

Л.М. Гомля

ЕВОЛЮЦІЙНЕ ВЧЕННЯ

Навчальний посібник

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Полтавський державний педагогічний університет
імені В.Г. Короленка

Л.М. Гомля

ЕВОЛЮЦІЙНЕ ВЧЕННЯ

Навчальний посібник
для студентів біологічних спеціальностей
вищих навчальних закладів

Полтава – 2011

УДК 575.8
ББК 28
Б 88

Л.М. Гомля. Еволюційне вчення. Навчальний посібник для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів. – Полтава: АСМІ, 2011. - 136 с.

Рецензенти:

Опара Микола Миколайович – кандидат сільськогосподарських наук, професор, проректор з наукової роботи Полтавської державної аграрної академії

Оляницька Лідія Григорівна - кандидат біологічних наук, доцент кафедри ботаніки Національного педагогічного університету імені М.П. Драгоманова

Закалюжний Віктор Іванович – кандидат геолого-мінералогічних наук, доцент, завідувач кафедри біології людини і тварин Полтавського державного педагогічного університету імені В.Г. Короленка

Навчальний посібник рекомендований для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів, магістрантів, учнів випускних класів, учителів. У ньому розкриті питання проблеми еволюційної теорії з сучасних наукових позицій, а також у доступній формі викладені механізми еволюційного процесу, напрямки і фактори еволюції, гіпотези походження життя на Землі, поняття про вид і видоутворення.

ЗМІСТ

Передмова ЛЕКЦІЯ 1. БІОЛОГІЧНА ЕВОЛЮЦІЯ

1. Еволюція навколо нас.
2. Біологічна еволюція, її сутність і предмет вивчення.
3. Обґрунтування еволюції даними різних наук.
4. Основні принципи й методи вивчення органічної еволюції.

Питання для самоконтролю

Література

ЛЕКЦІЯ 2. УЯВЛЕННЯ ПРО РОЗВИТОК ЖИВОЇ ПРИРОДИ В ДОДАРВІНІВСЬКИЙ ПЕРІОД

1. Ідеї єдності та розвитку природи в античному світі.
2. Занепад знань у середньовіччі.
3. Природознавство в епоху Відродження.
4. Розвиток еволюційних поглядів у 18 ст. і першій половині 19 ст.
5. Становлення еволюційного вчення Ж.Б. Ламарка.

Лекція 3-4. ЕВОЛЮЦІЙНЕ ВЧЕННЯ Ч. ДАРВІНА

1. Передумови та основні етапи формування еволюційного вчення Ч. Дарвіна.
2. Основні положення теорії природного добору, розвиток дарвінізму та його вплив на біологію.
 - 2.1. Основні положення теорії природного добору та її оцінка.
 - 2.2. Формування класичного дарвінізму.
 - 2.3. Криза Дарвінізму.
 - 2.4. Формування синтетичної теорії еволюції та її розвиток.

ЛЕКЦІЯ 5. ОСНОВНІ ЕТАПИ ХІМІЧНОЇ ТА БІОЛОГІЧНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ

1. Хронологія Землі.
2. Сучасні гіпотези походження життя.
3. Хімічний період еволюції.
4. Біологічний період еволюції.
 - 4.1. Основні шляхи еволюції рослин.
 - 4.2. Основні риси еволюції царства рослин.
 - 4.3. Шляхи еволюції тварин.
 - 4.4. Напрямки розвитку адаптації в еволюції тварин.

ЛЕКЦІЯ 6-7. ОРГАНІЗАЦІЯ ЖИТТЯ ТА ЙОГО ОСНОВНІ РІВНІ. ВИНИКНЕННЯ ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ.

1. Основні властивості живого.
2. Рівні організації життя на планеті.
 - 2.1. Молекулярно-генетичний рівень.
 - 2.2. Онтогенетичний рівень.
 - 2.3. Популяційно-видовий рівень.
 - 2.4. Біоценологічний (екосистемний) рівень.
3. Походження життя на Землі.
4. Гіпотези походження еукаріотичних клітин.

ЛЕКЦІЯ 8

1. Поняття про мікроеволюцію.

2. Популяція - елементарна одиниця еволюції.
- 2.1. Популяція та її роль в еволюційному процесі.
- 2.2. Основні еколого-генетичні характеристики популяції.

ЛЕКЦІЯ №9-10. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ

1. Форми мінливості.
2. Спадкова мінливість як матеріал еволюційного процесу.
3. Генетичні процеси в популяціях.
4. Гомологічна мінливість.

ЛЕКЦІЯ № 11-12. ЕЛЕМЕНТАРНІ ЕВОЛЮЦІЙНІ ФАКТОРИ

1. Елементарне еволюційне явище – зміна генотипного складу популяції.
2. Мутаційний процес і його роль для еволюційних перетворень.
3. Популяційні хвилі.
4. Ізоляція як елементарний еволюційний фактор.
5. Ізоляція як фактор-підсилювач відмінностей між популяціями.

ЛЕКЦІЯ № 14-15. ПРИРОДНИЙ ДОБІР ЯК РУШІЙНА І СПРЯМОВУЮЧА СИЛА ЕВОЛЮЦІЇ

1. Передумови природного добору.
2. Визначення поняття “природний добір”.
3. Приклади дії природного добору.
4. Порівняльна роль добору при виникненні нових ознак.
5. Ефективність і швидкість дії природного добору.
6. Основні форми природного добору.
7. Добір в агамії форм.
8. Творча дія природного добору.

ЛЕКЦІЯ №16. ВИД ТА ВИДОУТВОРЕННЯ

1. Історія формування уявлень про вид.
2. Сучасні критерії виду.
3. Загальні ознаки виду.
4. Структура виду.

ЛЕКЦІЯ №17. ВИДОУТВОРЕННЯ ЯК РЕЗУЛЬТАТ МІКРОЕВОЛЮЦІЙНИХ ПРОЦЕСІВ

1. Видоутворення як джерело виникнення різноманіття в живій природі.
2. Основні шляхи і способи видоутворення.
3. Наукове і практичне значення мікроеволюції.

ЛЕКЦІЯ №18. МАКРОЕВОЛЮЦІЯ ТА ЇЇ ЗАКОНОМІРНОСТІ

1. Еволюція філогенетичних груп.
2. Правила еволюції груп.
3. Напрямки еволюції.

ЛЕКЦІЯ 19. ПОХОДЖЕННЯ ЛЮДИНИ

1. Місце людини в зоологічній системі.
2. Основні етапи антропогенезу.
 - 2.1. Антропоморфні мавпи.
 - 2.2. Людина уміла.
 - 2.3. Людина прямо ходяча.
 - 2.4. Неандертальці – давні люди.

2.5. Кроманьйонці – сучасні люди.

3. Раси людей і расизм.

ЛЕКЦІЯ №20. ПРАКТИЧНЕ І НАУКОВЕ ЗНАЧЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ

1. Еволюційна теорія і народне господарство.

2. Еволюційна теорія і медицина.

3. Еволюційна теорія і збереження навколишнього середовища.

4. Методологічне значення еволюційної теорії.

Словник основних термінів

Передмова

Еволюційне вчення - це важлива біологічна теорія, яка пояснює доцільність і пристосованість організації біологічних систем, закономірність їх історичного розвитку, різноманіття видів у минулій і сучасній епохах.

Людство зараз стурбоване грандіозними змінами, що відбуваються в біосфері під впливом антропогенних факторів. За короткий термін у розвитку природних систем відбулися значні зміни порушення природної рівноваги в окремих районах планети. Однією з основних причин цих процесів є обмеженість наших знань про закономірності еволюції біосфери в цілому та окремих екосистем.

Подібні наслідки в майбутньому можуть бути ще загрозливішими при відсутності науково-обґрунтованих рекомендацій та організації відношення людини з біосферою. А наукова розробка таких рекомендацій не можлива без вивчення особливостей еволюції біосфери в минулому і без знання законів розвитку окремих видів і цілих угруповань зараз та в майбутньому.

Не викликає сумніву той факт, що еволюційний підхід до вивчення живої природи все більше стає методологічною основою біологічної науки в цілому. Це дозволяє розглядати живу природу в динаміці, у взаємозв'язку її елементів між собою та абіотичним середовищем.

Еволюційне вчення - це широка міждисциплінарна галузь біології, що об'єднує декілька розділів. Перший розділ - історія виникнення і розвитку еволюційних ідей, концепцій та гіпотез. Цей розділ має як загальноосвітнє значення, так і методологічне, оскільки без знання історії не можна зрозуміти сучасність і прогнозувати майбутнє.

Спеціалісту-біологу незалежно від профілю та спеціалізації необхідні знання з „Еволюційного вчення" не тільки для загальної ерудиції, а головним чином для того, щоб кваліфіковано трактувати результати досліджень із найрізноманітніших дисциплін, які вивчають живу природу.

Лекція 1. БІОЛОГІЧНА ЕВОЛЮЦІЯ

План

1. Еволюція навколо нас.
2. Біологічна еволюція, її сутність і предмет вивчення.
3. Обґрунтування еволюції даними різних наук.
4. Основні принципи й методи вивчення органічної еволюції.

1. Еволюція навколо нас.

Із дня в день, із року в рік нас оточують одні й ті ж, на перший погляд, рослини й тварини: на луках зеленими килимами лежать одні й ті ж трави, по квітах у пошуку нектару снують одні й ті ж бджоли, чути спів одних і тих же птахів.

І не одразу виникає думка про еволюцію, про те, що все живе піддається безперервним змінам.

Але уявна незмінність живої природи так само оманлива, як оманливе відчуття, що Сонце рухається навколо Землі.

Наведемо декілька прикладів того, які процеси відбуваються буквально на наших очах на протязі одного-двох поколінь людей, як змінювалися тварини, рослини й мікроорганізми, що живуть поруч із нами і без яких життя людей було б бідним, а то й взагалі неможливим.

У Каліфорнії вирощують багато цитрусових: мандаринів, лимонів, апельсинів, грейпфрутів. Але в них є страшний ворог - щитівки, їх самки не мають крил і подібні через свої воскові щитки швидше на лусочки кори, ніж на комах.

Щитівки висисають із рослини всі соки й не дають можливості наливатися плодам. Наприкінці минулого століття були знайдені засоби боротьби з щитівками - препарати синильної кислоти або ціаніди. Фермери нарешті зітхнули з полегшенням.

Ціанідами успішно обробляли плантації аж до 1914 р., коли почало відбуватися щось незрозуміле: хоча плантації обприскували ціанідами, щитівки вижили і весь урожай цитрусових був знищений.

Червоні каліфорнійські щитівки перестали реагувати на ціаніди.

А в масштабах загального процесу розвитку життя на Землі відбулася малесенька подія: у щитівок виникла одна-єдина нова ознака - здатність не реагувати на ціаніди. Людина вперше тоді зазнала поразки в еволюційній грі, яка почалася водночас із використанням у сільському господарстві хімічних препаратів.

Виникнення резистентності (стійкості) до ціанідів – перший, але не єдиний приклад еволюції такого типу.

Так, якщо в 60-х роках налічувалося приблизно 100 видів, стійких до пестицидів, то в 70-х роках їх стало приблизно 250, а в 90-х — більше 500.

Усім відома історія про навалу кроликів в Австралії. У 1859 р. туди ввезли 24 особини кролика європейського. У 1950 р. їх було декілька сотень мільйонів.

Кролики загрожували витісненням кенгуру, знищували корм для цілих стад овець. Ні відстрілювання, ні пастки, ні хижаки - ніщо не могло зупинити навали.

У 1950 р. в Австралію був спеціально завезений мікроорганізм Міксоматоз, який викликає в усіх видів кроликів і зайців смертельну хворобу - міксоматоз.

У перші роки гинуло до 99,8 % кроликів, через декілька років смертність досягла 90 %, потім 50 %, а останніми роками вона не перевищує 5%.

Що ж відбулося? Виявляється, змінилися і кролики, і вірус.

Навіть у перші роки завдяки якимось індивідуальним особливостям приблизно 2 кролики з 1000 виживали. І завдяки великій швидкості розмноження (1 кролиця в Австралії дає до 8 приплодів за рік, а в кожному приблизно 5 кроленят) уже за декілька років чисельність кроликів була відновлена.

І ось що цікаво з еволюційного погляду: нове покоління вже абсолютно не боялось міксоматозу.

Ще один із прикладів зміни живих організмів - здатність не реагувати на антибіотики.

Як бачимо, незмінність живої природи оманлива. Невидимі сили, які діють у природі, ні на хвилину не припиняють своєї роботи й поступово, крок за кроком, ознаку за ознакою, від покоління до покоління змінюють усі живі організми.

Але тривалість людського життя надто мізерна, щоб можна було спостерігати еволюційні процеси більшого масштабу, які тривають мільйони й сотні мільйонів років.

Із причинами та закономірностями таких змін ми й познайомимося в курсі "Еволюційне вчення".

2. Біологічна еволюція, її сутність і предмет вивчення.

Термін „*еволюція*” (від латинського *evolutio* - розгортання) уперше використаний у біології швейцарським натуралістом Ш. Бонне в 1762 р. в роботі з ембріології. Але нині термін "еволюція" використовується в різних галузях науки. Кажуть про еволюцію атомів, галактик, Землі, машин, суспільства, методів пізнання і т.д., маючи на увазі послідовні зміни вихідного стану в часі, які ведуть до виникнення чогось нового.

Біологічна еволюція суттєво відрізняється від інших. У її основі лежать унікальні процеси самовідновлення макромолекул і життєвих організмів, які містять у собі майже необмежені можливості перетворення живих систем у низці поколінь.

Біологічна еволюція різноманітна як процесами, так і результатами.

Біологічна еволюція - це незворотній і до певної міри спрямований історичний розвиток живої природи, який супроводжується змінами генетичного складу популяції, формуванням адаптації, утворенням і вимиранням видів, перетворенням біоценозів і біосфери в цілому.

Еволюційне вчення – це важлива біологічна теорія, яка пояснює доцільність і пристосованість організації біологічних систем, закономірностей

їх історичного розвитку, різноманіття видів у минулій і сучасній епохах.

Результатом біологічної еволюції завжди є відповідність живої системи, яка розвивається, умовам її існування. Досягнення цієї відповідності поєднано з переважним розповсюдженням одних і вимиранням інших дискретних біологічних систем (видів, біоценозів).

Базуючись на даних спеціальних дисциплін, еволюційне вчення вивчає загальні закономірності та рушійні сили історичного розвитку життя, які вперше загалом сформулював Ч. Дарвін.

Лавиноподібне накопичення фактів у традиційних і особливо в нових галузях природознавства значно розширило зміст класичного дарвінізму, змінило співвідношення окремих розділів еволюційного вчення.

Але еволюційне вчення - це не якийсь конгломерат, "зібраний з уламків". Еволюційне вчення самостійно розв'язує завдання, які витікають із необхідності пізнання загальних закономірностей змін, причин і механізмів перетворення живого на всіх рівнях його організації.

Мета еволюційного вчення - виявлення закономірностей розвитку органічного світу для подальшого керівництва цим процесом.

Людство в наш час стурбоване грандіозними змінами, які відбуваються в біосфері під впливом антропогенного фактора. За короткий час через недостатнє знання закономірностей еволюції біосфери, нерозумне втручання людини в розвиток природної системи спостерігаються тяжкі наслідки - порушення природної рівноваги в ряді районів планети. Подібні наслідки будуть ще небезпечнішими в майбутньому при відсутності науково обґрунтованих рекомендацій відносно людини з біосферою.

Наукова розробка таких рекомендацій не можлива без вивчення особливостей еволюції біосфери в минулому і без знання законів розвитку окремих видів і цілих угруповань тепер і в майбутньому.

Отже, пізнання закономірностей еволюції важливе не саме по собі, воно набуває особливого значення у світлі проблеми переходу до керованої еволюції перетворення окремих життєвих організмів і природи в цілому у відповідності до потреби людства, що розвивається.

Розв'язання цієї проблеми - основне перспективне завдання еволюційного вчення.

Не викликає сумніву, що еволюційний підхід до вивчення живої природи все більше стає методологічною основою біології в цілому. Конкретний фактичний матеріал, що накопичується в різних розділах біології, вимагає осмислення з еволюційних позицій. Будь-які теорії та гіпотези в біології досягають логічного завершення тільки тоді, коли вони відповідають еволюційному принципу.

