolucijskog eksperimenta Losos može poslužiti za jačanje teze o evolucijskoj konvergenciji, pokazuje kako slični oblici i funkcije nastaju u različitim staništima. Powel i Russell smatraju kako ovakvi eksperimenti nisu nužno dokazi za odbacivanje evolucijske kontingencije zbog nekoliko problema.

Prvi problem se odnosi na slične početne uvjete. Anolis gušteri, primjerice, pokazuju kako su se slični ektomorfni oblici pojavili na različitim staništima neovisno jedni o drugima. Autori ističu da se pri toj analizi često zanemaruje utjecaj unutarnjih razvojnih faktora koji mogu biti odgovorni za morfološke sličnosti. Drugi problem odnosi se na taksonomski okvir konvergencije, koji zahtijeva da slične osobine u dvije različite loze nisu prisutne kod njihovog zajedničkog pretka. Međutim, konvergentna evolucija može nastati iz vrlo sličnih ili vrlo različitih početnih uvjeta, što komplicira analizu i implicira da su mnogi primjeri konvergencije kauzalno heterogeni. Treći problem je neselektivno grupiranje različitih konvergentnih događaja bez pokušaja otkrivanja dubljih bioloških pravilnosti (Powell, Russell 2015).

Četvrti problem odnosi se na robusnu replikabilnost. Problem robusne replikabilnosti odnosi se na izazov dokazivanja da se određeni evolucijski ishodi ili obrasci mogu predvidljivo ponavljati unatoč različitim početnim uvjetima ili različitim evolucijskim putovima. Drugim riječima, to znači utvrditi jesu li neki evolucijski rezultati dovoljno stabilni ili neizbježni da se javljaju više puta, bez obzira na specifične okolnosti (Powell, Russell 2015).

Za dokazivanje robusne replikabilnosti potrebno je ispuniti tri ključna uvjeta: Sveprisutnost problema dizajna, ograničenost skupa rješenja i dostupnost rješenja selekciji unatoč unutarnjim ograničenjima filogenije Sveprisutnost dizajnerskog problema odnosi se na određeni dizajnerski problemi, poput funkcionalnih izazova s kojima se suočavaju organizmi, trebali bi postojati kroz cijelu povijest života. Evolucijski pritisci koji vode do određenih rješenja trebali bi biti univerzalni i prisutni u različitim ekološkim i vremenskim uvjetima. S druge strane, ograničenost skupa rješenja referira na skup rješenja za dizajnerske probleme mora biti ograničen silama osim konzerviranih razvojnih ograničenja. Broj mogućih rješenja za određeni problem trebao bi biti vrlo mali i određen univerzalnim biološkim ili fizikalnim zakonitostima, a ne slučajnim povijesnim događajima. Naposljetku, dostupnost rješenja selekciji unatoč unutarnjim ograničenjima filogenije podrazumijeva da rješenja moraju biti dostupna prirodnoj selekciji unatoč unutarnjim ograničenjima koja proizlaze iz evolucijske povijesti (filogenije) organizama. Rješenja bi trebala biti ostvariva i selekcionirana u različitim

filogenetskim linijama, unatoč njihovim jedinstvenim povijesnim i razvojnim kontekstima (Powell, Russell 2015).

Powell i Russell tvrde da kritičari konvergencije ne zadovoljavaju ove kriterije. Kao rješenje, autori predlažu kategorizaciju bioloških ponavljanja na temelju specifičnosti, neovisnosti i opsega kako bi se poboljšala njihova dokazna relevantnost. Dosadašnje analize konvergentne evolucije često ne uspijevaju razlikovati uzročno heterogene konvergentne događaje, što slabi argumente protiv teze evolucijske kontingencije. Miješanje različitih vrsta konvergencija otežava procjenu koliko su te pravilnosti stvarno značajne za debatu o kontingenciji evolucije (Powell, Russell 2015).

