

Dr Ellen Clarke

Lecturer in Philosophy

School of Philosophy, Religion and History of Science

University of Leeds, Woodhouse Lane, Leeds, LS2 9JT

27/02/2020

Recenzja rozprawy doktorskiej mgra Adriana Stencela

Tytuł rozprawy doktorskiej: “A reconceptualization of the basis of population biology: The case of animal interactions with microorganisms” (Rekonceptualizacja fundamentów biologii populacyjnej: przypadek interakcji zwierząt z mikroorganizmami)

Rozprawę doktorską stanowi zbiór następujących artykułów naukowych:

1. Stencel A. and Włoch-Salamon D. 2018: Some Theoretical Insight into Hologenome Theory of Evolution and the Role of Microbes in Speciation. *Theory in Biosciences*, 137: 197–206
2. Stencel A. and Proszewska A. 2018: How Research on Microbiomes Is Changing Biology: A Discussion on the Concept of the Organism. *Foundations of Science*, 23: 603–620.
3. Stencel A. 2016: The Relativity of Darwinian Populations and the Ecology of Endosymbiosis. *Biology & Philosophy* 31 (5): 619–637.

Rada Dyscypliny “Filozofia” na Uniwersytecie Jagiellońskim, Polska, ustaliła, że zbiór ten spełnia kryteria dotyczące liczby artykułów, jakości czasopism naukowych jak i współautorstwa.

Poniższa recenzja podda ocenie każdy z wyżej wymienionych artykułów, w kolejności chronologicznej, zanim przedstawi ogólną ocenę zbioru.

Stencel A. 2016: The Relativity of Darwinian Populations and the Ecology of Endosymbiosis. *Biology & Philosophy*, 31 (5): 619–637.

Biology and Philosophy jest wysokiej klasy czasopismem, który używa systemu recenzji opartego na anonimowości autorów jak i recenzentów, i jest zaliczany do czołówki czasopism z filozofii biologii. Artykuł nie posiada współautorów.

Artykuł przedstawia dwie bardzo oryginalne i innowacyjne idee:

- 1) Powinniśmy traktować ‘darwinowską populację’ jako pochodną i relatywną w stosunku do darwinowskiego osobnika.
- 2) Darwinowska populacja powinna obejmować organizmy należące do różnych gatunków.

Pierwsza idea wychodzi od koncepcji opracowanej przez Petera Godfrey-Smitha w 2009 roku i ‘odwraca ją do góry nogami’. Godfrey-Smith argumentował, że darwinowska populacja to kolekcja żywych obiektów, która spełniają ewolucyjne kryteria zaproponowane przez Lewontina; zmienność, dziedziczność i różnice w dostosowaniu. Partycypowanie w takim zbiorowisku jest determinowane przez interakcje wpływające na dostosowanie, przy czym partycypacja jest przechodnia. Jeśli x jest w tej samej populacji co y , i y jest w tej samej populacji co z , to x jest w tej samej populacji co z .

Dla Godfreya-Smitha zdolność reproduktora do podlegania ewolucji drogą doboru naturalnego jest pochodna od bycia częścią odpowiedniej populacji. To jest populacyjne myślenie, które podąża ścieżkami Ernsta Mayra, który uważał, że populacja to najbardziej odpowiednia kategoria do przeprowadzania analiz ewolucyjnych.

W ujęciu Pana Stencela, inaczej, populacje nie są tylko pochodne, ale mają bardziej elastyczną naturę, a to z tego powodu, że populacja jest zdefiniowana w kategoriach ewolucyjnych interakcji, zogniskowanych wokół wybranego reproduktora, zatem różne reproduktory mogą należeć do różnych populacji. Co więcej, populacja związana z danym reproduktorem będzie dynamiczna, będzie się silnie zmieniała ponieważ będzie on wchodził w interakcje innymi jednostkami (innymi reproduktorami).

Druga idea opiera się na tym, że powinniśmy uwzględnić wszystkie żywe obiekty, które są w interakcjach z danym reproduktorem jako część jego populacji, bez względu na ich przynależność gatunkową. To jest w kontraście do klasycznego definiowania populacji, w kontekście którego osobniki stanowiące populację musiały należeć do tego samego gatunku.