Об'єктивна тенденція посилення диференціації біології створює реальну небезпеку відокремлення різних біологічних дисциплін, послаблення зв'язку між ними. А еволюційне вчення і є головною силою, яка протистоїть дробленню біології і дає можливість широкого використання теоретичних досягнень кожної з дисциплін в інших, деколи досить далеких галузях.

Тому можна сказати, що еволюційне вчення займає центральне місце у великій і різноплановій будівлі сучасної біології. До певної міри, це методологічний зміст.

Еволюційний підхід став основою світогляду сучасної біології. Він дозволяє розглядати живу природу в динаміці, у взаємозв'язку її елементів і в поєднанні з абіотичним середовищем.

Звичайно, не всі галузі біології однаково використовують еволюційний принцип для інтерпретації своїх даних.

Але еволюційний підхід важливий у всіх без винятку галузях біології: опис окремих груп факторів можливий і без еволюційної інтерпретації, але природничо-наукове пояснення будь-яких фактів у біології без еволюційного підходу стає неможливим.

Процес еволюції настільки складний і різноманітний за механізмами й результатами, що його не можливо вивчити з достатньою повнотою, використовуючи лише один метод дослідження.

Принцип актуалізму, який запанував у сучасному природознавстві ("сучасність – ключ до пізнання минулого"), органічно поєднується при вивченні еволюційного процесу з принципом історизму ("ключем до вивчення сучасного є пізнання минулого").

3. Обґрунтування еволюції даними різних наук.

Досі залишаються гіпотетичними конкретні шляхи виникнення життя на Землі. Але можливість виникнення живого на основі процесів хімічної еволюції через передбіологічну стадію науково доведена.

Усі царства живої природи мають спільне походження, зв'язане з життям у первинному океані, але подальші шляхи розвитку цих основних стовбурів дерева життя абсолютно різні і за напрямками, і за результатами.

Основа будови всіх живих істот - складні високомолекулярні речовини білкового типу. Молекули ДНК - носії кодів спадкової інформації у всіх живих форм (крім бактерій) - знаходяться в моному взаємозв'язку з білками, утворюючи молекули нуклеопротейдів. Єдність хімічного складу тварин і рослин підтверджується принциповою подібністю будови хлорофілу (рослини), гемоглобіну (хребетні), гемоціаніну (безхребетні).

Подібні у всіх живих організмів також основні біохімічні процеси: окиснення, гліколіз, розпад жирних кислот, перенесення специфічних речовин через клітинні мембрани.

В організмі різних груп у цих процесах беруть участь дуже близькі за будовою ферменти. Вивчення спільного хімічного складу й особливостей обміну речовин привело всесвітньовідомого вченого В.Г.Вернадського до висновку про біохімічну універсальність життя на Землі, що є одним із доказів єдності походження життя.

Своєрідність тваринного й рослинного населення кожної з біогеографічних областей пояснюється історією формування фізико-географічної оболонки Землі, геологічною історією морів і континентів.

Обриси і зв'язки континентів в історії Землі багато разів змінювались.

Довготривала глибока ізоляція одних масивів суші забезпечувала виникнення своєрідної та відмінної від сусідніх територій фауни й флори.

Зв'язки між материками, які виникали потім, визначали взаємопроникнення елементів сусідніх фауністичних або флористичних комплексів. Так, наприклад, представники підкласу однопрохідних ссавців і ряду казуарів характеризують фауну Австралії. Представники ряду лінивців, броненосців характерні для фауни Південної Америки. Для флори неотропіків характерні такі родини рослин, як кактусові, бромелієві, каннові та ін.

Загальні морфологічні особливості стають зрозумілишими лише з визнанням факту єдності походження такої групи.

Види, що живуть сьогодні, є кінцевими пагонами дерева життя, стовбур і гілки якого зникли в минулому. При цьому групи близьких видів складають роди, групи близьких родів - родини, групи родин - ряди у тварин і порядки в рослин і т.д.

Між цими таксонами (родами, родинами, рядами і т.д.) у природі існують розриви у зв'язку з відсутністю поступових переходів.

Той факт, що на основі комплексу даних систематикам вдається з високим ступенем надійності встановити ієрархічну супідрядливість різних категорій таксонів (вид входить у рід, рід - у родину і т.д.) можна розумно пояснити лише існуванням еволюційних взаємовідносин між окремими групами - походженням одних форм від інших, молодших від старших.

Систематичний ранг групи визначається складом і певною мірою кількістю дочірних підрозділів. Виділення родів, родин, рядів, класів являє собою об'єктивну необхідність, а не робиться для "зручності" систематики.

Докази протікання еволюційного процесу дають генетика й селекція. Усі різноманітні породи домашніх собак під дією штучного добору походять від спільних далеких предків. Те ж саме стосується й виникнення різноманітних порід ВРХ, птахів і т.д.

Загально відомі успіхи генетики й селекції у створенні нових форм рослинних організмів: експериментально одержані не тільки нові сорти й підвиди, але й нові самостійні видові та навіть родові форми рослин.

Наприклад, Г.Д. Карпеченко шляхом гібридизації капусти й редьки була синтезована нова форма редько-капуст (*Raphanobrassicd*). Можна навести й інші приклади успішної гібридизації та селекції.

Особливе значення для еволюційного вчення має розвиток популяційної генетики, яка дозволяє розкрити процеси, що приводять до незворотних змін частот різних генів у популяціях. Про це детальніше поговоримо пізніше.

Якщо додати до цього велику кількість прямих палеонтологічних доказів існування еволюційного процесу, то стає зрозумілим, що сьогодні мова повинна йти не про сам доказ процесу еволюції, а про з'ясування закономірностей цього процесу, особливостей його протікання на різних рівнях організації живої матерії.

4. Основні принципи й методи вивчення органічної еволюції.

Еволюційна теорія ґрунтується на двох принципах: історизмі та актуалізмі, з якими пов'язані конкретні напрямки й методи досліджень органічної еволюції.

Принцип історизму полягає у використанні для вивчення сучасних організмів знань, отриманих при вивченні минулої еволюції. Його суть добре виражена афоризмом: "вивчення минулого - це ключ до пізнання теперішнього". Конкретно пізнання еволюції на основі принципу історизму здійснюється порівняльним і генетичним методами.

Порівняльний метод використовується при вивченні вже сформованих організмів, для дослідження їх, так би мовити, у статичі (порівнянні).

Наприклад, порівняльними дослідженнями різних представників хребетних був установлений єдиний план побудови скелета, а також принципова подібність у будові систем внутрішніх і зовнішніх органів.

Порівняльний метод широко використовують в анатомічних дослідженнях, що дозволяє встановити родинні зв'язки між групами організмів за подібністю їх будови. Поряд з цим уже давно використовується з цією ж метою й порівняльно-ембріологічне вивчення, яке полягає у встановленні подібності ранніх стадій онтогенезу різних організмів як доказу їх походження від спільного предка.

При всьому великому значенні порівняльного методу для пізнання еволюції він не в змозі пояснити причини виникнення тих або інших організмів, оскільки за його допомогою досліджуються вже сформовані організми.

У розв'язанні цієї проблеми на допомогу приходить генетичний метод, який дозволяє аналізувати процеси виникнення органічних форм. Генетичний метод (частіше його називають історичним) був уведений у біологію Ч. Дарвіном і задом здійснив революцію в багатьох галузях природознавства й наукового світогляду в цілому.

Стосовно ж дослідження філогенезу: генетичний метод, насамперед, опирається на палеонтологічні дані, які на конкретному матеріалі дозволяють документально відновити хід історії тієї чи іншої групи організмів. У даному випадку генетичний метод тісно пов'язаний із порівняльним, яким визначається, наприклад, послідовність форм в еволюції будь-якої філогенетичної лінії.

У вивченні історії органічного світу значне місце посідають біогеографічні дослідження. Вони допомагають відновити історію розповсюдження по всій земній поверхні окремих видів і цілих біоценозів, а також з'ясувати причини біологічного розквіту або вимирання організмів.

У даному випадку велике значення має вивчення тих умов середовища, у яких протікала еволюція видів. Ця галузь досліджень називається палеоекологією, вона досить активно почала розвиватися останнім часом.

Принцип актуалізму полягає в екстраполяції знань теперішнього на події минулого. Тут буде доречним уже згадуваний нами афоризм: "Вивчення теперішнього - це ключ до пізнання минулого". Мікроеволюційні процеси, які

протікають на наших очах, можна вивчати безпосередньо, тому головними й вирішальними в еволюційній теорії є експериментальні дослідження причин і механізмів еволюції, які не можливо встановити іншими методами.

Доступні експериментальному вивченню процеси макроеволюції можуть служити надійною моделлю тих процесів, які проходили в минулому і які вже не можливо безпосередньо спостерігати й вивчати.

Оскільки еволюція відбувається в популяціях, характерний для їх вивчення популяційно-статистичний метод, який широко використовує математику, насамперед, теорію ймовірності й статистичний аналіз.

Принципи актуалізму та історизму взаємозв'язані, тому що сьогоденні причини еволюції принципово подібні до причин, які діяли в минулому.

Історичний метод дозволяє вивчати сучасні організми з примітивною будовою (наприклад, бактерії) як такі, що змінилися з тих далеких часів, коли вони були панівними формами.

Дані, одержані при вивченні сучасних представників цих організмів, дозволяють із меншим ризиком помилки переносити висновки про ранні стадії їх еволюції або близькі до них за рівнем організації груп.

Отже, принципи актуалізму та історизму й різні напрямки дослідження еволюцій, які лежать у їх основі: палеонтологічний, порівняно-морфологічний, ембріологічний, біогеографічний та ін. - у комплексі дозволяють найповніше відновити й глибоко вивчити еволюційний процес у всіх його проявах.

Лекція 2. УЯВЛЕННЯ ПРО РОЗВИТОК ЖИВОЇ ПРИРОДИ В ДОДАРВІНІВСЬКИЙ ПЕРІОД

План

1. Ідеї єдності та розвитку природи в античному світі.
2. Занепад знань у середньовіччі.
3. Природознавство в епоху Відродження.
4. Розвиток еволюційних поглядів у 18 ст. і першій половині 19 ст.
5. Становлення еволюційного вчення Ж.Б. Ламарка.

Еволюційні ідеї уявлення про історичний розвиток усього різноманіття життя виникли ще тисячоліття тому. Усе більше збагачуючись фактами з прогресом природознавства, вони привели в кінці XVIII ст. до формування еволюційного вчення Ч. Дарвіна.

Для розуміння сучасного стану й проблем еволюційного вчення необхідне знання основних історичних етапів формування еволюціонізму. Таких періодів, по суті, лише два: додарвінівський і дарвінівський.

Розпочнемо з додарвінівського періоду, який умовно можна розподілити на такі основні етапи: античний світ, середньовіччя, епоха Відродження.

1. Ідеї єдності та розвитку природи в античному світі.

Ідея розвитку живої природи простежується в працях давніх матеріалістів Індії, Китаю, Месопотамії, Греції. Ще на початку I тисячоліття до н.е. в Індії існували філософські школи, які відстоювали ідеї розвитку матеріального світу (у тому числі й органічного) з "праматерії". У ще давніших текстах Аюрверд стверджується, що людина походить від мавп, які жили близько 18 млн. років тому (при переведенні на сучасне літочислення) на материку, який об'єднував Індостан і Південно-Східну Азію. За цими уявленнями, приблизно 4 млн. років тому предки сучасних людей перейшли до колективного добування їжі, а сучасна людина з'явилася менше, ніж 1 млн. років тому.

У Китаї за 2 тис. років до н.е. вже проводилася спеціальна селекція для виведення різних порід ВРХ, коней, риб і декоративних рослин. У кінці 1-го тисячоліття до н.е. там уже було розповсюджено вчення про можливість перетворення в процесі еволюції одних живих істот в інші.

Виразником стихійного діалектичного погляду на природу був Геракліт - грецький мудрець, який жив у 6 ст. до н.е. Його думка про те, що в природі все тече, усе змінюється в результаті взаємоперетворень першоелементів космосу: вогню, води, повітря й землі - містила в зародку ідею загального розвитку матерії.

Фалес з Мілета вважав, що все виникло з первинного матеріалу води в процесі природного перетворення. Інші філософи цього часу теж уважали, що життя виникло з води під дією тепла.

Представник механістичного матеріалізму пізнішого періоду (4 ст. до н.е.) Демокрит уважав, що світ складається з незліченної кількості неподільних атомів, які розміщені в нескінченному просторі. Він учив, що атоми знаходяться в постійному процесі випадкового об'єднання й роз'єднання. Вони

однорідні за якістю, але різні за величиною, масою та формою. Виходячи з атомістичної будови світу, Демокрит намагався пояснити походження живих організмів. Так як атоми знаходяться в безперервному русі й різні за величиною, масою та формою, то тіла, що з'явилися в результаті накопичення цих атомів, теж можуть бути різні. Легші з них піднялись угору й утворили вогонь і небо, важчі опустилися вниз й утворили воду та землю, де зародилися різні живі істоти.

У видатного мислителя Аристотеля (4 ст. до н.е.) про розвиток живої природи зустрічаються висловлювання, які ґрунтуються на знаннях загального плану будови вищих тварин, гомології та кореляції органів. Аристотель, мабуть, один із перших висунув гіпотезу про існування перехідних форм між тваринами й рослинами. Його фундаментальні твори "Про частини тварин", "Історія тварин", "Про виникнення тварин" мали великий вплив на розвиток біології й пізніше.

Узагальнюючи вищевикладене, можна сказати, що в давнину була досить глибоко розвинута ідея єдності всієї природи. Яскравим виразом такого трактування єдності природи стала знаменита "драбина істот" Аристотеля. У цілому драбина істот уявлялась Аристотелю так: мінерали - рослини - зоофіти - нижчі тварини - вищі тварини - людина. До зоофітів Аристотель відносив губки, медузи, актинії, морські зірки, відзначаючи в них риси, характерні для тварин і рослин. Однак ідея драбини істот була далека від ідеї розвитку: вищі щаблі не сприймалися як продукт розвитку нижчих.

Лінія матеріалістичної філософії завершується в античні часи працями римського філософа й поета Лукреція Кара. У знаменитій поемі "Про природу речей" Лукрецій Кар уперше сформулював ідею розвитку природи як виникнення якісно нових етапів. Він намагався розвивати думку про вимирання непристосованих організмів і збереження організмів, здатних забезпечити себе й нащадків їжею та захистом від ворогів. У висловлюваннях Лукреція Кара прообраз ідеї добору як фактора, що зберігає найвдаліші органічні форми, прослідковується дуже чітко.

Отже, погляди античних філософів містили ряд важливих елементів еволюціонізму:

- думки про природне виникнення живих істот та їх зміни в результаті боротьби протилежностей і виживання вдалих варіантів;
- ідею ступінчастого ускладнення організації живої природи;
- уявлення про цілісність організму (принцип кореляції) і про ембріогенез як процес новоутворення.

Але метафізичний характер поглядів не дозволив об'єднати ідею єдності природи з ідеєю її розвитку від простого до складного.

2. Занепад знань у середньовіччі.

Після майже 2-тисячирічного розвитку знань в античному світі: Китаї, Єгипті, Греції, у Європі - з 6 до 14 ст. настає похмура Середньовіччя, темна ніч

для природознавства. Людей спалювали на вогнищах не тільки за висловлювання ідеї розвитку природи, але навіть за читання книг давніх філософів. Насильне впровадження віри в науку перетворює останню в додаток до релігії.

На існування світу християнським ученням відводилося близько 6 тис. років, століттями зберігалася думка про те, що за 4004 роки до н. е. світ створено Богом. Вивчення природи було фактично заборонено, сотні талановитих учених, тисячі давніх книг за цей час знищено. Тільки в Іспанії на вогнищах за століття інквізиції спалено близько 35 тис. осіб і більше 300 тис. піддано тортурам.

Не дивно, що в такій обстановці природничо-наукові знання накопичувалися вкрай повільно. У поясненні явищ органічного світу переважали погляди різних схоластичних шкіл.

Припускалось і взаємне перетворення різних видів, можливість самозародження навіть ссавців (наприклад, мишей із ганчір'я), книги були наповнені описами фантастичних тварин.

Але і в середньовіччі лунали заклики до об'єктивного вивчення природи. Так, німецький монах Альберт Большттедський (1206—1280) опублікував багатотомну енциклопедію зі спеціальними розділами, присвяченими рослинам і тваринам. Опираючись на дані Аристотеля, Плінія, Галена, він дав основи класифікації, опису поведінки тварин. Іншими великими зібраннями середньовічних знань про живу природу було „Повчання Володимира Мономаха” (XI ст.), багатотомне „Дзеркало природи” Венсена де Бозе та ін. У більшості творів середньовіччя рослини й тварини часто цікавили авторів не самі по собі, а як символи, що виражають ідею творця.