Autori predlažu razlikovanje bioloških ponavljanja prema nekoliko dimenzija: specifičnosti, neovisnosti i opsegu. Ove kategorije pomažu u procjeni njihove dokazne vrijednosti u raspravi o kontingenciji. Konvergentne pravilnosti s visokim razinama specifičnosti, neovisnosti i širokog opsega predstavljaju najjače dokaze protiv teze evolucijske kontingencije (Powell, Russell 2015).

Specifičnost se odnosi na broj zajedničkih karakteristika na određenoj razini biološke organizacije, poput gena, proteina, stanica ili morfologije. Što je osobina specifičnija, to je vjerojatnije da je evolucijski robusna (Powell, Russell 2015). Na primjer, *Marrella splendens* i trilobiti imaju slične morfološke karakteristike unatoč svojoj evolucijskoj udaljenosti. Obje grupe pokazuju segmentirane tjelesne strukture i slične prilagodbe za život na dnu oceana. Ova evolucijska sličnost pokazuje visoku specifičnost jer se slični funkcionalni oblici razvijaju kroz različite razvojne puteve.

Nadalje, Neovisnost se odnosi na stupanj u kojem evolucijske iteracije uključuju različite molekularno-razvojne mehanizme. Manji broj visoko neovisnih ponavljanja pruža jače dokaze protiv teze kontingencije od većeg broja neovisnih ponavljanja (Powell, Russell 2015). Na primjer, evolucija sličnih morfoloških karakteristika kod *Marrella splendens* i trilobita uključuje različite filogenetske linije i razvojne mehanizme. *Marrella splendens* je član grupe *Marrellomorpha*, dok su trilobiti dio različitih skupina člankonožaca. Ova neovisna evolucija sličnih struktura u različitim lozama povećava njihovu dokaznu vrijednost jer pokazuje da slična rješenja mogu nastati neovisno kroz različite evolucijske putove. Filogenetska udaljenost može poslužiti kao privremeni pokazatelj neovisnosti kada detaljne uzročne i filogenetske analize nisu dostupne.

Opseg se odnosi na učestalost uvjeta pod kojima se konvergentne pravilnosti javljaju. Ako su uvjeti rijetki ili specifični za Zemlju, opseg je ograničen i time se smanjuje njihova sposobnost da služe kao dokaz za robusnu replikabilnost (Powell, Russell 2015). Na primjer, evolucija sličnih morfoloških karakteristika kod *Marrella splendens* i trilobita može se dogoditi u širokom rasponu ekoloških uvjeta gdje su prilagodbe za život na dnu oceana prednost.

#### 5.4. Burgess Shale i vrpca života

William Wong nudi najsvježiju interpretaciju Gouldovog eksperimenta premotavanja vrpce života. Sjetimo se da Gould tvrdi da bi, ako bi se "traka života" premotala unazad i ponovno pokrenula, evolucijski ishodi bili različiti svaki put. Wong u ovom određenju primjećuje dva ključna aspekta. Naime Gould svojim misaonim eksperimentom tvrdi dvije stvari. Prvo, Gould tvrdi da je tijekom kambrijske eksplozije postojala velika raznolikost oblika života, te da ta raznolikost opada tijekom kambrijskog izumiranja, ostavljajući samo mali broj preživjelih. Drugo, Gould argumentira da su ovi preživjeli oblici rezultat kontingentnog procesa, a ne determinističkih sila. Prema Gouldu, kontingentnosti igra ključnu ulogu u oblikovanju evolucijskih ishoda (Wong, 2022).

Wong analizira logiku iza ovih premisa i pokušava identificirati mehanizme koji bi podržali Gouldovu tezu. On istražuje nekoliko ključnih pitanja. Prvo pitanje kojim se bavi odnosi se na to jesu li kambrijska raznolikost i izumiranja stvarno toliko značajni kao što Gould tvrdi? Wong prepoznaje kritike koje sugeriraju da je Gould možda precijenio raznolikost oblika tijekom Kambrijske eksplozije. Tako primjerice Conway Morris 1989 tvrdi da su mnogi oblici iz *Burgess Shalea* bili bliže povezani nego što je Gould smatrao, što sugerira manju stvarnu raznolikost (Wong, 2022).