Jedną z konsekwencji, którą Pan Stencel przedstawia, dotyczy rozumienia dostosowania. Z tego powodu, że dostosowanie jest miarą sukcesu w danym środowisku, możemy tylko porównać je pomiędzy osobnikami należącymi do tego samego gatunku lub pomiędzy osobnikami, które charakteryzują się 'wymiennością', koncepcja wzięta z pracy Matthewson'a 2015. Dwa gatunki cechują się wymiennością, jeśli są w konkurencji o to samo 'miejsce' w przyszłej generacji. Pan Stencel proponuje, że powinniśmy myśleć o wielogatunkowych populacjach jako podlegających doborowi naturalnemu, ale zwyczajnie powinniśmy się powstrzymać od porównywania dostosowania.

Główny powód, który ma skłaniać do przyjęcia zrewidowanego spojrzenia na populacje jest taki, że "ciężko jest ustalić granice darwinowskiej populacji", w szczególności dlatego, że prawdziwe populacje często wykazują strukturę sąsiedzką. To także koncepcja Godfrey-Smitha, która jest w kontraście do 'grupowej struktury' populacji. W strukturze grupowej wszystkie osobniki ze sobą oddziałują, a przynajmniej mają ku temu potencjał. W strukturze 'sąsiedzkiej' natomiast osobniki oddziałują tylko z najbliższymi osobnikami. Interakcje nie mają charakteru przechodniego, x oddziałuje z y , y z z , x natomiast nie oddziałuje z z . Pan Stencel argumentuje, że w takiej sytuacji x , y i z nie powinny być zaliczane do tej samej populacji darwinowskiej. Raczej uważa, powinniśmy traktować x , y , z jakby każdy z nich miał swoją własną populację.

Pan Stencel uważa, że jego koncepcja otwiera lepsze możliwości dla zrozumienia naukowych badań wykonanych na temat holobiontów, ponieważ reproduktory należące do innych gatunków często wpływają na dostosowanie innych w sposób, który wpływa na ich zdolność do reprodukcji; albo zwiększa je, bądź zmniejsza.

Artykuł ten jest dla mnie ogromnie interesujący i oryginalny. Z pewnością otwiera nowe sposoby pojmowania ewoluujących obiektów, czego konsekwencje na pewno nie są trywialne. Artykuł jest jasny i generalnie dobrze uargumentowany. Jest dobrze wsparty danymi empirycznymi i w sposób zadowalający radzi sobie z potencjalnymi zarzutami. Jednakże, jest rzeczą nieuniknioną, iż tezy tak radykalne muszą wywołać znaczący opór przed akceptacją i zostawiać wiele pytań otwartych. Poniżej wyjaśnię moje własne obiekcje.

Uważam, że dwie części tezy Pana Stencela są rozłączne, i oddzielnie interesujące, więc mamy dwie tezy za cenę jednej. Każda z nich jest świeża i interesująca. Sugestię by traktować populacje jako

zdeteminowane przez interakcje wpływające na dostosowanie i jako względne w stosunku do reproduktora i zmienne w czasie, można badać niezależnie od tezy o wielogatunkowym charakterze populacji. Ale odwrotnie jest to raczej niemożliwe. Trudno wyobrazić sobie, że możemy obronić tezę o wielogatunkowym charakterze populacji i przy tym utrzymać klasyczne rozumienie populacji bez pójścia w kierunku jakiegoś ekosystemowego myślenia.

Jeśli chodzi o pierwszą tezę, zastanawiam się czy potrzebna jest tak duża całościowa zmiana koncepcji darwinowskiej populacji. Być może zwyczajnie wystarczy stwierdzić, że w sytuacji sąsiedzkiej struktury nie istnieje darwinowska populacja. To prawdopodobnie byłaby pozycja Godfrey-Smitha. Alternatywnie można też szukać rozwiązania problemu, jak zdefiniować populację, w obiektywny sposób (np. Millstein 2010). Strona 624: "Populacje nie są permanentnymi strukturami, stworzonymi raz na zawsze przez demiurga, który podtrzymuje wszechświat". Nie wydaje mi się, żeby Godfrey-Smith sugerował coś podobnego. Raczej każdy traktuje populację jako coś dynamicznego – w końcu osobniki umierają i rodzą się, jest migracja itp.