Видатний англійський мислитель XIII ст. Роджер Бекон (1214-1292) виступив проти схоластики та віри в авторитети, проти невігластва. "Не авторитети, а досвід і спостереження є істинними мірлами справжнього наукового знання", - твердив він. Але Р. Бекон був кинутий у монастирську тюрму, а його праці видані лише через століття.

На вищому рівні знаходилася культура й освіта в середньовічному арабському світі X-XII ст. Твори різних ісламських авторів містять не тільки коментарі творів античних авторів, але й оригінальні думки в галузі вивчення рослин, тварин і навіть самої людини.

3. Природознавство в епоху Відродження.

З настанням епохи Відродження (XV ст.) знову розповсюджуються твори античних натуралістів (Аристотеля, Плінія, Платона, Теофраста та ін.). Із розвитком торгівлі й мореплавства швидко розширюються знання про різноманіття органічного світу, проводиться інвентаризація флори й фауни.

До середини XV ст. у Європі завдяки розпаду феодалізму й зародженню капіталізму створюються сприятливі умови для розвитку природознавства.

Сучасна історія природознавства й починається, по суті, з другої половини

XV ст. - з початком епохи Відродження, яка стала великим поворотом у розвитку людської думки.

Великий англійський філософ Ф. Бекон (1561-1626), обґрунтувавши індуктивний метод, закладав основи експериментального підходу в наукових дослідженнях. Тільки досвід і спостереження - надійні джерела істинного знання. Цей заклик був широко підхоплений природодослідниками того часу.

У XVI ст. після зняття заборони на розтин трупів людей успіхів досягає анатомія. У 1628 р. У. Гарвей публікує своє вчення про кровообіг. Зі створенням мікроскопа розширюються можливості дослідження живих істот: вивчається клітинна будова рослин (Р. Гук, 1665), світ мікроорганізмів, еритроцити й сперматозоїди (А. Левенгук, 1683), рух крові в капілярах (М. Мальпігі, 1661) та ін.

Ф. Реді в XVII ст. експериментально довів неможливість самозародження складних тварин (повністю версія про самозародження була розвінчана Л. Пастером лише в середині XIX ст.).

Накопичені природничо-наукові знання потребували систематизації та узагальнення. З'являються перші багатотомні описи тваринного й рослинного світу. І вже в 1583р. італійський медик, природознавець і філософ А. Чезальпіно зробив спробу класифікації рослин на основі будови насіння, квітів і плодів.

Англійський біолог Дж. Рей описав понад 18 000 видів рослин у своїй праці "Історія рослин" (1684-1704), уперше увів поняття "вид" і "рід". Він припускав утворення різновидностей під впливом зовнішніх умов, але, відображаючи загальноприйняті погляди того часу, був переконаний у неможливості зміни видів.

Отже, природознавство, хоча і дуже повільно в епоху середньовіччя, швидшими темпами в епоху Відродження, все-таки розвивалось. Накопичувалися дані про різноманіття живих істот на планеті, створювалися зібрання їх описів, а окремі вчені замислювалися над тим, звідки пішло життя, як воно зародилось і як розвивається, тобто замислювалися над розвитком органічного світу взагалі.

4.Розвиток еволюційних поглядів у 18 ст. і першій половині 19 ст.

Завдяки успіхам систематики, порівняльної анатомії, біогеографії в XVII-XVIII ст. у природознавстві накопичується багато фактичного матеріалу. Всеосяжну для того часу "Систему природи" (1735) запропонував шведський натураліст К. Ліней (1707-1778). Одна з великих його заслуг - запровадження бінарної номенклатури, якою досі користуються в біології. К. Ліней, як і Дж. Рей, теж був переконаний у незмінності видів. Він розглядав вид як стабільний елемент у природі.

Але вже в XVII ст. ідеї еволюції починають усе чіткіше простежуватися в працях натуралістів і філософів. Так, Г.В. Лейбніц (1646-1716), розвиваючи ідеї Аристотеля, проголосив принцип градації і передбачив існування перехідних

форм між рослинами й тваринами. Принцип градації в подальшому був розвинутий у драбині істот від мінералів до людини, яка для одних продовжувала залишатися вираженням аристотелівської ідеальної безперервності, а для інших стала доказом природного перетворення, тобто трансформізму живої природи.

У 1749 р. почала виходити багатотомна "Природна історія" Ж. Бюффона (до 1788 р. вийшло 36 томів), у якій він обґрунтовує гіпотезу про розвиток Землі. Ж. Бюффон бачив доказ єдності походження в плані будови тварин і пояснював подібність близьких форм їх походженням від спільних предків. Він стояв на позиціях трансформізму вчення про змінюваність видів.

Ідея еволюції закладена також у працях енциклопедиста Д. Дідро (1713-1784), у поетичних творах діда Ч. Дарвіна - Еразма Дарвіна (1731 - 1802), у "Космогонії" І. Каша (1724-1804) та ін.

Але еволюційні концепції не були визначальними в розвитку біології XVII - XVIII ст. Усе ж переважали думки про незмінність природи.

Відкриття сперматозоїдів і яйцеклітин у тварин у другій половині XVII ст. приводить до відродження ідеї античних філософів про "вкладення" одного організму в інший: у кожній істоті інша закладена в мініатюрному вигляді, і при формуванні особини істинного розвитку не відбувається, спостерігається лише ріст. Це так звана теорія преформізму.

Багато видатних біологів того часу: Ш. Шоне, А. Левенгук, М. Мальпігі, Р. де Грааф та інші - були переконаними преформістами.

Преформізм у тлумаченні ідеї розвитку органічного світу стояв на позиціях креаціонізму. На протигагу преформізму була висунута точка зору, названа англійським ембріологом У. Гервеєм концепцією епігенезу. Гервей твердив, що епігенез - це такий спосіб розвитку матерії, коли вона одночасно і формується, і виникає, що відбувається при народженні тварин. Таким чином, згідно з концепцією епігенезу, розвиток - це утворення нового, виникнення різних частин від первісно однорідного матеріалу й послідовне утворення частин цілісного організму. Остаточне оформлення концепція епігенезу одержала в класичних дослідженнях російського вченого К. Вольфа. Він спостерігав за розвитком курячого ембріону і встановив, що в яйці немає ніяких зачатків готового організму. А на кожній стадії ембріонального розвитку курчати послідовно закладаються й розвиваються зовсім нові частини й органи.

Висунувши теорію індивідуального розвитку як новоутворення, Вольф наніс удар по метафізичному мисленню, хоч сам він був далекий від думки переносити цю ідею на історичну мінливість видів.

У кінці XVII ст. загострюється боротьба між прихильниками креаціонізму й трансформізму. Цю боротьбу можна продемонструвати на прикладі дискусії між Ж. Кюв'є і К. Жоффруа Сент-Ілером. Ж. Кюв'є (палеонтолог і анатом) відстоював ідею постійності видів. А його співвітчизник Е. Жоффруа Сент-Ілером стояв на протилежних позиціях. І в 1830 р. публічна дискусія

закінчилась перемогою Кюв'є.

У цілому можна сказати, що незважаючи на неодноразово висловлювані геніальні припущення про розвиток, еволюцію живої природи, до кінця XVII ст. панує думка "про доцільність установлених у природі порядків, про створення котів для поїдання мишей, а мишей, щоб служити їжею котам." Висловлювані елементи еволюціонізму ще не склалися в цілісне еволюційне вчення. Теоретично обґрунтувати й різнобічно аргументувати ці припущення вдалося Ч. Дарвіну. Але з моменту виступу перших трансформістів і до виникнення дарвінізму ще лежав столітній період історії еволюційної ідеї. І найяскравішою подією цього періоду стала наукова діяльність Ж.Б. Ламарка (1744 - 1829).

5. Становлення еволюційного вчення Ж.Б. Ламарка.

В історії біології Ж.Б. Ламарк обезсмертив свої ім'я, увівши термін „біологія”, створивши систему тваринного світу, в якій уперше тварини були поділені на “хребетних” і “безхребетних”, виділивши в окремі класи павукоподібних і кільчастих, детально обґрунтувавши припущення про шляхи походження людини від мавпоподібних представників.

Але головним теоретичним досягненням Ж.Б. Ламарка, безперечно, є створення еволюційного вчення цілісної еволюційної концепції розвитку – природи.

У своїй праці “Філософія зоології” (1809 р.) Ж.Б. Ламарк дає еволюційне обґрунтування “драбини істот”. На його думку, еволюція проходить на основі внутрішнього прагнення організмів до прогресу - це так званий “принцип градації”.

Це “прагнення до прогресу” не визначається зовнішніми причинами, вони лише порушують правильність традиції. Другий принцип ламарківського вчення полягає в закріпленні первинної доцільності реакції будь-якого організму на зміну зовнішнього середовища і визнання можливості прямого пристосування.

Виникнення нових ознак у тварин Ж.Б. Ламарк уявляв собі так: услід за змінами умов одразу настають зміни звичок, через виправлення відповідні органи змінюються в певному напрямку (I закон) і ці зміни передаються по спадковості (II закон).

Філософські погляди й аргументація еволюційних поглядів Ж.Б. Ламарка неодноразово були предметом справедливої критики. Його погляди ґрунтуються на деїзмі (від латинського deus - бог): “матерія первинна й сама по собі пасивна, а її розвиток визначається творцем усього живого”. Захопившись ідеєю про поступові й загальні зміни видів, Ж.Б. Ламарк почав заперечувати існування видів у природі взагалі.

При безперечній прогресивності поглядів Ж.Б. Ламарка його концепція причин еволюції була помилковою, по суті натурфілософською, з вираженими елементами ідеалізму (внутрішнє прагнення до прогресу, первісна доцільність

будь-якої реакції на зміни середовища). Тим часом ми повинні віддавати належне цьому видатному мислителю, який запропонував першу цілісну концепцію еволюції органічного світу. Цю заслугу Ж. Б. Ламарка високо оцінив Ч. Дарвін, вважаючи його своїм попередником у ствердженні еволюційної ідеї.

На закінчення відзначимо, що, починаючи з давніх часів і протягом багатьох віків, накопичувались дані про те, що жива природа знаходиться не в застиглому стані, а в постійному русі й розвитку. На перших порах нестача конкретних даних про причини розвитку організмів компенсувалася здогадками й домислами наших пращурів .

Еволюційна ідея, зародившись у формі трансформізму (перетворення видів), наповнювалась уявленнями про природні причини доцільності органічних форм, про механізми та напрямки еволюційних змін видів.

Створена Ж.Б. Ламарком концепція еволюції не тільки підводила підсумок розрізнених уявлень про історичний розвиток живої природи, вона являла собою першу цілісну концепцію, у якій на передній план висунуто завдання всебічно довести сам факт еволюції та зроблена спроба, хоч і невдала, виявити рушійні сили еволюції.

Отже, саме в зверненні уваги на ці дві проблеми полягає велика заслуга Ж.Б. Ламарка.

Лекція 3-4. ЕВОЛЮЦІЙНЕ ВЧЕННЯ Ч. ДАРВІНА

План

1. Передумови та основні етапи формування еволюційного вчення Ч. Дарвіна.
2. Основні положення теорії природного добору, розвиток дарвінізму та його вплив на біологію.
 - 2.1. Основні положення теорії природного добору та її оцінка.
 - 2.2. Формування класичного дарвінізму.
 - 2.3. Криза Дарвінізму.
 - 2.4. Формування синтетичної теорії еволюції та її розвиток.

1. Передумови та основні етапи формування еволюційного вчення Ч. Дарвіна.

Увесь хід розвитку природознавства, починаючи з середини XVIII ст., нестримно вів до формування історичного погляду на природу. Протягом 100 років у старому метафізичному погляді на природу починають послідовно одна за одною з'являтися пробоїни.

Першу таку пробоїну зробив не природодослідник, а філософ І. Кант. У своїй праці “Загальна природна історія і теорія неба” він підкреслював мінливість Землі, а якщо змінюється Земля, то мимоволі можна зробити висновок і про мінливість її мешканців (видів рослин і тварин).

Друга пробоїна пов'язана з розвитком геології та палеонтології. Систематизація даних про розташування геологічних шарів, а також решток знайдених там тварин і рослин повинна була призвести до висновку, що поверхня Землі та рослини і тварини, які на ній живуть, мають свою історію. Ця думка головна в працях таких трансформістів, як М. Ломоносов, Ж. Бюффон та ін. У працях Ч. Лайєля (1797 - 1875) закладаються основи історичної геології з її принципом актуалізму, який проголошує, що історична зміна земної кори визначається дією тих самих сил, які поступово й непомітно діють і сьогодні.

Третя пробоїна в метафізичному світогляді з'являється в результаті досягнень органічної хімії. У 1828 р. Ф. Велер уперше здійснив синтез органічної сировини, одержавши штучним шляхом сечовину. Так було доведено, що закони хімії мають таке саме значення для органічних тіл, як і для неорганічних, тобто немає непрохідної безодні між живою та неживою природою.

Важливе значення мали також досягнення фізики. І останнє слово залишалося за біологією. У 1845р. в Лондоні вийшла двотомна праця Р. Чемберса “Сліди природничої історії творіння”, де фактично узагальнювалися докази еволюції. Книгу вже наступного року було перекладено на всі європейські мови.

Безпосередніми попередниками Ч. Дарвіна в Росії були зоолог К.Ф. Рульє (1814-1848) і ботанік А.Н. Бекетов (1825 - 1902).

К.Ф. Рульє розвивав концепцію про виникнення органічного світу з неорганічного, про поспішні зміни організмів і формування різноманітності істот під впливом зміни зовнішніх умов (“Основний закон життя”), про спадковість і мінливість як основні властивості живих організмів.

А. Бекетов у праці “Гармонія в природі” (1858 р.) наводив цікаві дані про зміни рослин у різних умовах існування, у т.ч. і про боротьбу за існування.

А в тому, що саме Англія стала батьківщиною еволюційної теорії, немає нічого дивного.

Відомо, що Англія в другій половині XVIII ст. і першій половині XIX ст. була однією з передових капіталістичних країн з високим рівнем розвитку промисловості й сільського господарства.

Період, у який жив і працював Ч. Дарвін, був часом зростання, винахідництва й відкриттів. Відомий англійський природодослідник А. Уоллес налічує в XIX ст. 19 великих винаходів і відкриттів, тоді як за всі попередні століття їх було тільки 16. До цих великих винаходів належить парова машина, паровоз, телефон, електричний телеграф та ін. Залізничні й пароплавні лінії, телефон та телеграф зв'язали віддалені країни, піднесли на небувалу височінь

обмін науковою думкою.

У зв'язку з розвитком великих промислових міст зростає попит на продукти харчування, а також на сировину. Це стало важливим фактором інтенсивної перебудови сільською господарства Англії. Характерною особливістю для сільського господарства цього періоду був великий розмах заходів щодо виведення нових сортів рослин і порід тварин, оскільки старі сорти й породи не могли задовольнити нових господарських потреб. З'явилося багато досвідчених фахівців, які, застосовуючи методи схрещування й добору, вивели такі прославлені породи свиней, як йоркшири, ланкашари та ін. нові породи ВРХ, овець, курей, голубів.

Факти виведення нових порід тварин і сортів рослин указували на мінливість органічних форм, свідчили, що породи тварин і сорти рослин створювалися людиною й тим самим підтверджували ідею розвитку. І саме дані селекції використовував Ч. Дарвін для обґрунтування свого вчення про еволюцію.

Певне значення для формування еволюційних поглядів Ч. Дарвіна мало його знайомство з політекономією капіталізму, ідеологами якої виступали А. Сміт і Д. Рікардо. Англійські економісти пристосували до нового часу стару ідею Т. Гоббса “Боротьби всіх проти всіх” і твердили, що конкуренція - це природний закон непорушних суспільних відносин.

Англійський священик Т. Мальтус пробував обґрунтувати необхідність зменшення росту чисельності населення, який нібито відбувається в геометричній прогресії у порівнянні з виробництвом продуктів харчування, що зростає в арифметичній прогресії. Саме йому належить ідея динаміки численних природних видів, і він з цього погляду може вважатися одним з основоположників популяційної статистики - важливої ланки сучасної теорії еволюції. Соціологічні погляди Мальтуса використані для створення реакційного вчення під назвою “Соціал-дарвінізм”.