Mark Ridley je također kritizirao Gouldovu tezu, ističući da je Gould možda precijenio stupanj raznolikosti. Ridley je tvrdio da mnogi fosili koji izgledaju vrlo različito možda nisu toliko genetski različiti koliko su fenotipski različiti (Ridley, 1990).

Katrina Brysse je analizirala povijesni kontekst istraživanja kambrijske eksplozije i kritizirala Gouldovu interpretaciju. Brysse je sugerirala da su Gouldove tvrdnje o velikoj raznolikosti oblika možda bile preuveličane zbog nedostatka sveobuhvatnih podataka u vrijeme njegovih istraživanja (Brysse, 2008).



Drugo pitanje na koje Wong nastoji odgovoriti odnosi se na to je li proces nasumičnog biranja zaista slučajan? Wong se poziva na radove poput onih Jacka Sepkoskog (2016) koji su koristili računalne modele za simulaciju makroevolucijskih procesa. Sepkoski je razvio MBL model koji simulira evolucijske procese kao stohastičke, pružajući dokaze da su mnogi evolucijski ishodi oblikovani slučajnim događajima (Wong, 2022).

Simulacije Marine Biological Laboratory iz sredine 1970-ih bile su projekt kojim se nastojalo razumjeti evolucijske procese koristeći računalne modele. Cilj je bio istražiti kako bi izgledao fosilni zapis ako bi vrste bile tretirane kao evolucijske čestice (Raup & Gould, 1974). MBL simulacije funkcioniraju tako da koriste računalne modele za simuliranje evolucijskih procesa. U ovim simulacijama, linije organizama imale su jednaku vjerojatnost preživljavanja, izumiranja ili grananja u svakom trenutku. Ovi modeli su se oslanjali na jednostavne sustave kako bi predvidjeli obrasce u fosilnim zapisima (Sepkoski, 2012). Grupa znanstvenika uključena u ovaj projekt sastojala se od Davida Raupa, Stephena Jaya Goulda, Thomasa Schopfa, Daniela Simberloffa i Jacka Sepkoskija (Sepkoski, 2012).

Rezultati simulacija ukazivali su na to da slučajni procesi mogu igrati značajnu ulogu u evolucijskim ishodima, podržavajući ideju da je kontingencija ključna komponenta u evoluciji (Sepkoski, 2012). Simulacije su također pokazale da postoje opći evolucijski zakoni koji djeluju neovisno o specifičnostima pojedinačnih vrsta, što znači da se neki evolucijski obrasci mogu ponavljati bez obzira na specifične početne uvjete ili povijesne događaje (Raup, Gould, 1974). (Sepkoski, 2012).

Wongov glavni zaključak je da masovna izumiranja mogu biti ključni izvori evolucijske kontingencije zbog svoje inherentne slučajnosti. On identificira tri načina na koje masovna izumiranja mogu doprinosti kontingenciji. Prvo masovna izumiranja mogu prvo rezultirati slučajnim preživljavanjem određenih vrsta, ne nužno najprilagođenijih, što oblikuje buduću evoluciju na nepredvidiv način. Drugo, ova masovna izumiranja mogu resetirati ekosisteme, stvarajući nove uvjete i prilike za evoluciju različitih oblika života koji inače ne bi imali priliku dominirati. Treće, nakon masovnih izumiranja, ekološki uvjeti se često dramatično mijenjaju, otvarajući nove niše i mogućnosti za evolucijske eksperimente i diverzifikaciju (Wong, 2022).. On tvrdi da masovna izumiranja, zbog svoje slučajne prirode, pružaju snažan mehanizam za evolucijsku kontingenciju. Ovim zaključkom Wong doprinosi jačanju Gouldove teze i pruža dublje razumijevanje kako slučajni događaji mogu oblikovati evolucijske ishode.