Co więcej, ktoś może zaakceptować pierwszą tezę – na temat względności populacji, ale niekoniecznie musi zaakceptować tę dotyczącą wielogatunkowego charakteru populacji. Nie ma zbyt dużo argumentów, żeby bronić drugiej tezy. Mówisz, że 'nie ma nic złego' z włączaniem wielu gatunków, ale to nie jest takie proste. Chciałabym się dowiedzieć co jest nieakceptowalne w istniejących teoriach, które traktują inne organizmy jako część środowiska. To nie jest tak, że standardowe teorie ewolucyjne mają problem z akomodacją symbiozy.

Dalej, mówisz, że nie ma 'nic złego' w przejściu do wielogatunkowego myślenia o populacji, ale identyfikujesz kilka problemów – np. problem z nieaplikowalnością pomiarów dostosowania. Mówisz, że możemy rozdzielić dobór naturalny od dostosowania, ale jak? Jak możemy mierzyć zróżnicowanie selekcyjne, jeśli dostosowanie nie wchodzi w grę? Co się dzieje z ideą odpowiedzi selekcyjnej?

Pan Stencel sugeruje, że jest problem ze zrozumieniem ewolucji endosymbiozy, ponieważ wchłonięte mitochondrium nie oddziałuje więcej ze swoimi wolno-żyjącymi odpowiednikami. Nie jest dla mnie oczywiste, dlaczego tak powinniśmy to zrozumieć. Pan Stencel deklaruje, że mitochondrium jest częścią wchłoniętej komórki, raczej niż czymś samodzielnym, co oddziałuje ze środowiskiem, bez wyjaśnienia motywów takiego podejścia. Argumenty muszą zostać przedstawione, żeby myśleć o tym, jak o czymś niezależnym od naszego umysłu. Mitochondrium w dalszym ciągu potrzebuje zasobów odżywczych i dalej konkuruje o nie z innymi mitochondriami, możemy zwyczajnie myśleć o gospodarzu jako o obiekcie, który wspomaga mitochondria zdobywać te substancje odżywcze. Bez względu na to wszystko, ewolucja indywidualności prawdopodobnie nie odbyła się natychmiastowo, jak sugeruje autor. W rzeczywistości odbywała się przez wiele tysięcy lat, w czasie których cechy endosymbionta podlegały ewolucji do takiego stopnia, że stały się mitochondrium.

Zastanawiam się, czy Pan Stencel nie stosuje zbyt wąskiej koncepcji interakcji wpływających na dostosowanie jako czegoś, co jest bezpośrednio kauzalne, być może wymagające fizycznego kontaktu. To prowadzi do innych konsekwencji w porównaniu z poglądem, zgodnie z którym organizmy mogą konkurować, np. o banany, bez potrzeby przebywania w tym samym miejscu. Pochłonięcie, z tej ostatniej perspektywy, jest zgodne z konkutowaniem z wolno-żyjącymi bakteriami. Węższa perspektywa wymaga lepszego uzasadnienia.

Jedna kwestia, która zostaje niedopracowana, dotyczy tego jak należy rozumieć koncepcję reproduktora. Np. na stronie 629 Pan Stencel twierdzi, że wszystkie komórki w ciele kota tworzą

jednego reproduktora – ale które komórki? Czy te, które mają ten sam genotyp, jak się popularnie pojmują organizmy? A może te powstałe w efekcie podziałów mitotycznych zygoty? Na jakiej zasadzie wykluczamy np. mikroorganizmy żyjące w przewodzie pokarmowym?

Pan Stencel twierdzi, że nie powinniśmy przypisywać dostosowania członkom populacji. Jednakże być może inne koncepcje dostosowania mogą zostać użyte. Na przykład, Van Valen uważał, że dostosowanie, to w dłuższej perspektywie wzrost biomasy i potrzeba skupiania się na gatunkowej przynależności jest niepotrzebna. Cooper natomiast rozumiał dostosowanie jako oczekiwany czas wymarcia. Więcej uwagi poświęcone badaniom z zakresu bakteriologii może być też pomocne, ponieważ tam pojęcie gatunku jest bardzo rozmyte i ilościowe.

Sugeruję także, aby spojrzeć na prace Toby Kiersa, który aplikuje teorię ekonomiczną do studiowania symbiozy. Przynależność gatunkowa nie jest ważna, tylko produkt ‘sprzedawany’.