Отже, досягнуті до середини XIX ст. великі успіхи в науці:

- природний метод у систематиці;

- ідея типу й порівняльний метод у морфології та ембріології;
- клітинна теорія;
- виникнення палеонтології, екології, біогеографії, а також створення суспільно-історичних умов, що стимулювали розвиток селекції, створили можливість для формулювання ідей конкуренції та добору, підготували ґрунт для створення наукової концепції біологічної еволюції;
- систематизував накопичуваний матеріал і відкрив основні закони історичного розвитку живої природи великий Ч. Дарвін.

Перш ніж перейти до розгляду еволюційного вчення Ч. Дарвіна, для того щоб зрозуміти, як прийшов він до таких важливих наукових висновків, необхідно ознайомитися коротко з основними напрямками наукових пошуків, що мали визначальний вплив на формування поглядів видатного вченого.

Ч. Дарвін народився 12 лютого 1809 р. в Англії в місті Шрюзбері. Коли йому виповнилося 16 років, батько (за професією лікар) віддав його в Единбурзький університет вивчати медицину. Як і раніше, в центрі його уваги залишалися натуралістичні спостереження над природою.

У 1828 р. Ч. Дарвіна було переведено до Кембриджського університету, де він почав вивчати теологію. Великий вплив на Дарвіна мали два професори: ботанік Дж. Генсло і геолог А. Седжвік. Якраз професор Дж. Генсло порекомендував Ч. Дарвіна до складу екіпажу британського військового судна "Бігль", яке в 1831 р. вирушило до берегів Південної Америки для дослідження Патагонії, Вогняної Землі, узбережжя Чилі, Перу та островів Тихого океану з метою обстеження берегів для мореплавства.

У зв'язку із завданнями, поставленими перед "Біглем", Ч. Дарвін мав змогу здійснювати часті поїздки на берег, проводячи дослідження геології, флори та фауни відповідних місцевостей. Геологічні дослідження Дарвіна стали, безперечно, видатним явищем у науці. Вивчаючи геологію Південної Америки, він твердо переконується в безпідставності теорії катастроф і підкреслює, слідом за Ч. Лайєлем, значення природних факторів історії земної кори, її тваринного й рослинного населення. Палеонтологічні знахідки Ч. Дарвін

порівнює з сучасною фауною цього материка і виявляє тісну спорідненість між вимерлими й сучасними тваринами Південної Америки - “між багатьма вимерлими неповнозубими та сучасними мураходами й панцерниками”. Ч. Дарвін фактично встановив наявність зв'язків наступності між сучасними та вимерлими формами.

Далі Ч. Дарвін звернув увагу на факти географічного розподілу живих істот. Так, порівнюючи фауну Південної й Північної Америки, він замислюється над причинами значної їх відмінності. Під час аналізу цих фактів Дарвін застосовує історичний метод, оцінюючи фауну Південної та Північної Америки в її змінності, у її співвідношеннях із геологічним минулим. Він розкриває причини зоогеографічного роз'єднання і зміни спочатку подібних фаун Південної і Північної Америки.

Залучаючи для зоогеографічних висновків палеонтологічний матеріал. Ч. Дарвін писав, що в недалекому минулому Північна й Південна Америка стояли ближче одна від одної за характером своїх наземних мешканців, ніж нині. Причина втрати попередньої подібності полягає в тому, що спільні для обох материків форми вимерли, а згодом відбулася ізоляція фауни Південної і Північної Америки завдяки наявності непрохідної перешкоди в південній частині Мексики. Тут простягнулося велике плоскогір'я, і тільки небагатьом видам вдалося подолати цю перешкоду.

Отже, сучасна фауна Південної та Північної Америки - результат природних процесів. Ч. Дарвін широко синтезує дані зоогеографії, геології та палеонтології, особливо цікаві дані, зібрані ним на Галапагоських островах.

Цей архіпелаг розташований у Тихому океані на екваторі, за 950 км від західних берегів Південної Америки. Тут Дарвін мав змогу вивчати своєрідні одиничні форми галапагоських в'юрків та інших представників фауни. Йому впадає у вічі, що галапагоська фауна дещо подібна до фауни Південної Америки, але разом з тим відмінна від неї, оскільки представлена подібними, але все-таки іншими видами.

На кожному острові Галапагоської групи є своя форма в'юрків, але всі

вони, разом узяті, складають одну природну групу. “Можна справді уявити собі, - пише Ч. Дарвін, - що було взято один вид і модифіковано його в різних частинах архіпелагу”. Іншими словами, усі Галапагоські види в'юрків, очевидно, походять від одного первісного виду.

Під час подорожі Ч. Дарвін не висловлює якоїсь еволюційної концепції, він поки ще не еволюціоніст.

Після повернення з подорожі Дарвін готує до друку та видає ряд праць, присвячених результатам подорожі. У 1837 р. Ч. Дарвін починає записувати свої думки про еволюцію органічного світу. Лише в 1844 р. вчений поділився своїми висновками про еволюцію з ботаніком Дж. Гукером. У листі Ч. Дарвін пише про свої переконання в тому, що види мінливі.

У нарисі 1844 р. Ч. Дарвін уже дав повний виклад еволюційного вчення: він детально розглядає мінливість, спадковість, принципи штучного добору, докази еволюції. І тільки в 1856 р. за порадою Ч. Лайєля Ч. Дарвін починає роботу над написанням праці про походження видів. Працю було доведено до середини, коли в 1858 р. англійський зоолог і мандрівник Альфред Уоллес написав нарис "Про нахил різновидностей безмежно віддалятися від їхнього первісного вигляду", у якому він цілком чітко висловлює ідею про боротьбу за існування й природний добір. Погляди А. Уоллеса на добір викладено чітко, але побіжно. У нього не було дарвінівського розмаху, великої кількості матеріалу, тривалої 20-тирічної праці над проблемою, а головне - цілісної еволюційної концепції. Згодом А. Уоллес став одним із найактивніших пропагандистів дарвінізму. Сам термін «дарвінізм» належить саме А. Уоллесу.

Книга Ч. Дарвіна "Про походження видів шляхом природного добору або збереження порід, що опинилися в сприятливих умовах у боротьбі за життя" вийшла у світ 24 листопада 1859 р. Було надруковано 1250 примірників, які розпродали того ж дня. "Це, без сумніву, основна праця всього мого життя," - писав Ч. Дарвін в автобіографії. У 60-70-х роках Ч. Дарвін опублікував ще низку важливих ботанічних праць. І в 1871 р. немовби завершуючи споруду своєї еволюційної теорії, Дарвін публікує працю "Походження людини і

статевий добір". "Основною моєю втіхою та єдиним заняттям протягом життя, - писав Дарвін, - були наукові праці." Наукової роботи Ч. Дарвін не припиняв до останнього дня своєї життя: 17 квітня 1872 р. він ще стежив за черговим дослідом, а 19 квітня великого вченого не стало.

Можна разом з Т. Гекелі, другом і соратником Ч. Дарвіна, сказати про нього: "Чим більше я його знав, тим більше він уявлявся мені втіленням ідеалу вченого".

2. Основні положення теорії природного добору, розвиток дарвінізму та його вплив на біологію.

2.1. Основні положення теорії природного добору та її оцінка.

Ґрунтуючись на вивченні великої кількості фактів з природознавства, практики рослинництва й тваринництва, Ч. Дарвін прийшов до висновку про існування в природі намагання кожного виду до розмноження в геометричній прогресії. Це правило не має винятків ні в тваринному, ні в рослинному світі. Потенційно кожен вид здатний породити й породжує набагато більше особин, ніж їх доживає до дорослого (генеративного) стану: юних особин завжди більше, ніж дорослих. Але кількість дорослих особин кожного виду рослин і тварин зберігається більш-менш стабільно.

Можна підсумувати, що з'являється на світ велика кількість особин, а до дорослого стану виживає лише незначна їх частина. Отже, решта гинуть "у боротьбі за життя", "у боротьбі за існування" - такий перший важливий висновок. "Я повинен попередити, - пише Ч. Дарвін, - що використовую цей термін ("боротьба за існування") у широкому й метафоричному розумінні, включаючи сюди залежність однієї істоти від іншої, а також включаючи (що ще важливіше) не тільки життя однієї особини, але й успіх її в залишенні після себе потомства". Спостереження в природі показують, що для тваринних і рослинних організмів властива загальна мінливість ознак і властивостей, бо навіть у потомстві однієї пари батьків немає абсолютно однакових особин. При середніх сприятливих умовах ці відмінності можуть не відігравати суттєвої ролі, але в надзвичайно несприятливих умовах кожна найменша відмінність

може стати вирішальною для виживання.

Геніальність Ч. Дарвіна в тому, що з порівняння фактів боротьби за існування й загальної мінливості ознак і властивостей він прийшов до висновку про неминучість у природі вибіркового знищення одних особин та розмноження інших шляхом природного добору.

У процесі боротьби за існування мізерні, на перший погляд, відмінності дають переваги одним особинам і ведуть до загибелі інших. І як результат, живими залишаються особини, яким властиві певні, в конкретних умовах сприятливі, ознаки, які відрізняють їх від решти особин цього виду.

Неминучим результатом добору є виникнення пристосувань, а на цій основі таксономічного й екологічного різноманіття природи.

Слід підкреслити, що Ч. Дарвін не був першовідкривачем природного добору як явища природи. Він незалежно від інших відкрив це явище, але попередниками були Е. Блітс і П. Метью.

Ч. Дарвін не першим висловив припущення про загальність еволюції. Ця честь належить Ж. Ламарку. Але Ч. Дарвін був першим біологом, який довів еволюцію, тобто розкрив її реально існуючі в природі рушійні сили; причому єдино правильним методом: на прикладі штучного добору - гігантського експерименту, який поставило людство в процесі введення в культуру і подальшого перетворення порід домашніх тварин і сортів рослин.

Найбільша заслуга Ч. Дарвіна в тому, що своїм відкриттям рушійних сил еволюції він перетворив еволюційне вчення в теорію еволюції. Більш ніж столітній період розвитку теорії еволюції підтвердив не тільки правильність основних положень дарвінізму, але й гідну подиву логічність міркувань і доказів, які наводить її автор. Цієї логіки ми й будемо дотримуватися при вивченні теорії еволюції.

Теорія еволюції - одна з найбільш розроблених і чітких загальнобіологічних теорій. Без неї, точніше без урахування результатів еволюції, уже неможливо працювати в ряді галузей біології, а використання еволюційного підходу необхідно кожному біологу. Далеко не кожен біолог

займається вивченням закономірностей еволюції, але кожен обов'язково стикається з результатами їх дії.

2.2. Формування класичного Дарвінізму.

У спеціальних розділах "Походження видів..." (1859) Ч. Дарвін переконливо показав, що принцип природного добору пояснює виникнення всіх без винятку основних характеристик органічного світу: від існування ієрархічної системи таксонів до виникнення яскравого пір'я в павичів, від збереження рудиментарних органів до особливостей географічного розповсюдження організмів на Землі.

Минуло більше 140 років (1859) з дня опублікування "Походження видів...", і весь цей час еволюційна теорія безперервно розвивалася. У цьому розвитку можна виділити декілька важливих етапів:

I. 1859 - 1900рр. Боротьба за ствердження ідеї еволюції.

Формування класичного дарвінізму й основних антидарвінівських напрямків еволюційної думки. Виникнення еволюційної біології.

II. 1901 - поч. 20-х рр. Криза класичного дарвінізму, пов'язана з виникненням генетики та її протиставленням дарвінізму, посилення всіх форм антидарвінізму. Початок експериментальних досліджень рушійних сил еволюції.

III. Кінець 20-х - поч. 30-х рр. Початок переходу до популяційного мислення і систематичних досліджень мікроеволюції.

IV. Кінець 30-х - поч.50-х рр. Формування й розвиток синтетичної теорії еволюції. Початок екосистемного мислення.

VI. 50-і роки - до наших днів. Вивчення молекулярних основ мінливості та еволюції. Початок вивчення еволюції екосистем. Розвиток неокатастрофізму та інших форм антидарвінізму.

I період - формування класичного дарвінізму

Через півтора місяця після виходу в світ першого видання з'явилося і теж дуже швидко розійшлося друге видання "Походження видів...". Скоро праця була перекладена на всі європейські мови. Особливо популярною вона стала в

Німеччині, Росії, Англії, США. Усі нові групи явищ і фактів почали описувати з позицій дарвінізму. Протягом буквально кількох років концепції антиеволюціонізму та креаціонізму повністю втрачають своє панівне становище.

У цьому процесі велике значення мала пропагандистська робота Т. Генкслі, А. Уоллеса і Дж. Гукера в Англії, Е. Геккеля., Ф. Мюллера, К. Гекенбауера в Німеччині, К. А. Тімірязєва, І. Мечнікова, В.О. Ковалевського та І. Сеченова в Росії, Аза Грея в США.

З поширенням еволюційних ідей у біології з'явилися нові напрямки й навіть цілі дисципліни. Серед них можна назвати еволюційну палеонтологію, екологію, еволюційну ембріологію, історичну біогеографію та ін.

Друга половина XIX ст. - це період інтенсивної побудови філогенетичних дерев для всіх великих груп тваринних і рослинних організмів. У практику біологічних досліджень міцно входить запропонований Е. Геккелем метод "потрійного паралелізму", тобто зіставлення даних ембріології, порівняльної анатомії, палеонтології для розв'язання філогенетичних завдань.

На основі аналізу ходу філогенетичного розвитку окремих груп розкриваються важливі принципи й формулюються основні правила еволюції груп (макроеволюції): принцип атогенезу й арогенезу; біогенетичний закон; правило незворотності еволюції; принцип мультифункціональності органів еволюції шляхом зміни функцій та ін.

Працями Володимира Ковалевського (1842 - 1883), який простежив на викопному матеріалі історичний розвиток сучасних коней і висунув ряд еволюційних узагальнень (принцип адаптивних та інадаптивних шляхів у еволюції, принцип адаптивної радіації), закладав основи еволюційної палеонтології.

Порівняльно-ембріологічними дослідженнями Олександра Ковалевського (брата В. Ковалевського) (1840-1901) та І. Мечнікова (1845-1916) закладаються підвалини еволюційної ембріології. О. Ковалевський установлює гомологію первинних зародкових листків в основних типів багатоклітинних тварин і тим

самим знаходить один з істотних доказів спільності їх походження (принцип монофілії).

I. Мечников на основі поєднання історичного, порівняльного та експериментального методів дослідження висуває фагоцитарну теорію запалення та імунітету.

Фізіологія рослин (К. Тімірязєв) і фізіологія тварин (І. Сеченов), що зароджуються як самостійні наукові напрямки й дають матеріалістичні основи для розуміння принципів життя рослин і вищої нервової діяльності тварин, також потрапляють у річища розвитку еволюційних уявлень.

Але, незважаючи на успіхи ряду наукових досліджень для зміцнення еволюційної теорії, вони поки що лише побічно доводили правильність концепції еволюції Дарвіна. Слабка була експериментальна база дарвінізму, яка дозволила б переконливо довести, що добір дійсно є причиною формування адаптації та видоутворення. Ще не визріли об'єктивні умови для систематичного експериментального вивчення ні окремих факторів еволюції спадкової мінливості, боротьби за існування, ні її основної рушійної сили природного добору.

Усі ці обставини стали однією з причин виникнення течій усередині самого дарвінізму в 60-х рр. 19 ст.

I течія - класичний дарвінізм. Його основою було вчення про природний добір як головну рушійну силу еволюції, але як другорядні фактори визнавалися пряме пристосування та успадкування набутих ознак.

Прихильники: Ч. Дарвін, І. І Скель, В. Ковалевський, І. Мечников, К. Тімірязєв та ін.

II течія - ламарко-дарвінізм. Добору та прямому пристосуванню відводилася однакова роль в еволюції.

Прихильники: У. Геккель, І. Спенсер, М. Неймар та ін.

III течія – неодарвінізм. Течія, яка виникла у 80-х рр. в основному завдяки працям німецького біолога А. Вейсмана, який сміливо й послідовно

відстоював природний добір як єдиний творчий фактор еволюції.

Вейсман і його послідовники рішуче виступали проти будь-яких спроб об'єднати дарвінізм і ламаркізм.

Таким чином, головний зміст першого етапу розвитку еволюційної теорії - накопичення фундаментальних доказів самого факту еволюції. Цей етап характеризується революцією в мисленні біологів, пов'язаною з перемогою еволюційної ідеї та поваленням креаціоністської концепції постійності видів.