## 5.5. Znanost i zakon

Jedna od zanimljivijih posljedica Gouldove reinterpetacije Burgess Shalea i misaonog eksperimenta premotavanja vrpce života je paradoksalna situacija između kontingencije bioloških činjenica i postojanja univerzalnih zakona. Naime, misaoni eksperiment premotavanja vrpce života prema Gouldu, svakim ponovnim ponavljanjem rezultirat će različitim ishodom. Ta ideja sama po sebi ne stvara paradoksalnu situaciju. Paradoksalnu situaciju stvara Gouldovo vjerovanje o znanosti, odnosno zakonima. Znanost, pa tako i znanost o evoluciji za Goulda je zakonodavna djelatnost koja rezultira zakonima koji vrijede univerzalno. Drugim riječima, Gouldovo vjerovanje u kontingencijsku prirodu evolucije stvara paradoksalnu situaciju s njegovim vjerovanjem da postoje opći, univerzalni evolucijski zakoni. Gould želi riješiti ovaj paradoks ali ne želi odustati od dva vjerovanja koja izgrađuju paradoksalnu situaciju pa rješenje pokušava pronaći u značajkama evolucijskog procesa koje su slobodne od kontingencije, odnosno traži biološke fenomene koji nisu kontingentni (Haufe, 2015).

Drugim riječima, da bi pomirio ove dvije naizgled proturječne ideje, Gould je svoje zakonodavne napore usmjerio na fenomene više razine, za koje teza o ponavljanju nije primjenjiva. To znači da je tražio zakone koji vrijede na višim razinama organizacije, gdje pojedinačne karakteristike vrsta nisu važne. Uz to, važno je istaknuti kako je Gould isticao važnost metodološkog uniformitarizma, što znači da prirodni zakoni ostaju konstantni kroz prostor i vrijeme, omogućujući znanstvenicima da ekstrapoliraju iz poznatih slučajeva na nepoznate (Haufe, 2015).

S druge strane, John Beatty vjeruje kako je postojanje zakona u biologiji vrlo upitno s obzirom na kontingentnu prirodu bioloških procesa. U pozadini njegove ideje je naravno, Gould i njegova ranije izložena argumentacija u prilog tezi evolucijske kontingencije. Beatty je smatrao kako su sve generalizacije o živom svijetu: matematičke, fizikalne ili kemijske generalizacije ili distinktivno biološke i opisuju kontingentne ishode evolucije (Beatty, 1995).

Kada Beatty kaže da su sve generalizacije o živom svijetu matematičke, fizikalne i kemijske generalizacije, zapravo tvrdi kako postoje generalizacije u svijetu čije istinosne vrijednosti nisu povezane s evolucijskom poviješću poput zakona matematike, fizike i kemije. Za objašnjenje ideje da su sve generalizacije o živom svijetu distinktivno biološke i opisuju kontingentne ishode evolucije, Beatty koristi primjere različitih distinktivnih bioloških generalizacija poput Krebsovog ciklusa među aerobnim organizmima prema kojem u aerobnim

organizmima, metabolizam ugljikohidrata odvija se kroz niz kemijskih reakcija, uključujući osam koraka Krebsovog ciklusa. Beatty smatra da sveprisutnost ovog ciklusa nije samo činjenica kemije kako se na prvu možda čini s obzirom na to da sam ciklus ovisi o nizu genetskih aspekta aerobnih organizama kao što je mogućnost sintetiziranja enzima koji sudjeluju u reakcijama Krebsovog ciklusa. Karakteristike koje su genetski utemeljene za Beattyja su podložne promjenama na temelju mnogih agenta evolucijske promjene. Drugim riječima, proces sintetiziranja enzima sam je po sebi genetski utemeljen i podložan evolucijskim promjenama. S obzirom na to, generalizacija Krebsova ciklusa pitanje je evolucijske povijesti, ne kemijske generalizacije. Problem s čisto biološkim generalizacijama odnosno zakonima je to što često imaju iznimke i posljedično ne vrijede univerzalno. Drugim riječima, evolucijski procesi mogu prekinuti pravila odnosno zakone. Uz to, zakoni biologije opisuju evolucijski ishod i ukazuju na to da je njegova istinitost uvjetovana specifičnim, evolucijskim događajima i okolnostima. Kao takav, zakon je kontingentan s obzirom na evolucijske procese koji su ga učinili univerzalnim, ali samo u okviru određenih kontekstualnih granica (Beatty, 1995).