Jedno zagadnienie, które wymaga refleksji, dotyczy tego: populacyjny pogląd jest motywowany tym, żeby myśleć w bardziej ogólnych kategoriach, abstrahując od osobliwości organizmów. Zrealizowane dostosowanie odzwierciedla prawdziwe dostosowanie w pewnym stopniu. Podejście Pana Stencela przywraca te osobliwości z powrotem do centrum. Ale jakim kosztem? Jakie różnice będzie to miało, na przykład, dla naszych zdolności predykcyjnych. Jeśli wszystkie populacje są lokalne, istnieją tylko w odniesieniu do danego reproduktora, to możemy tylko mieć lokalne predykcje? Czy możemy tworzyć generalizacje w ogóle? Nie możemy mówić o przyszłości populacji jako całości, bo studiujemy jej fragment. Nie możemy też mówić o ewolucyjnej przyszłości reproduktora, bo nie ma takiej rzeczy.

To bardzo innowacyjny i prowokujący artykuł, otwiera pewne nowe konceptualne możliwości. Używa kilku żywych przykładów, umożliwiających lepsze zrozumienie, jak np. szympansy i koty walczące o banany. Autor twierdzi, że jego podejście kwestionuje darwinowską populację, ale nie podważa innych jak np. jednostka selekcji, organizm. Niemniej, artykuł jest w większości przekonujący. Po pierwsze, jest całkowicie nieformalny. Nowy ‘reproducer’s eye view’ wymagałby zrewidowania standardowej matematyki używanej do analizy. Czy pan Stencel planuje takiej nowej dostarczyć? Tylko wtedy, gdy to zrobi bardziej precyzyjnie, będziemy w stanie ocenić adekwatność proponowanego szkieletu teoretycznego. Filozofie oczywiście muszą być prowokujący i jedną z najbardziej poznawczo wymagających rzeczy jest wyjścia poza współczesne teorie i pojęcia aby zaproponować alternatywne możliwości. Jednak chciałabym, żeby więcej zostało zrobione, aby można było zobaczyć, jakie są konsekwencje proponowanego radykalnego przesunięcia problemowego.

Stencel A. and Proszewska A. 2018: How Research on Microbiomes Is Changing Biology: A Discussion on the Concept of the Organism. *Foundations of Science*, 23: 603–620.

Ten artykuł eksploruje następujący problem: “Czy holobiont wymaga od nas zmiany pojęcia organizmu?”. I odpowiada na postawione pytanie, że to zależy od koncepcji organizmu. Opracowane są dwie definicje. Koncepcja organizmu rozwojowego jest w konflikcie z badaniami na temat holobiontów, podczas gdy koncepcja kooperacji/konfliktu opracowana przez Quellera i Strassmana nie jest.

Artykuł ten jest mniej innowacyjny niż pierwszy, jednak zadaje ważne pytania i przyczynia się do rozwoju dyscypliny dostarczając na nie odpowiedzi. Wydaje mi się, że wyniki są dosyć szczególne – różni autorzy, szukający odpowiedzi na to samo pytanie mogą dostarczyć innej odpowiedzi na

pytanie, jak badania nad holobiontami wpływają na dwa analizowane podejścia. W związku z tym nie może istnieć prosta, jednoznaczna odpowiedź na pytanie o skale wpływu badań nad holobiontami na biologię.

Interpretacja rozwojowej koncepcji organizmu jest raczej bardzo specyficzna, ponieważ zamiast zobaczyć, co zwolennicy biologii rozwojowej mają do powiedzenia na temat organizmalności (np. Paul Griffiths w *Developmental Systems Theory*, Jima Griesemera podejście do reproduktora, czy nawet Scott Gilbert), autorzy idą za swoimi interpretacjami i intuicjami i twierdzą, że rozwojowa koncepcja definiuje organizm jako efekt podziałów zygoty.

Artykuł pokazuje, że jeśli weźmiesz jednostkę, która rozwija się z ludzkiej zygoty, to otrzymasz coś co nie jest funkcjonalną jednostką. To prawda, jest to interesujące i warto wyjaśnienia. Jednak to nie to, co autorzy sami chcą wykazać. Twierdzą raczej, że rozwojowa koncepcja organizmu jest nie do obronienia. Nie znajduję żadnych dowodów wskazujących na to, że koncepcja ta nie może dalej pozostać. Zwolennik tej koncepcji może powiedzieć, że organizm powinien zawierać wszystko, co jest niezbędne do rozwoju prawidłowego fenotypu. Alternatywnie, nawet jeśli założymy, że rozwojowa koncepcja organizmu zakłada, że organizm to coś powstałe z zygoty (to był oryginalny pomysł TH Huxleya), to jedynie skłoni nas do konkluzji, że zwolennicy tej koncepcji nie uważają, że symbiotyczne bakterie to część organizmu. Należałoby dostarczyć argumentu, żeby stwierdzić, czy i kiedy tak nie może być zrobione. Kiedy powołujesz się na funkcjonalne zależności, nie używasz już koncepcji rozwojowej organizmu.