До кінця XIX ст. проблема рушійних сил еволюції розроблялася переважно логічним шляхом, лише з окремими спробами прямих доказів еволюційної концепції, у т.ч. експериментальними.

На початку XX ст. майже одночасно російський учений С. Коржинський і голландський ботанік Г. де Фріз, досліджуючи мінливість в окремих видів рослин, прийшли до висновку про стрибкоподібний характер мінливості (мутації).

Проведена Коржинським і де Фрізом систематизація матеріалу про спадкову мінливість стала початком нового етапу у вивченні цього еволюційного фактора, їх праці підводили генетичну базу під теорію природного добору.

У цей період були проведені перші експериментальні дослідження природного добору, виділені основні критерії виду, сформовано вчення про вид як важливий розділ еволюційної теорії.

Разом з тим, еволюційна теорія цього етапу переживає різке загострення боротьби між дарвінізмом та іншими напрямками, і в результаті настала загальна криза еволюційної теорії, яка тривала до середини 20-х рр. XX ст.

Причиною виникнення кризи стала недостатня розробленість питань про роль спадкової мінливості в еволюційному процесі, ігнорування експериментальних доказів природною добору. Криза тривала доти, доки нові факти дозволили зробити ряд важливих узагальнень.

2.3. Криза Дарвінізму.

Головна причина кризи еволюційної теорії - неправильне узагальнення

генетиками двох основних відкриттів: установлення корпускулярної природності спадкових факторів (генів) і виявлення мутаційної мінливості.

На початок ХХ ст. накопичилося достатньо матеріалу спадкової мінливості як вихідної передмови природного добору.

Але багато основоположників генетики (Т. де Фріз, У. Бетсон, В. Йогансен) не зуміли правильно оцінити важливе значення для подальшого розвитку еволюційної теорії. Навпаки, вони різко протиставили дані своїх досліджень дарвінізму. При цьому генетики опиралися на наступні методологічні принципи.

По-перше, на їх думку, єдиний надійний метод наукових досліджень - експеримент. У цьому відношенні вони звичайно мали право критикувати дарвінізм за його ще слабке експериментальне обґрунтування і вважати вчення Ч. Дарвіна тільки гіпотезою.

По-друге, спадкова мінливість розглядалася як головний і безпосередній фактор еволюції, а добору відводилася другорядна роль бракувальника невдалих мутантних і гібридних форм.

Виступи перших генетиків проти вчення Дарвіна вилились у широкий фронт, який об'єднував декілька течій під загальною назвою "генетичного антидарвінізму".

Факти постійності домінантних ознак деякими генетиками сприймалися як доказ їх незмінності. Виходячи з таких міркувань, автор концепції "гібридогенезу" Дж. Лотсі вважав, що видоутворення - це всього лише процес перекомбінування генів при схрещуванні, а не їх зміни через мутації, а тим більше не результат поступового накопичення дрібних мутацій добором. У гіпотезі гібридогенезу абсолютизувалася еволюційна роль комбінативної мінливості.

У початковий період свого становлення генетика була використана для створення нових концепцій еволюції. Сам по собі цей факт знаменний. Він свідчить про тісний взаємозв'язок генетики з еволюційною теорією. Але час їх об'єднання ще був попереду.

Визначною подією в історії розвитку еволюційного вчення стала поява в 1926р. роботи С.Четверикова "Про деякі моменти еволюційного процесу з точки зору сучасної генетики", що поклало початок синтезу генетики й класичного дарвінізму.

У чому ж полягали причини кризи еволюційної теорії ?

На розвиток кризи вплинули недостатня розробленість питань про роль спадкової мінливості в еволюційному процесі:

- селективної (вибіркової) цінності початкових етапів виникнення складних ознак;
- ігнорування експериментальних доказів природного добору.

Криза в будь-якій науці буває при її швидкому розвитку, і не слід розглядати її як показник депресії та застою. Криза в дарвінізмі сприяла швидкому накопиченню даних для розробки вчення про природний добір і загострила критику антидарвінізму.

Закономірний наслідок кризи в науці - зростання кількості нових концепцій. Частина з них містить у собі цінні ідеї, які потім входять у наукову теорію. Так, мутаціоністи відкрили численні факти мінливості, описали їх з таких важливих позицій, як стрибкоподібний характер і властивість успадкування зміни ознак: їх дискретність і збереження при схрещуванні в наступних поколіннях.

У концепції гібридогенезу виділялась еволюційна роль комбінативної мінливості, яка, як підкреслював ще Дарвін, є важливим постачальником матеріалу для добору.

Йогансен перший поставив на експериментальну основу дослідження дії добору з точним обліком його результатів, поклав початок учення про еволюцію популяцій.

Але перебільшення ранніми генетиками окремо взятих факторів еволюції як провідних привело до помилкових уявлень про її причини й механізми, до часткового або повного заперечення творчого характеру добору і навіть до заперечення самого факту еволюції.

У дійсності, як це стало зрозумілим через чверть століття після початку кризи, протиставлення генетики дарвінізму було штучним.

По-перше, відкриття мутацій свідчило про наявність матеріалу для добору і, як виражався Ч. Дарвін, знімало покрив з темного питання про причини спадкової мінливості.

По-друге, відносна стабільність генів забезпечувала “кріплення результатів дії добору”.

Природним виходом з кризи було усвідомлення помилкового протиставлення генетики дарвінізму, усвідомлення того, що генетика вивчає один з факторів еволюції - спадкову мінливість. Криза продовжувалась до тих пір, поки нові факти дозволили зробити ряд важливих узагальнень, які вивели еволюційну теорію на шлях синтезу дарвінізму з генетикою, екологією та експериментальною мікросистематикою: на новий етап розвитку еволюційної концепції.

2.4. Формування синтетичної теорії еволюції та її розвиток.

Цей період ознаменувався великою серією відкриттів, які підтверджували, що фактори еволюції: спадкова мінливість, боротьба за існування, природний добір - тільки у взаємодії визначають утворення адаптацій і видів.

Для цього періоду характерне формування синтетичної теорії еволюції, тобто об'єднання дарвінізму з генетикою та екологією.

Найважливішими досягненнями цього часу були:

- здійснення штучного мутагенезу (Г. Надсон, Г. Філіпов, Г. Меллер, Л.Делоне та ін.);
- відкриття малих мутацій як основного матеріалу для добору (С.Четвериков з учнями та ін.);
- експериментальне вивчення екологічних причин видоутворення (А. Сапегін, В. Писарєв, В. Сукачов та ін.);
- побудова перших експериментальних і математичних моделей природного добору.

Великий вклад в оформлення синтетичної теорії еволюції внесли: Ф.Г. Добжанський (1900-1975), У.І. Шмальгаузен (1884 - 1963) - створив теорію стабілізуючого добору, Дж. Гекслі (1887 - 1975) - праця "Еволюція. Сучасний синтез", О.М.Северцов (1866 - 1936) - вчення про зміни онтогенезу як джерело філогенетичних перетворень.

Отже, поєднання дарвінізму з генетикою та екологією оформилося на початку 40-х років у цілісну систему поглядів на субстрат, причини й закономірності еволюційного процесу. Із цього моменту починається новий етап у розвитку дарвінізму, основний зміст якого полягав у подальшій розробці синтетичної теорії еволюції.

Основні риси сучасного етапу розвитку еволюційної теорії. Розвиток синтетичної теорії еволюції (СТЕ). Одним із досягнень СТЕ в період її формування стало встановлення того факту, що елементарною одиницею еволюції є популяція. У подальшому увагу еволюціоністів привертає детальніше вивчення генетико-еволюційної структури популяцій і роль самого організму в процесі еволюційного розвитку.

Головним напрямком розвитку сучасної теорії еволюції залишається поглиблений синтез її з генетикою та екологією. Із переходом до дослідження еволюції на біогеоценотичному рівні стало можливим використання математичних і кібернетичних методів, які раніше в еволюції не використовувалися. Унікальність еволюційних процесів викликає великі труднощі при їх математичному моделюванні.

З цього погляду еволюційна теорія ще дуже відстає від інших біологічних наук, які використовують математичний метод досить широко.

Варто відмітити, що з відкриттям у 1953 р. Дж. Уотсоном і Ф. Кріком генетичного коду почався швидкий розвиток молекулярної біології. Були відкриті регуляційні та структурні гени, і виявилось, що регуляційні гени еволюційно стабільніші, ніж структурні. Але мутації в кожному з цих генів мають суттєве значення для еволюції.

При вивченні роботи генетичного коду було відкрито явище його

вироджуваності: частина заміщень нуклеотидів у кодоні не змінює характеру синтезованої амінокислоти. Підрахунки показали, що до 1,3 заміщень нуклеотидних пар на молекулярному рівні не повинні відбиватися на мінливості фенотипу і тому не повинні б контролюватися природним доббором (звідси виникла гіпотеза "нейтральної еволюції").

Нарешті, було відкрите явище трансдукції - перекошу генів від однієї бактерії до другої вірусами (бактеріофагами), і тим самим показано, що деякі ознаки можуть передаватися в процесі еволюції в прокариот не тільки в ряді поколінь (вертикально), але й горизонтально - від виду до виду.

Кожна з цих знахідок спочатку трактувалася як така, що йде в розріз із дарвінізмом та його заперечує. Але у всіх випадках виявилось, що молекулярна біологія (як свого часу генетика) прекрасно доповнює еволюційну теорію і ні в якому разі не заперечує її.

Можна сказати, що сучасний синтетичний етап розвитку теорії еволюції – це, насамперед, розвиток учення про мікроеволюцію.

Виділення мікроеволюційного рівня в теорії еволюції та значний прогрес у вивченні механізмів еволюційного процесу сприяли розробці проблем еволюції ширшого рівня - макроеволюційного (М.І. Вавілов, І.І. Шмальгаузен, О.М. Сєверцов та ін.). Починаючи з 20-х рр. ХХ ст. завдяки працям видатних природодослідників сучасності В.І. Вернадського (1864 - 1945), ботаніків В.М. Сукачова (1880 - 1967) та А.Тенслі (1871 - 1955), розвивається новий напрямок еволюційного вчення - вчення про еволюцію біогеоценозів та біосфери в цілому.

На наших очах відбувається процес нового синтезу - синтезу мікроеволюційного вчення, біогеоценології, екології та популяційної екології, результатом якого повинно стати виявлення закономірностей еволюції біогеоценозів (екосистем).

І якщо розвиток мікроеволюційного вчення безпосередньо підвів нас до можливості керувати еволюцією окремих видів, то розвиток вчення про еволюцію біогеоценозів дозволить керувати еволюцією живої природи в межах

великих регіонів планети.

Розглянувши дуже коротко історію формування й розвитку синтетичної теорії еволюції, ще раз звернемо увагу на основні її особливості як нового етапу в розвитку дарвінізму.

Це, насамперед, глибока й різнобічна розробка дарвінізму, яка полягає в тому, що еволюція - це процес взаємодії багатьох факторів (спадкова мінливість, динаміка чисельності популяцій, ізоляція, боротьба за існування) при провідній дії добору. Усі інші концепції визнавали головною і навіть єдиною причиною еволюції якийсь один з її елементарних факторів. У цьому й полягає корінна відмінність синтетичної теорії еволюції від усіх інших еволюційних концепцій.

Точна методика досліджень мікроеволюції дозволила довести, що добір - дійсно творча сила еволюції. І вчення Ч.Дарвіна про добір як головну причину еволюції перетворилось у строго доведену наукову теорію. У цьому полягає головна заслуга всіх творців СТЕ.

Прихильники СТЕ створили політичну концепцію виду, згідно з якою вид являє собою групу просторово роз'єднаних, генетично відмінних популяцій (підвидів). Поняття політичного виду широко використовується в сучасній систематиці й дозволяє точніше описати види завдяки їх укрупненню, включаючи в один вид декілька популяцій, які раніше вважалися самостійними видами.

У межах синтетичної теорії еволюції розроблено вчення про основні форми організації живого (організм, популяцію, біогеоценоз, біосферу), показано, що еволюційний процес охоплює всі ці форми, а не тільки окремі особини. Синтетична теорія відрізняється творчим характером. Вона формувалася не на основі заперечення критики інших концепцій, а вбирала в себе їх раціональні положення. Такий підхід збагатив уявлення про різноманіття факторів еволюції.

Геніальний висновок Ч. Дарвіна про природний добір як головний механізм і причину еволюції та всебічне підтвердження цього висновку

сучасною наукою дозволили виділити в еволюційному вченні строгі контури еволюційної теорії.

140-річне існування еволюційної теорії показало, що вона належить до тих завоювань людської думки, які є фундаментом нашого пізнання природи взагалі. Кожне нове велике відкриття в будь-якій спеціальній галузі біології, яким би на перший погляд суперечливим цій теорії воно не здавалося, знаходить у ній місце, збагачуючи й розвиваючи еволюційну теорію.

Саме такий результат криз в еволюційній теорії, які були зв'язані з розвитком генетики на початку XX ст. і молекулярної біології в 50-х роках XX ст.

Лекція 5. Основні етапи хімічної та біологічної еволюції

План

1. Хронологія Землі.
2. Сучасні гіпотези походження життя.
3. Хімічний період еволюції.
4. Біологічний період еволюції.
 - 4.1. Основні шляхи еволюції рослин.
 - 4.2. Основні риси еволюції царства рослин.
 - 4.3. Шляхи еволюції тварин.
 - 4.4. Напрямки розвитку адаптації в еволюції тварин.

1. Хронологія Землі.

Геологічна історія Землі ділиться на великі проміжки - ери; ери - на періоди; періоди - на століття, котрі пов'язані з найбільшими геологічними подіями, що змінили зовнішній вигляд планети та її клімат. Зміни абіотичного середовища суттєво впливали на еволюцію органічного світу.

Існує два способи визначення абсолютного віку верхніх шарів Землі. Найпоширеніший - визначення віку за періодом радіологічного напіврозпаду урану, який перетворюється у свинець. Співвідношення атомів урану і свинцю в породі дозволяє визначити її вік. А вік більш молодих порід визначають за вмістом радіоактивного вуглецю ^{14}C . Облік ізотопів кисню, що входить до складу CaCO_3 , з якого складається черепашка молюсків, дозволяє визначити навіть температуру води, у якій жив той вид, котрий вимер. Вивчаючи напрямки магнітних ліній, пов'язаних із місцезнаходженням магнітних полюсів у момент застигання розплавлених порід, можна встановити розташування материків відносно полюсів у різні епохи.

У таблиці наводиться геохронологічна шкала Землі, складена за сучасними даними.

Геохронологічна шкала (додаток 1)

Більшість організмів, які живуть сьогодні, (крім вірусів і фагів) складаються з клітин, їх ділять на доклітинні і клітинні. Усі клітинні діляться на:

- дроб'янки, або прокаріоти (бактерії та ціанобактерії),
- рослини (справжні водорості, вищі рослини),
- гриби (нижчі, вищі),
- тварини (одноклітинні й багатоклітинні).

Без'ядерні, очевидно, належать до найдавніших форм життя на Землі.

Перші етапи еволюції життя на Землі, згідно сучасних поглядів, пов'язані з переходом від первинної гетеротрофності (перші пробіонти використовували в якості їжі органічні речовини "первинного бульйону") до хемосинтезу (анаеробна хемоавтотрофія), потім до виникнення автотрофного живлення у рослин і, нарешті, до вторинного гетеротрофного живлення у тварин. Завдяки фотосинтезу на кожному наступному етапі в органічній речовині, яка знаходилася на поверхні Землі, нагромаджувалось усе більше і більше енергії сонячного світла. Це сприяло прискоренню біологічного кругообігу речовин і прискоренню еволюції в цілому.

2. Сучасні гіпотези походження життя.

Життя як особлива форма існування матерії характеризується двома властивостями - самовідтворенням і обміном речовин. На цих властивостях будуються всі сучасні гіпотези виникнення життя. Найбільш визнані гіпотези - коацерватна і генетична.

Коацерватна гіпотеза. У 1924р. А.І.Опарін уперше сформулював основні положення коацерватної гіпотези походження життя. Основу гіпотези складають твердження, що початкові етапи біогенезу були пов'язані з формуванням білкових структур.