Alexander Rosenberg svoju poziciju po pitanju postojanja univerzalnih bioloških zakona temelji na osnovi filozofskog koncepta supervenijencije koji opisuje odnos između skupova svojstva. Specifičnije, prema odnosu supervenijencije, skup svojstva A supervenira nad skupom svojstva B ako promjena u skupu svojstva A nužno implicira promjenu u skupu svojstva B. Aleksander Rosenberg primjenjuje odnos supervenijencije u biologiji, konkretnije primjenjuje odnos supervenijencije na biološka i fizička svojstva. Tako biološka svojstva (poput osobina, ponašanja i funkcija) organizma superveniraju nad fizičkim svojstvima (kao što su molekularne strukture i procesi). Jednostavnije rečeno biološki fenomeni ovise o fizičkim fenomenima. Supervenijencija naglašava složenost i kontingentnost bioloških sustava. Biološka svojstva ovise o velikim mrežama fizičkih interakcija zbog čega pokazuju visoku razinu varijabilnosti i kontekstualne specifičnosti što za Rosenberga značajno otežava formuliranje univerzalnih bioloških zakona. Rosenberg također prenosi koncept supervenijencije i na biološke zakone. Naime, kako biološki zakoni superveniraju nad zakonima fizike, zakoni biologije mogu biti znani samo ako se znaju fizike. Važno je istaknuti kako iako biološka svojstva ovise o fizičkim, biološka svojstva nije moguće reducirati na fizička. Pozicija koju Rosenberg pri tome zastupa, pozicija je ne redukcionizma. Ne samo da biološka svojstva nisu svodiva na fizička već biološka objašnjenja zahtijevaju svoje vlastite posebne koncepte i principe iako su utemeljena u fizičkoj stvarnosti. Razlog tome leži u

činjenici da objašnjenje biološke osobine uključuje više od detaljiziranja molekularne konstitucije organizma. Uključuje razumijevanje višeg biološkog konteksta. Biološke osobine utemeljene su na temelju fizičkih svojstva, ali nisu u potpunosti objašnjeni fizičkim svojstvima. Uz to, Rosenberg zastupa instrumentalistički pristup po pitanju bioloških zakona s obzirom na to da smatra kako je primarni cilj biologije kao znanosti, pružanje korisnih modela i objašnjenja za predviđanje i manipulaciju bioloških fenomena. Cilj biologije prema Rosenbergu nije otkrivanje temeljnih zakona (Sober, 1997).

Elliot Sober zakone u biologiji određuje kao modele u ako -onda formatu. Biološki modeli tako govore o tome što će se dogoditi ako sustav zadovolji određeni skup uvjeta. Biološki modeli ne govore o specifičnim komponentama poput gdje, kada i koliko često su ti uvjeti zadovoljeni u prirodi, odnosno biološki modeli mogu vrijediti i u slučaju da ni jedan sustav ne zadovolji uvjete. Iako su evolucijski procesi često kontingentni i podložni slučajnim događajima, prema Soberu to ne znači da su svi biološki zakoni nemogući, to znači da kontingencija može ograničiti opseg i primjenjivost zakona, ali ne isključuje nužno njihovo postojanje. Drugim riječima, kontingencija ne isključuje postojanje djelomično univerzalnih bioloških zakona koji vrijede u određenom kontekstu. Biološki zakoni prilagodljivi su i fleksibilni, odnosno obuhvaćaju raznolikost i kompleksnost života. Uz to, važno je istaknuti kako u okviru biologije i evolucije ipak postoje redoviti obrasci. Prirodna selekcija može funkcionirati rame uz rame kontingenciji, može oblikovati biološke fenomene na predvidljive načine, a procesi koji vode do određenih evolucijski ishoda mogu biti dovoljno stabilni da formiraju zakone (Sober, 1997).