Innymi słowy, definicje nigdy nie mogą być sfalsyfikowane przez wskazanie na rzeczy, których nie obejmują. Definicje mają za cel wykluczenie pewnych rzeczy. Możesz co najwyżej stwierdzić dlaczego definicja nie powinna być używana, podając powody ku temu. W związku z tym, możesz stwierdzić, że definicja Huxleya nie powinna być używana, ponieważ wyklucza funkcjonalnie kluczowe elementy, które są bardzo ważne, a obiekty które są funkcjonalnie podstawowe, nie mogą być wykluczone. Ale musisz podać powody. Nie wydaje mi się, żeby Huxley chciał zdefiniować funkcjonalny obiekt. Pogląd Huxleya nie skupia się na funkcjonalności, ponieważ pomija funkcjonalne obiekty, które były znane już za jego czasu; np. socjalne owady, identyczne bliźniaki (Julian Huxley odrzucił pogląd TH Huxleya na tej podstawie).

Mam pewne obawy, jeśli chodzi o koncepcje Quellera i Strassmana. Nie jestem pewna czy autorzy są świadomi, że podejście Quellera i Strassmana jest ewolucyjne. Kiedy mówią o kooperacji, na przykład, to mają na myśli biologiczną definicję kooperacji = cecha wyewoluowała ze względu na efekt, który wywierała na partnera. Jest to różne od bardziej kolokwialnych, przybliżonych sposobów rozumienia kooperacji. Na przykład, żeby mówić o kooperacji w biologicznym sensie partnerzy muszą cechować się pewnymi dowodami wskazującymi na ko-ewolucję, takich jak np. redukcja genomu. Tak jest w przypadku niektórych symbiontów, ale nie wszystkich! Queller i Strassman omawiają to w swoim artykule z 2016.

Byłoby to przydatne, żeby odnieść się to innych sposób rozumienia rozwoju, znalezionych w literaturze dotyczącej Teorii Systemów Rozwojowych (Griffiths, Woodward 2010; Stegmann 2014). Rozróżnienie Woodwarda pomiędzy przyczyną instrującą (*instructive*) i przyzwalającą może być szczególnie interesujące (Woodward 2010). Niektóre przyczyny są bardziej specyficzne – specyficzna zmiana na wejściu wytwarza specyficzną zmianę na wyjściu. Inne są odpowiedzialne za zmianę lub jej brak na wyjściu, i mają bardziej ilościowy a nie jakościowy skutek.

Na stronie 614 rozważany jest pluralizm. Jest tutaj dla mnie kilka nieścisłości. Idea, że są tutaj szerokie i wąskie podejścia nie zakłada przypadkiem, że to są podejścia do tego samego? Chciałabym

żeby autorzy jasno odpowiedzieli, czy uważają, że istnieje u podstaw rzeczywistość, która wyjaśnia, dlaczego różne cele wymagają różnych koncepcji, czy raczej wszystko jest dopuszczalne.

Chciałabym też usłyszeć więcej argumentów za wsparciem modnego poglądu, że należy opierać się na naukowej praktyce.

Autorzy nie przekonali mnie, że jakakolwiek definicja musi zostać porzucona w kontekście badań nad holobiontami, jednak udało im się pokazać ważne rzeczy: naukowcy stoją przed trudnymi wyborami.

Stencel A. and Włoch-Salamon D. 2018: Some Theoretical Insight into Hologenome Theory of Evolution and the Role of Microbes in Speciation. *Theory in Biosciences*, 137: 197–206

Ten artykuł pokazuje, że większość holobiontów nie stanowi jednostki selekcji, ale mogą być ważne w kontekście ewolucyjnym, bazując na schemacie kooperacji i konfliktu Quellera i Strassmanna.

Autorzy używają tej teorii, żeby pokazać jak można zaadaptować teorie specjacji w wyniku dywersyfikacji symbiontów.