Перші білкові структури (протобіонти) з'явилися у період, коли молекули білків відгороджувалися від навколишнього середовища мембраною. Ці структури могли виникнути з первинного "бульйону" завдяки коацервації - самовільному розділенню водного розчину полімерів на фази з різною їх концентрацією. Процес коацервації привів до утворення мікроскопічних краплин із високою концентрацією полімерів. Частина цих краплин поглинала із середовища низькомолекулярні сполуки: амінокислоти, глюкозу, примітивні каталізатори. Взаємодія молекулярного субстрату і каталізаторів уже означала виникнення найпростішого метаболізму всередині протобіонтів.

Краплини, здатні до метаболізму, уключали в себе з навколишнього середовища нові сполуки і збільшувалися в об'ємі. Коли коацервати досягали розміру, максимально допустимого в даних фізичних умовах, вони розпадалися на дрібні крапельки, які знову продовжували рости, а потім створювали нові покоління коацерватів.

Поступове ускладнення протобіонтів здійснювалося шляхом добору таких коацерватних крапель, які мали переваги в ефективнішому використанні речовин і енергії середовища. Добір як основна причина вдосконалення коацерватів до первинних живих істот - центральне положення в гіпотезі Опаріна.

Генетична гіпотеза. Згідно цієї гіпотези, спочатку виникли нуклеїнові кислоти як матрична основа синтезу білків. Уперше її висунув у 1929 р. Г.Мйоллер.

Експериментально доведено, що нескладні нуклеїнові кислоти здатні до реплікації і без ферментів. Синтез білків на рибосомах відбувається, з участю транспортної (т-РНК) і рибосомної РНК (р-РНК). Вони здатні будувати не просто випадкові сполучення амінокислот, а впорядковані полімери білків. Можливо, первинні рибосоми склалися тільки з РНК. Такі безбілкові рибосоми могли синтезувати впорядковані пептиди за участю молекул т-РНК, які зв'язувалися з р-РНК через спарювання основ.

На наступній стадії хімічної еволюції з'явилися матриці, які визначали послідовність молекул т-РНК, а тим самим і послідовність амінокислот, які зв'язують молекули т-РНК.

Здатність нуклеїнових кислот служити матрицею при утворенні комплементарних ланцюгів (наприклад, синтез і-РНК на ДНК) - найбільш переконливий аргумент на користь уявлень про велике значення в процесі біогенезу спадкового апарату і на користь генетичної гіпотези походження життя.

Гіпотеза біогенезу. Сучасні біогенні погляди мають назву "гіпотези панспермії". Уперше на початку ХХ століття її сформулював шведський фізик С.Арреніус, а розвинув геніальний український учений В.І.Вернадський. Її прихильниками були видатні російські вчені: зоолог Л.С.Берг, географ О.Ю.Шмідт, астроном Й.С.Шкловський, один із відкривачів коду ДНК сучасний англійський біохімік Ф.Крік та інші. Цікаво, що думку про можливість занесення життя із космосу висловлював ще древньогрецький філософ Анаксагор у V ст. до нашої ери.

Суть цієї гіпотези полягає у тому, що спори (цисти) прокариот можуть не втрачати здатності до відновлення життєдіяльності, витримувати перебування у вакуумі при температурах, близьких до абсолютного нуля (-27°C), жорстке радіаційне та ультрафіолетове опромінення - тобто умови космічного простору. Вони легко досягають верхніх шарів атмосфери і завдяки мізерній масі можуть звідти потрапляти у відкритий космос.

С.Арреніус підрахував, що тиск світла спричинює помітну механічну дію на частки діаметром близько 0,015 мм, переміщуючи їх. Саме такий діаметр мають спори більшості бактерій. Спора, розганяючись під дією тиску сонячних променів, за 20 діб може подолати відстань між орбітами Землі та Марса, а за 80 - досягати орбіти Юпітера. Спороподібні частки знайдено нещодавно в метеоритах. Отже, в космосі присутні спори прокариот, які безперервно потрапляють на планети. У сприятливих умовах із них виходять активні форми прокариот різних видів, які утворюють первинні біогеоценози. У подальшому еволюція таких первинних видів відбувається в різних напрямках відповідно до змін умов довкілля на певних небесних тілах. Наприклад, у сірководневій атмосфері фотосинтез можуть здійснювати зелені та пурпурові бактерії за рахунок фотолізу сірководню. Поклади сірки, датовані архейською ерою, підтверджують це припущення. Різні компоненти первинної атмосфери могли перетворюватися хемосинтетиками (аміак-нітрифікуючими, метан-метановими бактеріями тощо). З появою вільного кисню внаслідок фотолізу води ціанобактеріями інші види фотосинтезу та хемосинтезу у біосфері Землі відійшли на другий план, однак у специфічних умовах деяких екосистем (гарячі сірководневі джерела, ґрунт тощо) збереглися донині.

3. Хімічний період еволюції.

Виникнення життя пов'язане з послідовним і вірогідним протіканням певних хімічних реакцій на поверхні первинної планети. Фізичні й хімічні властивості води (тягучість і теплоємність) і вуглецю (складність утворення окисів, здатність до відновлення і утворення лінійних сполук) відіграли виключне значення в процесі утворення життя. Фізичні й хімічні властивості різних атомів і молекул давали їм можливість взаємодіяти між собою. Говорячи про виникнення життя шляхом складних хімічних перетворень атомів і молекул, важливо усвідомлювати, що ці процеси не мали одиничного, неповторного характеру і могли протікати (ймовірно, і протікали) в неоднакових умовах на різних ділянках поверхні Землі.

Основні етапи хімічної еволюції. З водню, азоту і вуглецю за умов наявності вільної енергії на Землі виникли спочатку прості молекули: аміак,

метан та інші сполуки. Далі ці нескладні молекули в первинному океані вступали у нові зв'язки між собою та іншими речовинами. З найбільшим успіхом, ймовірно, протікали процеси росту молекул за умови наявності групи - N -- C -- N. Ця група зберігає в собі значні хімічні можливості для росту, як за рахунок приєднання до атому вуглецю (C), атому кисню (O₂), так і шляхом реагування з азотними основами.

З певного етапу хімічної еволюції участь кисню в цьому процесі стала необхідною. В атмосфері Землі кисень міг нагромаджуватись у результаті розпаду води і водяного пару під дією ультрафіолетових променів Сонця. Для перетворення відновлювальної атмосфери первинної Землі в окиснювальну потрібно було не менше 1-1,2 млрд. р. Із нагромадженням в атмосфері кисню відновлювальні сполуки почали окиснюватись, а саме: NH₃ - до NO₂, CH₄ - до CO₂, H₂S - до SO₃. Іноді при окисненні CH₄ утворювалися метиловий спирт, формальдегід, мурашина кислота, HCOOH і т. д., які разом із дощовою водою потрапляли в первинний океан. Ці сполуки, вступаючи в реакції з аміаком і ціаністим воднем, дали початок амінокислотам і сполукам типу аденіну. Завдяки таким реакціям води первинного океану насичувалися різними речовинами, утворюючи "первинний бульйон".

Можливість синтезу амінокислот та інших низькомолекулярних органічних сполук із неорганічних елементів підтверджена експериментально. Пропускаючи електричні розряди через суміш газів і аміаку при наявності водяного пару, удалось отримати такі складні сполуки як: аланін, аспарагінову, L- аміномасляну, янтарну і молочну кислоти та інші низькомолекулярні органічні сполуки. Експерименти в цьому напрямку виявилися перспективними і для з'ясування походження інших речовин. Здійснений синтез аденіну, гуаніну, аденозину, аденозинмонофосфату, аденозиндифосфату і аденозинтрифосфату.

Шляхом реакції полімеризації з простих молекул могли утворитись і більш складні: білки, ліпіди, нуклеїнові кислоти та їх похідні.

Однією з особливостей початкових стадій хімічної еволюції є здатність до самовідновлення полінуклеотидів із каталітичною активністю поліпептидів. Для виникнення життя необхідна була участь як полінуклеотидів, так і поліпептидів. Властивості кожного з них вимагали доповнення властивостями інших. Так, здатність нуклеїнових кислот до конваріантної редуплікації не могла бути повністю реалізована без каталізаційної функції білків. До того ж синтез самих білків шляхом подовження пептидного ланцюжка не мав би великого успіху без передачі стабільності зберігання в ньому "інформації" в нуклеїнових кислотах. Найбільші шанси на зберігання мали в процесі добору ті, у яких здатність до обміну речовин об'єднувалась зі здатністю до самовідтворення.

У подальшому ускладненні обміну речовин суттєву роль повинні були здійснювати каталізатори, різні органічні і неорганічні речовини, та просторовочасові розділення початкових і кінцевих продуктів реакції. Усе це не могло виникнути до появи мембран. Утворення мембранної структури вважається "найважчим" етапом хімічної еволюції життя. Незважаючи на те що об'єднанням полінуклеотидів і поліпептидів певною мірою була досягнута можливість самозбирання системи, однак істинна істота (у вигляді клітини) не

могла сформуватися до виникнення мембранної структури і ферментів. Мембрани відділяють речовину від середовища і надають молекулам стійкості. Вони могли виникнути або в процесі формування коацерватів, які утворились у воді при зіткненні двох слабо взаємодіючих полімерів або при адсорбції полімерів на поверхні глини.

Для переходу від коацерватів до живих істот необхідна була не тільки наявність мембран, але і каталізаторів ферментів. До цього моменту здатність до самовідтворення не повинна бути зв'язана з точкою редуплікації нуклеїнових кислот, оскільки вона здійснювалася дуже повільно. Самоподвоєння їх могло б бути результатом постійного співвідношення швидкостей різних реакцій обміну речовин, які йдуть з участю коферментів - каталізаторів небілкової природи. Надалі, можливо, йшов передбіологічний добір коацерватів і здатність нагромадження спеціальних білковоподібних полімерів, відповідальних за прискорення хімічної реакції. Результати такого добору фіксувалися в будові нуклеїнових кислот шляхом розмноження систем, в яких подвоєння нуклеїнових кислот здійснювалося з участю ферментів. Усі ці зміни привели до виникнення циклічного обміну речовин, характерного для живих організмів. У системі коацерватів не виключається і відбір самих нуклеїнових кислот за найбільш вдалими поєднаннями змістової послідовності нуклеотидів (генів). Системи з вдало працюючою послідовністю нуклеотидів у нуклеїновій кислоті справедливо називаються живими.

У пізньому архейі (біля 3,5 млрд. р.) на дні великих водоймищ або мілководді теплих і багатих на поживні речовини морів виникли життєві форми у вигляді дрібних істот - протобіонтів, які харчувалися готовими органічними речовинами, що синтезувалися у ході хімічної еволюції, тобто були гетеротрофами. Але цей процес не міг бути довгим, оскільки запас таких речовин вичерпувався, а швидкість їх синтезу абіогенним шляхом, напевно, не відповідала геометричній прогресії розмноження протобіонтів. У таких умовах існування протобіонтів у середовищі повинен був піти природний добір на здатність синтезу органічних речовин з неорганічних, використовуючи доступну енергію сонячного світла, добір на автотрофне живлення. Перехід до автотрофного живлення мав велике значення для еволюції життя на Землі не тільки з погляду створення запасів органічних Речовин, але і для насичення атмосфери киснем.

4. Біологічний період еволюції.

4.1. Основні шляхи еволюції рослин.

В архейську еру близько 3,8 млрд. р. тому на мілководдях морів з'являються прокаріотичні екосистеми. Від 3,5 млрд. р. тому починають домінувати ціанобактерії, що збагачують атмосферу киснем.

У протерозої на поверхні суші з'являється ґрунт, як особливе біокосне тіло в результаті абіотичних і біотичних умов. Ґрунтоутворюючий процес у протерозої підготував умови для виходу рослин на сушу.

У палеозої (570 -285 млрд. р.) рослини виходять на сушу. На початку цієї ери рослини населяють в основному моря. Серед прикріплених до дна є зелені і бурі водорості, у товщі води золотисті, червоні, фіолетові та інші. Паралельно існували рослини автотрофи і гетеротрофи, вони взаємодіяли між

собою. Перші фототрофи були різні й за складом: серед них були групи з умістом хлорофілу "а" і "б", з високим умістом каротиноїдів і хлорофілу "с" і, нарешті, групи, в яких переважав фікобілін. Можливо, між цими групами організмів не було генетичної єдності. Різноманітність складу первинних фототрофів була викликана, безперечно, різноманітними умовами існування, що дозволяло повніше використовувати особливості середовища.

У кінці силуру з'являються наземні рослини псилофіти, вони покривають ділянки суші по берегах. У псилофітів формується провідна судинна система тканин із слабо диференційованими ксилемою і флоемою, кутикула і продиhi. Вони були краще прикріплені до субстрату, у деяких із них з'являється примітивне листя. Псилофіти були проміжними між наземними судинними рослинами і водоростями: зовні подібні до водоростей, тіло не диференційоване на вегетативні органи і мало велику поверхню випаровування. Подальша еволюція у наземних умовах привела до:

- 1) компактності тіла;
- 2) появи коренів;
- 3) розвитку епідермальної тканини з товстостінними, просоченими восковидною речовиною клітинами;
- 4) заміни трахеїд судинами;
- 5) зміни способів розмноження, поширення.

Перехід від трахеїд до судин - це пристосування до засушливих умов: з допомогою судин створюється можливість швидкого підняття води на більшу висоту. Перехід до судин почався в коренях, стеблах, потім у листках. Початкові етапи еволюції наземних рослин пов'язані з появою мохоподібних, папоротеподібних, голонасінних. У всіх цих груп жіночий статевий орган - архегоній, а чоловічий - антеридій.

З моменту виходу на сушу рослини розвиваються в двох напрямках: гаметофітному і спорофітному. Гаметофітний - у мохоподібних, а спорофітний - у всіх інших вищих рослин, безквіткових. Спорофітна форма виявилася більш пристосованою до наземних умов. У наземних умовах непристосованими для розмноження виявилися вільно плаваючі голі статеві клітини: тут для розмноження формуються спори, які разносяться вітром, або насіння.

Уже в девоні формуються ліси зі стародавніх голонасінних. Ліси стали більш поширеними в карбоні, коли клімат був зволожений, теплий протягом року. Висота рослин досягала 40 м. У карбоні отримали розвиток перші насінні - голонасінні.

Генеральна лінія еволюції папоротеподібних на суші йшла по шляху перетворення спорофіта (безстатеве покоління). У сухих умовах гаметофіт (статеве покоління) став уже перешкодою через необхідність капельнорідкої води для переносу гамет. Тому не випадковою була редукція гаметофіта і розвиток спорофіта.

Одним із найважливіших еволюційних перетворень була поява різноспорової папороті, попередників насінних рослин. У цих рослин закріплюється різноспоровість: у пазухах спорофітів розвиваються мега- і мікроспорангії. Таке явище характерне для силуру і девону. Мегаспорангії мали 4 мегаспори, а мікроспорангії - багато мікроспор. Редукція гаметофіта

сприяла подовженню диплоїдної фази розвитку організмів, подовженню і ускладненню процесів диференціації і онтогенезу.

У карбоні і пермі далі розвиваються голонасінні. Частина їх вимирає в пермському періоді. Важливий момент у житті голонасінних - перетворення мегаспорангія в насінний зачаток із захисним покривом - інтегументом. В усіх насінних рослин статеве розмноження відбувається без водного середовища. Утрата чоловічим гаметофітом самостійності привела до його редукції. Будова чоловічого гаметофіта зводиться до пилкової трубки з вегетативним ядром і двома сперміями. Запилення здійснюється вітром і комахами, після запліднення насінний зачаток перетворюється у насінину.

Перехід до насінневого розмноження пов'язаний із рядом еволюційних переваг: 1) диплоїдний зародок у насінні захищений від несприятливих умов, 2) насіння має пристосування до поширення.

У тріасі розвиваються пустелі, розквітають голонасінні.

У юрському періоді їх розвиток продовжується, але з'являються рослини - прообраз квіткових.

На початку крейдяного періоду з'являються перші покритонасінні рослини.

Походження покритонасінних часто пов'язують із голонасінними. Найбільш близько до стародавніх покритонасінних стоїть підклас Магнолії, тому що у магнолієвих спеціалізований апарат для приваблювання запилювачів. Можливо, існувала ще більш стародавня група квіткових рослин. Магнолієві дали початок різноманітним еволюційним гілкам і однодольним. Вважають, що квіткові рослини вперше з'явилися у горах тропічної зони, де і зараз існує багато примітивних квіткових рослин. Походження однодольних пов'язано з редукцією однієї з сім'ядолей, що, напевно, було обумовлено загальним спрощенням і скороченням їх онтогенезу при переході до аридних умов.