## 6. Zaključak

U ovom sam radu nastojala istražiti prirodu evolucijskih procesa kroz leću teorija evolucijske kontingencije i konvergencije. Analizom glavnih radova Stephena J. Goulda i Simona Conway Morrisa i korištenjem fosilnog nalazišta Burgess Shale kao studije slučaja prikazala sam nekoliko mogućih tješenja na pitanje je li evolucija determinirani proces vođen prirodnom selekcijom ili je podložna događajima kontingentne i nepredvidive prirode.

Ranija poglavlja nastoje pokazati kako teze evolucijske kontingencije i konvergencije pružaju uvid u složene mehanizme koji upravljaju evolucijom života na Zemlji. Stephen Jay Gouldova teza o evolucijskoj kontingenciji naglašava ključnu ulogu kontingentnih i nepredvidljivih događaja u evolucijskim procesima. Njegov misaoni eksperiment premotavanja vrpce života sugerira da bi čak i najmanje promjene u povijesnim događajima mogle dovesti do potpuno različitih evolucijskih ishoda. Ovo ukazuje na visoki stupanj nepredvidljivosti i kontingentnosti evolucije, gdje su mnogi ishodi rezultat specifičnih povijesnih okolnosti koje se ne mogu ponoviti. Gouldova perspektiva izaziva tradicionalni pogled na evoluciju kao linearan i predvidljiv proces, umjesto toga nudi sliku evolucije kao niza jedinstvenih događaja koji oblikuju životne oblike na načine koje je teško predvidjeti.

S druge strane, Simon Conway Morrisova teza o evolucijskoj konvergenciji pruža drugačiji uvid u evolucijske procese. Morris tvrdi da evolucija nije potpuno nasumičan proces, već da slijedi određene obrasce koji vode do sličnih adaptivnih rješenja za slične probleme, bez obzira na različite početne uvjete. Primjeri konvergentne evolucije, poput sličnosti između delfina, *ichtyosaura* i morskih pasa, pokazuju kako slični selektivni pritisci mogu voditi do razvoja sličnih tjelesnih planova i funkcija u različitim lozama. Ova perspektiva implicira postojanje određenih "adaptivnih vrhova" ili atraktora koji usmjeravaju evolucijske procese prema optimalnim rješenjima, čineći evoluciju djelomično predvidljivom.

Analiza fosilnog nalazišta *Burgess Shale* dodatno obogaćuje ovu raspravu pružajući konkretne dokaze o raznolikosti života tijekom kambrijske eksplozije i kako su se različite evolucijske linije razvijale jedinstvene prilagodbe. Ova fosilna zbirka, s izuzetnom očuvanošću mekih dijelova tijela, omogućava znanstvenicima detaljan uvid u evolucijske procese i potiče preispitivanje tradicionalnih taksonomskih klasifikacija. Primjeri kao što je *Marrella splendens* pokazuju kako su organizmi mogli razviti jedinstvene anatomske karakteristike koje ne odgovaraju jednostavnim modelima progresivnog razvoja ili linearnog napretka.

U konačnici, iako se Gouldove i Morrisove teze naizgled sukobljavaju, zajedno doprinose složenijoj i potpunijoj slici evolucijskih procesa. Gouldova teza naglašava važnost slučajnosti i nepredvidljivosti, dok Morrisova teza ukazuje na postojanje determinističkih obrazaca i predvidljivosti u evoluciji. Kombinacija ovih perspektiva omogućava dublje razumijevanje evolucije kao procesa koji je oblikovan i slučajnim događajima i prirodnim zakonitostima.