Artykuł kończy śmiała i fascynująca konkluzja: jesteśmy zobligowani traktować jednostki kooperacji poważnie, nawet jeśli nie są one jednostkami selekcji, ponieważ bazujemy na nich wyjaśniając pewien sposób specjacji.

Ogólnie czytanie było czystą przyjemnością, dobrze napisany i prowokujący tekst. Kwestia holobiontów, które nie są jednostką selekcji – jak argumentują autorzy – nie jest oryginalna, ale dobrze wyjaśniona. Główna argumentacja, odnosząca się do IBE, jest bardzo solidna i patrzę na nią z sympatią. *Mamy tutaj dowartościowanie roli teorii. Koncepcja indywiduum jest potrzebna, żeby ją wyjaśnić. Konkluzja – powinniśmy traktować poważnie koncepcję indywiduum.* Zastanawiam się, jednakże, nad tym, jak ona współgra z poprzednim artykułem, który preferował naukową praktykę nad teorią i przyjmował bardziej pluralistyczne stanowisko.

To są pewne aspekty artykułu, które wywołały (miłe?) zdezorientowanie.

Mam wrażenie, że podejście Quellera i Strassmanna jest interpretowane w nadmierze bezpośredni sposób. Artykuł Quellera i Strassmanna z 2016 'Problems of multispecies organisms' *explicitie* stwierdza, że złożone holobionty nie spełniają kryteriów wyznaczonych przez ich koncepcję organizmu wyrażoną w terminach kooperacji i konfliktu. Ogólnie, koncepcja Quellera i Strassmanna nie jest alternatywna do koncepcji jednostki selekcji lub darwinowskiego indywiduum; raczej to ich sposób na uczynienie tej ewolucyjnej koncepcji bardziej precyzyjną.

Trudno zatem jest zrozumieć, co autorzy mają na myśli. Moja intuicja mówi mi, że interpretują to w czysto funkcjonalny sposób. Tzn. cecha jest kooperatywna, jeśli przynosi korzyść partnerowi.

Koncepcja ta byłaby zatem bardziej podobna do tej Duprego i O'Malley metabolicznego indywiduum, lub do jakiejś innej, prostej funkcjonalnej definicji.

Jest tu jednak problem. Kilku autorów wyróżnia takie obiekty (metaboliczne, funkcjonalne, immunologiczne). Jednak wydaje mi się, że autorzy potrzebują bardziej wymagającej koncepcji, żeby wyjaśnić specjacje. Żeby zaszała sterylność mieszańców, niezgodność symbiontów wystarczy. Jednak dla specjacji jest inaczej – dwie ewolucyjne linie muszą podlegać adaptacji. Jeśli relacja gospodarz-mikrob jest nietrwała ponieważ możliwy jest horyzontalny transfer, to trudno sobie wyobrazić jak

specjacja będzie zachodziła. Specjacja na bazie symbiontów wymaga żeby gospodarz wraz z symbiontami stanowili darwinowskiego osobnika.

Tu jest jeden powód: jeśli powiemy, że specjacja zachodzi jako konsekwencja posiadania innych horyzontalnie nabywanych mikrobów, to musielibyśmy zaakceptować de-specjacje – np. w wyniku użycia antybiotyków, które wyleczą mysz. Specjacja nie jest jednak standardowo rozumiana jako odwracalna, ponieważ polega na nieodwracalnych zmianach genetycznych. Gospodarz może tylko wyewoluować genetyczne zmiany w odpowiedzi na jego symbionty, jeśli te symbionty są one dziedziczone w wysokim stopniu.