Подальший добір пішов шляхом приваблення запилювачів за допомогою нектару, забарвлення і пристосування квіток до запилення певними видами запилювачів. При цьому йшов добір як рослин, так і запилювачів. У запиленні комахами закладена одна з причин високої еволюційної пластичності квіткових рослин, яка привела до утворення їх різноманітності. У квіткових навіть дерева представлені багатьма різноманітними формами. Квіткові здатні краще використовувати середовище шляхом швидкого росту і нагромадження органічних речовин.

Кайнозойська ера - час розвитку покритонасінних, цьому сприяє теплий клімат.

У палеогені і неогені формуються Анди, Альпи, Гімалаї, відокремлюється Середземне, Чорне, Каспійське, Аральське моря. Формуються близькі до сучасних ботаніко-географічні області. Уся Європа покрита розкішними лісами теплого і помірного клімату, уключаючи такі як дуб, береза, сосна, каштан, бук, виноград, горіх. У тропічній флорі були: фікуси, лаврові, гвоздичні, евкаліптові дерева.

В антропогені збільшується кількість опадів, настає зледеніння, яке викликало зникнення теплолюбних рослин на півдні, з'являються холодостійкі

рослини (трави, кущі). На великих територіях закінчується почата в міоцені зміна лісів, формуються ксерофітні й ефемерні рослини з вираженням сезонності в циклі розвитку, складаються сучасні фітоценози.

4.2. Основні риси еволюції царства рослин.

1. При переході від гаплоїдності до диплоїдизації змінюється ефект проявлення негативних мутацій, підсилюються морфологічні потенції організмів.

2. Втрата зв'язку процесу статевого розмноження з наявністю капельнорідкої води, втрата руху чоловічих гамет, редукція гаметофіту і сильний розвиток спорофіту, перехід від зовнішнього до внутрішнього запліднення, виникнення подвійного запліднення.

3. Диференціація тіла з переходом до наземних умов. Ділення на корінь, стебло і листок, розвиток сітки провідної системи, удосконалення покривних, механічних та інших тканин.

4. Спеціалізація запилення і поширення насіння, плодів тваринами. Посилення захисту від несприятливих умов, забезпечення їжею, утворення покривів.

4.3. Шляхи еволюції тварин.

Початок царства тварин у викопних рештках не просліджується. Перші достовірні рештки тварин знаходять у морських відкладах протерозою, вік яких перевищує 800 млн. років. Перші багатоклітинні тварини представлені зразу декількома типами: губки, кишковопорожнинні, плечоногі, членистоногі.

У морях кембрійського періоду вже існували всі основні типи тварин (570 млн. р. тому). Фауну представляли багаточисленні ракоподібні (подібні до сучасних мечохвостів), губки, корали, голкошкірі, трилобіти, різноманітні молюски, плечоногі. Після цього періоду еволюція тварин характеризується лише спеціалізацією і вдосконаленням основних типів. Виключенням є тільки хребетні, залишки яких знайдені в ордовіку. Це були так звані щиткові - істоти, мало подібні до сучасних круглоротих (міноги, міксини), але покриті зі спинного боку добре розвиненими кістковими пластинками. Передбачають, що вони захищали перших дрібних (довжиною 10см) хребетних від великих хижих ракоподібних.

У теплих і мілких морях ордовіку жили багаточисленні корали, розвитку досягали головоногі молюски - істоти, подібні до сучасних кальмарів, довжиною в декілька метрів.

У силурійському періоді з'являються тварини, що дихають атмосферним повітрям. Перші жителі суші - павукоподібні, які за будовою нагадували сучасних скорпіонів. У водоймах розвивалися різні хижі хребетні і в першу чергу панцирні риби. Вважається, що вперше вони виникли у прісній воді. Поступово в девоні вони освоюють моря і океани.

У девоні виникають дводишні кистепері й променепері риби. У певної групи риб виникають додаткові органи дихання - легені. Променепері дають початок кістковим риbam, а кистепері - первинним земноводним (стегоцефалам). Стегоцефали з'явилися у верхньому девоні. Майже одночасно з'явилася прогресивна група тварин - комахи. Перехід у повітряне середовище вимагав укріплення основних органів і всього тіла. У хребетних роль каркасу

виконує внутрішній скелет, у вищих форм безхребетних (комах) - зовнішній скелет. Розвиток у середовищі, яке вимагало все більш складних реакцій у поведінці, вирішувався в цих двох гілках дерева життя двома принципово різними способами. У комах надзвичайно складна нервова система, з розкиданими по всьому тілу великими і відносно самостійними нервами, перевага вроджених рефлексів над набутими. У хребетних - розвиток великого головного мозку і перевага умовних рефлексів над безумовними.

У кам'яновугільному періоді з'являються перші плазуни. Хребетні активно освоюють сушу. Рептилії завдяки міцним покривам, яйцям, які покриті твердою шкаралупою і не бояться висихання, були мало пов'язані з водоймами. У цей період виникають і досягають значного розвитку такі стародавні групи комах, як таргани, бабки.

У пермському періоді починають зникати бабки і поширюються рептилії. Від примітивних рептилій і групи суцільночерепних у цей час розвивається гілка пеликозаврів, яка трохи пізніше привела до виникнення ссавців (від звірозубих рептилій).

У кінці палеозойської ери клімат стає посушливим. Швидко розвиваються рептилії. До наших днів з тріасових рептилій дожили гатерії, черепахи. Одні стали хижаками, інші - травоядними, а треті знову повертаються у воду і живляться кістковими рибами, головоногими моллюсками.

Найбільшого розвитку морські рептилії досягли в юрському періоді (іхтіозаври, плезіозаври). У той же час плазуни освоюють і повітряний простір - виникають птеродактилі, які, можливо, полювали на комах; у цей же період із однієї з гілок рептилій виникають птахи. Перші птахи мали ознаки рептилій і птахів.

У крейдяний період рептилії спеціалізуються, виникають великі рослиноїдні динозаври, літаючі ящери (розмах крил до 20 м). Здійснюється паралельна еволюція ентомофільних рослин і комах - запилювачів. У зв'язку зі скороченням площ, які займали передберегові рослини, вимирають рослиноїдні динозаври, а слідом і ті, що полювали на них, - хижі динозаври. Лише у тропіках залишилися крокодили. З похолоданням переваги отримують теплокровні тварини: птахи, ссавці.

Кайнозойська ера - розквіт комах, птахів, ссавців.

У кінці мезозойської ери вимирають динозаври і виникають плацентарні ссавці. У палеоцені і еоцені від комах походять перші хижаки, а також перші ссавці завойовують море (китоподібні, ластоногі). Від стародавніх хижаків походять копитні. Від комахоїдних відділяються примати. У кінці палеогену вже є усі родини ссавців. З'являються різні форми мавп, деякі переходять до прямоходіння. Одна з таких груп мавп - австралопітеки (жили біля 10-2 млн. р. назад) - дала гілку, яка повела до роду Людина.

У кайнозої особливо чітко проявляються тенденції в розвитку прогресивних гілок дерева життя тварин, що ведуть до виникнення зграйного, стадного способу життя.

У суспільних комах (терміти, мурахи) виникнення соціабельності пов'язано з прогресуючою втратою індивідуальності; у хребетних (ссавці), навпаки, виникнення угруповань приводить до найбільшого розкриття

унікальних індивідуальних ознак, характерних для особин.

В антропогеновому періоді кайнозою спостерігається похолодання і як результат - зледеніння суші. Максимальне зледеніння було в середині плейстоцену. Виник своєрідний ландшафт, який мав ознаки тундри і степу. Різко скоротилася лісова зона помірного поясу. Льодовикова фауна в ці періоди поширюється далеко на південь. У Криму, на Північному Кавказі зустрічаються мамонти, північні олені, вівцебики, песці, полярні куріпки. Ці види існували поряд з великими оленями, бізонами, антилопами. У періоди льодовиків зволожуються зони пустель і напівпустель тропічного і субтропічного поясів. У міжльодовикові періоди клімат стає близьким до сучасного. З похолоданням пов'язане коливання рівня Світового океану. У різні періоди цей рівень знижувався на 85-120 м у порівнянні з сучасним. Тоді оголилася велика частина материка. Це вело до утворення сухопутних "мостів" типу Берингійської суші. По таких "мостах" проходив широкий обмін видами. Так сформувалася сучасна, добре відома нам фауна материків.

4.4. Напрямки розвитку адаптацій в еволюції тварин.

1. Виникнення багатоклітинності й усе більша диференціація усіх систем органів.
2. Виникнення твердого скелету (у членистоногих – зовнішнього, внутрішнього - у хребетних).
3. Розвиток центральної нервової системи. У хребетних - розвиток головного мозку, основного на навчання й умовних рефлексів, зростання цінності окремих особин; у комах - розвиток нервової системи, пов'язаної зі спадковим закріпленням реакцій типу інстинктів.
4. Розвиток соціальності в ряді гілок дерева тварин.

Лекція 6-7. ОРГАНІЗАЦІЯ ЖИТТЯ ТА ЙОГО ОСНОВНІ РІВНІ. ВИНИКНЕННЯ ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ

План

1. Основні властивості живого.
2. Ріні організації життя на планеті.
 - 2.1. Молекулярно-генетичний рівень.
 - 2.2. Онтогенетичний рівень.
 - 2.3. Популяційно-видовий рівень.
 - 2.4. Біоценологічний (екосистемний) рівень.
3. Походження життя на землі.
4. Гіпотези походження еукаріотичних клітин.

1. Основні властивості живого.

З моменту виникнення життя органічна природа знаходиться в безперервному розвитку. Процес еволюції триває вже сотні мільйонів років і його результатом є те різноманіття форм живого, яке ще до кінця не описане й не класифіковане.

Форми живого - це і продукт, і об'єкт еволюції, тобто вони являють собою фактичну основу для вивчення процесу еволюції будь-якого масштабу.

Тому, перш ніж перейти до вивчення закономірностей протікання процесу еволюції, необхідно ознайомитися з її результатами - основними групами живих організмів.

Раніше вважали, що живе можна відрізнити від неживого за такими властивостями: обмін речовин, рухливість, подразливість, ріст, розмноження, пристосовуваність та ін. Але аналіз показує, що всі ці властивості окремо зустрічаються й у неживій природі, і тому не можуть розглядатися як специфічні властивості живого.

Як це не парадоксально, але досі немає загального визначення життя, живого.

В одній з останніх і поки що найвдалих спроб живе характеризується особливостями сформульованими Б.М. Медніковим (1982) у вигляді аксіом теоретичної біології.

1. Усі живі організми характеризуються єдністю фенотипу й програми для його побудови (генотипу), яка передається по спадковості з покоління в покоління (аксіома А. Вейсмана).

2. Генетична програма утворюється матричним шляхом. Як матриця, на якій будується ген наступного покоління, використовується ген попереднього покоління (аксіома Н.К. Кольцова).

3. У процесі передачі з покоління в покоління генетичні програми в результаті різних причин змінюються випадково й ненаправлено, і лише випадково такі зміни можуть виявитися вдалими в даному середовищі (1-ша

аксіома Ч. Дарвіна).

4. Випадкові зміни генетичних програм при становленні фенотипу багаторазово посилюються (аксіома Н.В. Тимофєєва-Ресовського).

5. Багаторазово посилені зміни генетичних програм піддаються добору умовами зовнішнього середовища (2-а аксіома Ч. Дарвіна).

З наведених аксіом можна вивести всі основні властивості живої природи. Коротко розглянемо тільки деякі з них, які прямо стосуються процесу еволюційного розвитку.

Дискретність і цілісність - це дві фундаментальні властивості організації життя на Землі. Живі об'єкти в процесі відносно відокремлені (особини, популяції, види). Кожна багатоклітинна особина складається з клітин, а кожна клітина й одноклітинна особина - з певних органел. Органели складаються з дискретних (поділених), як правило високомолекулярних, органічних речовин, які у свою чергу складаються з дискретних атомів, елементарних (теж дискретних) частинок. Водночас складна організація немислима без взаємодії її частин і структур, без цілісності. Цілісність у живій природі, на відміну від неживої, підтримується в процесі розвитку.

Але серед живих систем немає двох однакових особин, популяцій, видів. І ця унікальність прояву дискретності й цілісності живого ґрунтується на прекрасному явищі конваріантної редуплікації.

Конваріантна редуплікація - (самовідновлення зі змінами) здійснюється на основі матричного принципу (сума трьох перших аксіом), і це, мабуть єдина, специфічна для життя (у відомій нам формі його існування на планеті) властивість.

Завдяки здатності до самовідновлення за матричним принципом молекули ДНК змогли виконати роль носія спадковості вихідних систем (аксіома Вейсмана). Ця властивість нуклеїнових кислот - важлива передумова еволюції життя. Конваріантна редуплікація означає можливість передачі за спадковістю дискретних відхилень від вихідного стану, тобто мутацій.

Отже, найхарактерніші особливості живого, які відіграють особливе значення в ході еволюції, такі: дискретність і цілісність та конваріантна редуплікація.

2. Рівні організації життя на планеті.

Прояви життя на Землі надзвичайно різноманітні. Життя на нашій планеті представлене ядерними й доядерними, одно- й багатоклітинними істотами, багатоклітинні у свою чергу представлені грибами, рослинами й тваринами.

У цьому, здавалось би, нескінченному різноманітті живого можна виділити декілька різних рівнів організації живого:

- молекулярний;
- клітинний;
- тканинний;
- організмівий;

- популяційний;
- біоценотичний;
- біосферний.

При розгляді живого в цілому, як це робить еволюційна теорія, виділяють такі рівні організації життя:

- молекулярно-генетичний;
- онтогенетичний;
- біогеоценотичний
- популяційно-видовий.

Молекулярно - генетичний рівень

При вивченні цього рівня досягнута, мабуть, найбільша ясність у визначенні основних понять, а також у виявленні елементарних структур і явищ.

Відомо, що основні структури на цьому рівні (коди спадкової інформації, які передаються з покоління в покоління) являють собою ДНК, диференційовану за довжиною на елементи коду - триплети азотних основ, які утворюють гени.

Гени на молекулярному рівні - це елементарні одиниці. Основні елементарні явища, пов'язані з генами, - конваріантна редуплікація, локальні структурні зміни (мутації) та здатність передавати ту інформацію, яка в них закодована.

Онтогенетичний рівень

Основна структура на цьому рівні – особина, морфологічна одиниця, що походить від однієї зиготи, гамети, спори, бруньки. Основний процес на даному рівні – онтогенез, що являє собою реалізацію спадкової інформації (за певних умов навколишнього середовища) у цілісний організм, тобто апробацію її природним добром.

Особини в природі не зовсім ізольовані одні від інших, а об'єднані вищим рангом біологічної організації на популяційно-видовому рівні.

Популяційно-видовий рівень

Цей рівень - особлива дискретна надорганізменна форма організації живого, що характеризує об'єднання індивідумів, які населяють певний простір і подібні за своєю морфологічною організацією. Причому популяції становлять панміктичні (такі, що вільно схрещуються) єдності особин, а види - генетично стійкі системи, що складаються з сукупності популяцій.

Популяція - елементарна структура на популяційно-видовому рівні, а елементарне явище на цьому рівні - зміна генетичного складу популяцій, елементарний матеріал мутації.

Елементарні фактори, які діють на цьому рівні: мутаційний процес, популяційні хвилі, ізоляція, природний добір.

Кожен з цих факторів може чинити той чи інший тиск на популяції і в

залежності від цього викликати зміни в генотипному складі популяції. Саме на популяційно-видовому рівні реально здійснюється в ряді поколінь процес еволюції.

Біоценотичний (екосистемний) рівень

Популяції різних видів завжди утворюють у біосфері Землі складні угруповання - біоценози. Біоценоз - це сукупність рослин, тварин, грибів і прокаріот, які населяють ділянку суші або водойми і знаходяться в певних відносинах між собою.

Біоценоз + конкретна ділянка земної поверхні + атмосфера над ними = екосистема.

Екосистема - це безрозмірне поняття (крапля води, мурашник, ріка, острів, континент і т.д.), але є один клас екосистем, які мають принципове значення "цеглинка" організації всієї біосфери – це біогеоценози.

Біогеоценоз - така екосистема, усередині якої не проходять біоценотичні, мікрокліматичні, ґрунтові й гідрологічні межі. У більшості межі біогеоценозів збігаються з межами рослинних угруповань - фітоценозів. Біогеоценози – це середовище для еволюції популяцій, які до них входять.