## 7. Popis literature

1. Aime, M. C., Toome, M., & McLaughlin, D. J. (2021). Pucciniomycotina. In D. J. McLaughlin & J. W. Spatafora (Eds.), *Systematics and Evolution of Fungi* (Vol. 2, pp. 271-289). Springer.
2. Baron, C. (2011). A web of controversies. *Journal of the History of Biology*, 44, 745-780.
3. Beatty, J. (1995). The evolutionary contingency thesis. In G. Wolters & J. G. Lennox (Eds.), *Concepts, theories, and rationality in the biological sciences* (pp. 45-81). Konstanz: Universitätsverlag.
4. Beatty, J. (2006). Replaying life's tape. *The Journal of Philosophy*, 103(7), 336–362.
5. Blount, Z. D., Lenski, R. E., & Losos, J. B. (2018). Contingency and determinism in evolution: Replaying life's tape. *Science*, 362(6415).
6. Briggs, D. E. G., Erwin, D. H., Collier, F. J., & Clark, C. (1994). *The fossils of the Burgess Shale*. Smithsonian Books.
7. Brysse, K. (2008). From weird wonders to stem lineages: The second reclassification of the Burgess Shale fauna. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*, 39(3), 298-313.
8. Budd, G. (2007). The morphology of *Opabinia regalis* and the reconstruction of the arthropod stem-group. *Lethaia*, 29(1), 1-14.
9. Campbell, N. A., Reece, J. B. (2005). *Biology* (7th ed.). Pearson, Benjamin Cummings.
10. Collins, D. (1996). The "Evolution" of *Anomalocaris* and Its Classification in the Arthropod Class Dinocarida (nov.) and Order Radiodonta (nov.). *Journal of Paleontology*, 70(2), 280-293.
11. Conway Morris, S. (1998). *The crucible of creation: The Burgess Shale and the rise of animals*. Oxford: Oxford University Press.
12. Conway Morris, S. (2003). *Life's solution: Inevitable Humans in a Lonely Universe*. Oxford: Oxford University Press.
13. Sober, E. (1997). Two Outbreaks of Lawlessness in Recent Philosophy of Biology. *Philosophy of Science*, 64, S458–S467.
14. Garcia-Bellido, D. C., & Collins, D. H. (2011). A new study of *Marrella splendens* (Arthropoda, Marrellomorpha) from the Middle Cambrian Burgess Shale. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43(6), 721-742.

15. Gould, S. J. (1998). *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*. New York, London: W. W. Norton & Company.
16. Haufe, C. (2015). Gould's laws. *Philosophy of Science*, 82(1), 1-20.
17. Hazen, R. M. (2013). *The story of Earth*. London, England: Penguin Books.
18. Kuhn, T. S. (2002). *The structure of scientific revolutions* (3rd ed.). University of Chicago Press.
19. Lenski, R. E., & Travisano, M. (1994). Dynamics of adaptation and diversification: A 10,000-generation experiment with bacterial populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(15), 6808-6814.
20. Losos, J. B., Jackman, T. R., Larson, A., de Queiroz, K., & Rodríguez-Schettino, L. (1998). Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science*, 279(5359), 2115-2118.
21. Mai, B., Owl, M., & Kersting, A. (2005). Understanding microbial genetics. *Journal of Microbial Research*, 14(3), 102-115.
22. McConwell, A., Currie, A. (2017). What's old is new again: Paleobiology and the nature of explanation. *Biology & Philosophy*, 32(1), 73-91.
23. McGhee, G. R. (2011). *Convergent evolution: Limited forms most beautiful*. The MIT Press.
24. Meyer, K. D. (2013). Cambrian trilobites of North America. *Paleontological Contributions*, 12, 45-57.
25. Meyer, A. (2015, April 1). The extraordinary evolution of cichlid fishes. *Scientific American*.
26. Meyer, K. D., Ross, R. T., Nelson, D. R., & Chien, Y. (2001). Biogeographic analysis of trilobite distributions in the Cambrian. *Paleobiology*, 27(4), 678-691.
27. Odenbaugh, J., Griffiths, P. (2020). Philosophy of biology. In E. N. Zalta (Ed.), *The Stanford Encyclopedia of Philosophy* (Summer 2022 Edition). Stanford University.
28. Powell, R., & Russell, M. (2015). Convergent evolution as natural experiment: The tape of life reconsidered. *Journal of the Royal Society Interface*, 12(104), 20144726.
29. Rak, R., Ortega-Hernández, O., & Legg, D. (2013). A revision of the late Ordovician marrellomorph arthropod *Furca bohemia* from Czech Republic. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58(4), 817-827.
30. Raymond, P. E. (1920). The appendages, anatomy, and relationships of trilobites. *Memoirs of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 7, 1-169.