Przykład robaków żyjących na dnie oceanu jest dobrze wybrany, ponieważ wykazuje cechy ko-ewolucji z bakteriami, pomimo tego, że są one horyzontalnie pobierane. Autorzy podkreślają, że bakterie odgrywają funkcjonalną rolę, ale ja powiedziałabym, że to, co jest ważne, to to, w jaki sposób robak ewoluował z bakterią. Dla Quellera i Strassmanna to dostarcza dowodu na to, że interakcja jest trwała, jeśli nawet bakterie nie są dziedziczone wertykalnie. Powiedziałabym, że ponieważ bakterie gromadzą się przy kominach termalnych, gdzie znajdują pożywienie, zatem jest łatwo robakom z dużą dozą pewności znalezienie nowych partnerów po prostu poprzez przebywanie w pobliżu kominów termalnych. Być może to samo jest prawdziwe w stosunku do Squid (kałamarnica)- vibrio (rodzaj bakterii) symbiozy. Chociaż bakterie są pobierane na nowo za każdym razem, kałamarnica jest wystarczająco 'pewna' dostępu do pobierania nowych bakterii polegając na tym, że wyewoluowały w specjalnych obszarach. Co jest dla mnie interesujące to to, że wertykalny transfer symbiontów jest tylko jednym ze sposobów, który umożliwia organizmom symbiotycznym trwałość interakcji na tyle stabilną, żeby mogła wystąpić odpowiedź na selekcje. Inne mechanizmy, takie jak efekt matki i konstrukcja niszy, nie spotkały się z wystarczającym zainteresowaniem. Co się liczy z perspektywy ewolucji, to dziedziczenie, bez względu na to jaki mechanizm za nie odpowiada.

Chciałabym zobaczyć więcej przykładów holobiontów, w których partnerzy charakteryzują się wystarczającym stopniem dziedziczności, żeby ko-ewolucja zachodziła, a także mechanizmów, które by za tym stały. Mówisz, że "większość mikroorganizmów nie jest wystarczająco zintegrowana z gospodarzem, żeby funkcjonować jako reproduktor kolektywny". Wydaje mi się, że większość mikroorganizmów nie jest dziedziczona wystarczająco stabilnie, by dać odpowiedź dla naturalnej selekcji. Jeśli to prawda, to nie potrzebujemy koncepcji holobionta, żeby wyjaśnić specjacje, odbywającą się za pomocą symbiontów. Potrzebna w dalszym ciągu jest bardziej restrykcyjna koncepcja darwinowskiego osobnika, i w dalszym ciągu nie oczekujemy, żeby symbionty wspierały specjacje, poza małymi wyjątkami, kiedy są one dziedziczone w wysokim stopniu.

Z drugiej strony, jest możliwe wyjaśnienie specjacji, które wydaje się być sprzeczne z podejściem autorów, jak i z bardziej rygorystycznym podejściem bazującym na darwinowskich osobnikach. Załóżmy, że traktujemy mysze i pasożytnicze ważki w tradycyjny sposób - jako organizmy, które zawierają tylko homogeniczne komórki pochodzące z zygoty. Wtedy traktujemy symbiotyczne mikroorganizmy jako jeden z dostępnych surowców, które znajdziemy w środowisku. Porównaj: dwie subpopulacje ptaków, które opierają na różnych źródłach pożywienia i ich dzioby uległy dywersyfikacji tak, że jedna subpopulacja nie może korzystać z pożywienia drugiej i vice versa. Hybrydy mogą wtedy skończyć z dziobami, które nie poradzą sobie z żadnym z tych rodzajów pożywienia. Czy nie możemy powiedzieć tego samego o myszach i pasożytniczych ważkach? Adaptowały się one do innych mikrośrodków. Problem z myszami nie jest nawet taki, że one się zaadaptowały, ale że gdy je krzyżujemy, to ich symbionty zaczynają konkurować i nie wytwarzają niezbędnych produktów, z których mógłby korzystać gospodarz. Jeśli nie potrzebujemy nowej

koncepcji organizmu, która traktuje jedzenie jako część organizmu, żeby wyjaśnić specjacje ptaków, to dlaczego potrzebujemy jej dla symbiontów?

Być może specjacja, zachodzi zawsze w odpowiedzi na rzeczy zewnętrzne dla organizmu – np. jeziora. Dlaczego nie traktować symbiontów jako kolejny taki, zewnętrzny czynnik?

Mam jeszcze ogólne zastrzeżenia co do koncepcji, która bazuje na kauzalnej interakcji i/lub funkcjonalnej autonomii, żeby wyróżnić jednostkę – w szczególności, co zatrzymuje je od bycia nadmiernie ogólnymi. To dotyczy tak samo artykułu Stencel 2016. Robaki żyjące na dnie morza nie mają układu pokarmowego, więc polegają na bakteriach. Ludzie nie mają zdolności fotosyntetycznych, więc polegają na roślinach. Zależność jest wszędzie. Żaden organizm nie jest niezależny. Sieci ekologiczne są wszędzie. Gdzie jest punkt, w którym można się zatrzymać? A może jest tylko jeden żyjący obiekt – cała planeta, kosmos? Subrena Smith uważa, że takie podejście jest dobre, ale to robi z koncepcji jednostki bezużyteczną koncepcję.