31. Raup, D. M., Gould, S. J. (1994). Stochastic simulation and the evolution of morphology—towards a nomothetic paleontology. *Systematic Zoology*, 23(3), 305-322.
32. Ridley, M. (1990). The cladistic solution to the species problem. *Biology & Philosophy*, 5(1), 1-16.
33. Santos-Lopez, A., Marshall, C. W., Haas, A. L., Turner, C., Rasero, J., & Cooper, V. S. (2021). The roles of history, chance, and natural selection in the evolution of antibiotic resistance. *eLife*, 10, e70676.
34. Sepkoski, D. (2012). *Rereading the fossil record: The growth of paleobiology as an evolutionary discipline*. University of Chicago Press.
35. Simonetta, A. M. (1970). Evolutionary trends in Monoplacophora, Amphineura, and Archaeogastropoda. *Lethaia*, 3(2), 103-116.
36. Stiassny, M. L. J., & Meyer, A. (1999). Cichlids of the Rift Lakes. *Scientific American*, 280(2), 64-69.
37. Turner, J. (2011a). *Paleontology: A philosophical introduction*. Cambridge University Press.
38. Wong, W. (2022). Rethinking evolutionary contingency. *Journal of Evolutionary Biology*, 35(3), 491-507.

## **8. Prilozi**

### **Slika 1**

Garcia-Bellido, D. C., & Collins, D. H. (2011). A new study of *Marrella splendens* (Arthropoda, Marrellomorpha) from the Middle Cambrian Burgess Shale. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43(6), 721-742, str 739.

### **Slika 2**

Garcia-Bellido, D. C., & Collins, D. H. (2011). A new study of *Marrella splendens* (Arthropoda, Marrellomorpha) from the Middle Cambrian Burgess Shale. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43(6), 721-742, str 737.

Gould, S. J. (1998). *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*. New York, London: W. W. Norton & Company, str 104.

### **Slika 3**

Gould, S. J. (1998). *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*. New York, London: W. W. Norton & Company, str 46.

### **Slika 4**

Gould, S. J. (1998). *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*. New York, London: W. W. Norton & Company, str 104.

### **Slika 5**

Budd, G. (2007). The morphology of *Opabinia regalis* and the reconstruction of the arthropod stem-group. *Lethaia*, 29(1), 1-14, str 7.

Collins, D. (1996). The "Evolution" of *Anomalocaris* and Its Classification in the Arthropod Class Dinocarida (nov.) and Order Radiodonta (nov.). *Journal of Paleontology*, 70(2), 280-293, str 288.

## **Slika 6**

Marine Biology at ASHS. (godina nepoznata). The evolution of marine mammals and penguins. Retrieved lipanj 20, 2024, s <https://marinebiologyashs.weebly.com/the-evolution-of-marine-mammals-and-penguins.html>