Ogólnie, ten artykuł sprawia to, co dobry filozoficzny artykuł powinien robić – sprawia że czytelnik zmaga się z fundamentalnymi ideami i chce ustawić wszystko w innym porządku. Artykuł jest fantastycznie prowokujący i otwiera nowe perspektywy i pytania. Zwraca też uwagę na to, że zbyt dużo uwagi poświęciliśmy wertykalnej transmisji symbiontów, ignorując inne.

Ogólne podsumowanie

Artykuły są bardzo dobrze empirycznie ugruntowane, dużo informacji z dziedziny biologii jest przetwarzane w sposób interesujący dla czytelników, który nie sprawia że ta wiedza jest przytłaczająca. Przykłady są dobrze wybrane i nie są przykładami, których używa każdy inny badacz holobiontów. Został też podjęty wysiłek, żeby badania przedstawić wystarczająco szczegółowo. Badania nad holobiontami i aspektami teorii ewolucji są przedstawione w taki sposób, że nie upraszczają rzeczywistości. Jednocześnie artykuły są bardzo dobre, jeśli chodzi o analizę filozoficzną, pokazują szeroką wiedzę autora jeśli chodzi o teorie dotyczące indywidualności i nigdy nie skupiają się wyłącznie na przedstawieniu stanu wiedzy bez dodatkowych analiz. Nigdy też nie przesadzają z konkluzjami – byłoby fantastycznie, gdyby każdy artykuł na temat holobiontów charakteryzował się takim stopniem ostrożnej i ścisłej analizy.

Stencel i Włoch-Salomon aplikują wyrafinowaną metodologię filozoficzną tj. jeśli chcesz zrozumieć rodzaje naturalne w nauce, musisz analizować teorie naukowe. Stencel 2016 jest najbardziej nowatorski i niezależny, oferuje radykalne i świeże spojrzenie na koncepcje darwinowskiej populacji, jednak wszystkie trzy artykuły są bogate w wiedzę i filozoficzną analizę. Jeden problem dotyczy relacji pomiędzy trzema artykułami. Artykuł z 2016 roku stwierdza, że możemy wyróżnić reproduktor. Pozostałe pokazują, jak badania nad holobiontami powodują problemy ze zdefiniowaniem reproduktorów, bez ostatecznej konkluzji. Zastanawiam się, czy Pan Stencel uważa, że powinniśmy faworyzować któreś z tych podejść. Jeśli nie, to czy kwestia granic darwinowskiej populacji nie jest jeszcze trudniejsza?

Główna teza rozprawy doktorskiej dotyczy tego, czy badania nad symbiotycznymi organizmami zmieniają nasze rozumienie biologii populacyjnej. Nie stwierdziłabym, że artykuły przekonały mnie do takiej drastycznej tezy. Jednak bez wątplenia dostarczyły wyrafinowanych wyzwań dla akceptacji popularnego poglądu na organizmy, tj. że są to genetycznie identyczne komórki, pochodzące z

zygoty, które autonomicznie sprawują wszystkie funkcje konieczne do przeżycia i reprodukcji. Jednocześnie udało im się zostawić mnie z interesującymi pytaniami, które wymagają dalszego opracowania. Bardzo czekam na możliwość przeczytania kolejnych artykułów pana Stencela w przyszłości.

Nie mam żadnych zastrzeżeń w tym, żeby rekomendować Pana Stencela do tytułu doktora, bazując na jego pracy:

- 1) Wiedza teoretyczna
- 2) Zdolność prowadzenia niezależnej pracy badawczej.
- 3) Oryginalność pomysłów.

Złożona rozprawa doktorska, w formie trzech artykułów opublikowanych w czasopismach peer-review pokazuje wiedzę teoretyczną z filozofii, jak i potwierdza zdolność kandydata do prowadzenia niezależnych badań z filozofii.

Rozprawa dostarcza oryginalnych rozwiązań dla problemów filozoficznych. Spełnia zatem wymagania stawiane do uzyskania stopnia doktora, jak stwierdzone zostało w Ustawie z dnia 14 marca 2003 r. o stopniach naukowych i tytule naukowym oraz o stopniach i tytule w zakresie sztuki, art 13 ust.1.

Z wyrazami szacunku,

Ellen Clarke