При еволюційному підході просліджується тісний зв'язок і взаємозумовленість усіх рівнів організації життя. Основи уявлень про системну організацію життя були закладені ще Ч. Дарвіном. Саме він чітко визначив вид як систему, а природний добір як фактор, що впорядковує організацію життя.

Уявлення про біологічну систему дуже вплинули на розвиток теорії систем і кібернетику, а кібернетика, у свою чергу, сприяла поглибленню уявлень про системну організацію життя. І які б складні та різноманітні не були прояви життя на Землі, усі форми життя пов'язані між собою через кругообіг речовин та енергію.

3. Походження життя на Землі.

Проблема виникнення живого, тобто походження життя, стала основною для природознавства на всіх етапах його розвитку. Протягом багатьох віків панувало уявлення про виникнення життя в результаті акту творення надприродними силами. На противагу цьому в науці висловлено цілу низку гіпотез.

Одна з них, яка мала багато прихильників, - гіпотеза панспермії, згідно якої поява життя на Землі пояснюється занесенням його зародків з інших планет. Ця ідея найдетальніше була розроблена С. Арреніусом у 1895 р. Він уважав можливим потрапляння піонерів життя позаземного походження на нашу планету з метеоритами й космічним пилом.

Це припущення базується на даних про велику стійкість спор деяких бактерій до радіації, глибокого вакууму та інших впливів космічного простору. Але досі немає вірогідних даних про позаземне походження мікроорганізмів, які виявлені в метеоритах. Крім того, ця гіпотеза не дає відповіді на принципове питання про виникнення життя незалежно на Землі чи поза нею.

Друга група гіпотез стверджує, то живе виникло з неживого в процесі еволюції нашої планети на певному етапі її існування. Появі життя на Землі та еволюції живих організмів передувала тривала еволюція хімічних сполук.

У становленні життя, згідно з гіпотезами його абіогенного походження, можна виділити чотири етапи.

I-й став можливим завдяки утворенню найпростіших органічних речовин абіогенно. Доведенням того, що цей процес здійснюється у Всесвіті без участі живих організмів, є виявлення сполук вуглецю на ряді планет Сонячної системи, в атмосфері деяких зірок, у метеоритах. Доведено в лабораторних умовах.

II-й пов'язаний із подальшим утворенням складніших хімічних сполук. Ці процеси відбувалися в бідному на кисень середовищі. Атмосфера Землі складалася на той час переважно з водню, аміаку, парів води. Під впливом короткохвильового ультрафіолетового та іонізуючого випромінювання вода розкладалася, і H_2 через малу масу слабо утримувався в земній атмосфері й виносився в космічний простір. Кисень уступав у хімічні реакції й окислював аміак до молекулярного азоту, а вуглеводні - до спиртів, альдегідів та органічних кислот.

Цим процесам сприяли сонячне випромінювання, електричні розряди при грозах і тепло вулканічних вивержень.

Утворювані сполуки внаслідок легкості потрапляли у вологу атмосферу, що охороняло їх від руйнування. Пізніше з дощами ці сполуки потрапляли в моря, океани, де, реагуючи між собою, утворювали складніші.

За сучасними даними, на тих етапах еволюції нашої планети у водних басейнах було приблизно в 10 разів менше води, ніж тепер.

Звідси, за розрахунками американського дослідника Г. Юрі, якщо тільки половина існуючого зараз на Землі вуглецю знаходилась у вигляді розчинених органічних речовин, то тоді первинний океан являв собою 10%-й розчин цих речовин.

Важливе значення мала, мабуть, адсорбція речовин на поверхні глин та інших неорганічних осадів як факторів, що підвищували концентрацію реагуючих речовин. Велике значення у виникненні життя цим процесам надавав англійський дослідник Джон Бернал (1967 р.).

У результаті абіогенного синтезу поступово з'явилися сполуки зі структурою, яка близька до такої, що входить до складу живих організмів. Правомірність подібних уявлень ґрунтується на численних сучасних експериментах.

III-й, на думку О.І. Опаріна, характеризувався виділенням у первинному "поживному бульйоні" особливих коацерватних крапель. У них концентрувалися білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди й жири, які виникали незалежно. Важливою рисою коацерватних крапель є упорядкованість колоїдних часток, що особливо виявляється при різниці їхніх електричних

зарядів, а також здатність коацерватів вибірково адсорбувати речовини з навколишнього середовища й за рахунок цього "рости".

IV-й характеризується появою всередині коацерватних крапель кореляцій між нуклеїновими кислотами й білком, здатності до перенесення інформації від ДНК на білок, здатності до самовідновлення всієї системи ДНК - білок.

Паралельно з удосконаленням метаболізму відбувалося упорядкування структури: утворилися мембрани - структури, з якими пов'язані майже всі органоїди клітини. Виникнення їх зумовило появу лінійних нитчастих структур, здатних до самовідтворення, реплікації, мінливості.

Цей етап необхідно вважати часом появи примітивних організмів - протобіонтів.

Перші мешканці нашої планети були пегеротрофами й живилися за рахунок органічних речовин, розчинених у первинному океані. Поступово органічні речовини первинного океану, які нагромадилися в ньому абіогенним шляхом, стали вичерпуватися. І поява аутоτροφних організмів (зелених рослин) забезпечила подальший безперервний синтез органічних речовин, а отже - існування й розвиток життя.

Усе наведене тут - не більше як гіпотези можливих шляхів виникнення життя, і можна чекати нових цікавих відкриттів. У проблемі виникнення біологічного обміну на Землі ще багато нез'ясовано.

Чи занесене життя на Землю, чи воно виникло тут, чи пройшов біологічний обмін через коацерватний стан, чи спочатку виник генетичний код, чому деякі рідкісні елементи в земній корі (молібден, магній) стали відігравати більшу роль у біологічному обміні, ніж звичайні елементи (кремній, кальцій)?

Подібних запитань багато, і вони чекають свого пояснення. Але науково достовірною залишається можливість виникнення життя з неорганічних речовин через дію фізичних факторів середовища та передбіологічний добір.

4. Гіпотези походження еукаріотичних клітин

У науці зараз існує дві основні гіпотези походження еукаріотичних клітин:

- 1) симбіотична;
- 2) інвагінаційна.

За симбіотичною гіпотезою, органоїди клітини, зокрема мітохондрії, є нащадками прокаріот, подібних до бактерій.

У природі існують приклади такого симбіозу: амеба *Pelomyxa palustris* не має мітохондрій, але містить у собі бактерії, які здійснюють процес аеробного розщеплення органічних речовин. Таке ж явище спостерігається в деяких грибів та джгутикових.

Аналогічно могли утворюватися пластиди зелених рослин з клітин синьо-зелених водоростей, які здатні до фотосинтезу.

На користь гіпотези клітинного симбіозу свідчить і те, що мітохондрії мають риси деякої автономії (власну генетичну систему): здатні до авторепродукції незалежно від розмноження.

Аргументи, які свідчать проти симбіотичної гіпотези: більшість білків мітохондрій кодується в ядрі клітини; гени мітохондрій і пластид містять інтрони, як і гени хромосом клітинного ядра.

Згідно з гіпотезою інвагінації, еукаріотична клітина походить з однієї клітини. У цієї предкової клітини заявили вгинання клітинної мембрани і дали пізніше початок первинним органоїдам, що пов'язані з клітинною мембраною і мають свій генетичний матеріал.

За сучасними уявленнями, еукаріотичні клітини з'явилися менше 1 млрд. р. тому. Оскільки сліди діяльності бактерій виявлені вже в архейську еру (3,5 млрд. р. тому), то розвиток від прокаріот до еукаріот тривав близько 2 млрд. років. Це в 2 рази більше, ніж період часу, який був необхідний для еволюції від першої еукаріотичної клітини до людини.

Донедавна всі еукаріоти поділяли на 2 царства: рослини і тварини.

На сьогодні все більше біологів схиляються до думки про поділ еукаріотичного надцарства на 3 царства: тварини, гриби, рослини.

Виділенням царствам можна дати таку характеристику.

Тварини - первинно гетеротрофні організми. Клітини позбавлені щільної зовнішньої оболонки. Звичайно активно рухаються, але можуть бути і прикріпленими. Запасні вуглеводи відкладаються у вигляді глікогену.

Гриби – первинно теж гетеротрофні організми. Клітини мають добре виражену оболонку, до складу якої входить хітин, рідше глюкоза. Звичайно прикріплені організми. Запасні вуглеводи – у вигляді глікогену.

Рослини – автотрофні організми, іноді вторинні гетеротрофи. Клітини мають щільну стінку, яка складається з целюлози. Запасні речовини – у вигляді крохмалю.

Існування біосфери, кругообіг речовин у природі пов'язані з діяльністю як авто– так і гетеротрофів. Найпримітивніші еукаріоти одноклітинні. Але в процесі еволюції розвинулися багатоклітинні рослини, гриби й тварини.

Серед автотрофних організмів еволюція найвищого рівня досягла в типі покритонасінних (квіткових) рослин.

Вершину гетеротрофних організмів становлять представники типу хордових ссавців.

Лекція 8.

1. Поняття про мікроеволюцію.

1. Популяція - елементарна одиниця еволюції.
- 1.2. Популяція та її роль в еволюційному процесі.
- 1.2. Основні еколого-генетичні характеристики популяції.

1. Поняття про мікроеволюцію.

Мікроеволюція - це еволюційні зміни, які відбуваються всередині виду і можуть призвести до його диференціації й утворення нового виду. Мікроеволюція як процес відбувається на основі взаємодії двох антагоністичних процесів:

- з одного боку, мутації, рекомбінації весь час збагачують генотипове різноманіття популяції,
- з іншого - добір скорочує це різноманіття, знищуючи менш пристосовані особини.

Мікроеволюційні перетворення в популяціях доступні експериментальному вивченню, і більшість одержаних сучасною наукою даних ґрунтується на дослідженні якраз мікро-еволюційних процесів. Завдяки можливості використання експерименту став доступним строгий аналіз впливу будь-якого заданого фактора на виникнення адаптацій.

Вчення про мікроеволюцію є центральною ланкою сучасного еволюційного вчення. Воно інтенсивно розробляється на найрізноманітніших об'єктах від мікроорганізмів до популяції сучасної людини.

2. Популяція – елементарна частина еволюції

2.1. Популяція та її роль в еволюційному процесі

У кожній галузі біологічного дослідження виділяють певні неподільні для цієї галузі елементарні одиниці дослідження. У генетиці такою одиницею є „ген“, у систематиці - „вид“, при вивченні екосистем – „біогеоценоз“ і т.д. В еволюційному дослідженні такою далі неподільною одиницею є популяція.

Популяція (від лат. *populus* народ, населення) - це сукупність особин одного виду, які здатні до панміксії, населяють певну територію і деякою мірою (іноді дуже незначною) ізольовані від сусідніх популяцій.

Спостереженнями за живою природою встановлено, що особини будь-якого виду розподілені нерівномірно в межах видового ареалу. Ділянки, густо населені представниками конкретного виду, чергуються з ділянками, де густина населення цього виду різко падає.

Популяція - це мінімальна група особин одного виду, здатна до самовідновлення, яка на протязі еволюційно тривалого часу населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власну екологічну нішу. Популяція - найдрібніша елементарна група особин, якій властива еволюція. Ні сім'я, ні інша дрібна група особин, ні тим більше особина не мають власної еволюційної долі: оскільки в масштабі еволюції їх існування ефемерне, вони гинуть, не встигнувши еволюційно змінитися.

Мінімальна чисельність популяції, здатної до самовідновлення на протязі

тривалого числа поколінь, - це така чисельність, яка забезпечує виживання популяції при різких змінах її чисельності, що сягають тисячократних величин. Звичайно, популяція в хребетних у період мінімальної чисельності може становити, напевне, усього декілька дорослих генеративних особин. Але в середньому мінімальна чисельність популяції наближається до тисяч особин. Говорячи про чисельність популяції, мають на увазі ефективну величину чисельності, тобто число особин, здатних до розмноження, а воно завжди менше від загальної чисельності популяції.

На закінчення треба відмітити, що дане визначення популяції може охопити всі групи живих організмів, крім вірусів. Для цих форм поки не вдається сформулювати навіть робочого визначення поняття „популяція“. Після формулювання такого визначення стане зрозуміло, чи є необхідність урахування цієї форми життя у визначенні поняття „популяція“.

2.2. Основні еколого-генетичні характеристики популяції

Основні екологічні характеристики популяції:

- величина популяції (за площею і кількістю),
- вікова і статева структура,
- популяційна динаміка.

Популяційний ареал. Ареал - це одна з важливих характерних ознак популяції. Площа, яку займає популяція, може бути неоднаковою як для різних видів, так і в межах одного виду. Наприклад, у великому змішаному лісі, який займає біль-менш однорідну ділянку місцевості, у певному місці може рости невелика група особин якогось виду (наприклад, копитняку європейського), яка віддалена від інших таких же груп особин цього виду відстанню, недосяжною для пилку. Така група особин утворює окрему популяцію з порівняно невеликим ареалом.

Величина ареалу популяції значною мірою залежить від ступеня рухливості особин - радіусів індивідуальної або, точніше, репродуктивної активності (Тимофєєв-Рєсовський, 1973). Якщо такий радіус невеликий, то й величина популяційного ареалу теж невелика. У рослин радіус репродуктивної активності дорівнює відстані, на яку може розповсюдитися пилок, насіння або вегетативні частини, що можуть дати початок новій рослині.

Для тварин розрізняють трофічний ареал, який не збігається з репродуктивним (з еволюційної точки зору нас насамперед цікавить репродуктивний ареал). Не дивлячись на величезний трофічний ареал білого лелеки, який улітку проживає в Європі, узимку в Африці, кожна пара птахів повертається в район свого гніздування, а популяції лелек, хоч і змішуються на місцях зимівлі, та в період розмноження займають порівняно невелику територію.

Чисельність популяції. У зв'язку з розмірами ареалу популяцій може змінюватися й чисельність особин у популяціях. Крім того, чисельність популяції залежить від виду. У комах і дрібних рослин відкритих просторів чисельність особин в окремих популяціях може досягати сотень тисяч і мільйонів особин. З іншого боку, популяції тварин і рослин можуть бути

порівняно невеликими за чисельністю.

З питанням про чисельність популяції пов'язана проблема мінімальної чисельності. Мінімальна чисельність - це така чисельність, нижче від якої популяція обов'язково зникає у зв'язку з різними еколого-генетичними причинами. У кожному конкретному випадку мінімальна чисельність популяції специфічна для різних видів, але навряд чи можливе еволюційно тривале існування популяції з чисельністю менше декількох сотень особин. Наприклад, за різними підрахунками, чисельність популяції амурського тигра становить близько 200 особин. Незважаючи на суворі заходи охорони, можлива ситуація, при якій випадкове зменшення чисельності (пожежа, повінь, відстріл і т.д.) скоротить дану популяцію настільки, що ті особини, що залишаться, не знаходячи партнерів для розмноження, вимруть на протязі декількох поколінь. В аналогічному стані можуть опинитися й інші види живих організмів.

Динаміка популяцій. Розміри популяції (просторові й чисельні) увесь час коливаються. Причини цих коливань дуже різноманітні і в цілому зводяться до впливу біотичних й абіотичних факторів.

Уперше на велике еволюційне значення коливань чисельності особин у популяціях звернув увагу С.С.Четвериков (1905) і назвав їх хвилями життя. Вони відіграють роль одного з факторів еволюції, які різко і не спрямовано змінюють генетичний склад популяції.

Вікова структура популяцій. Популяція складається з різних за віком і статтю особин. Для кожного виду характерні свої співвідношення вікових груп. На ці співвідношення впливають:

- загальна тривалість життя,
- вік настання статевої зрілості,
- інтенсивність розмноження, тобто особливості, які в процесі еволюції виробились як пристосування до певних умов існування.

Розглянемо декілька прикладів. Надзвичайно проста вікова структура таких ссавців-ефемерів, як землерийки (*Sorex*). Навесні на світ з'являються один-два приплоди, дорослі незабаром гинуть, і до осені вся популяція складається з молодих статево незрілих тварин. До весни всі тварини досягають статевої зрілості й цикл повторюється.

Значно складніша вікова структура популяцій стадних ссавців. У стаді, як приклад візьмемо стадо білух (*Delphinapterus leucas*), є перша вікова група, яка складається з малят поточного року народження. Друга вікова група - малята минулого року народження, третя - статево зрілі тварини 2-3-річні, які ще не розмножуються і, нарешті, четверта група - дорослі генеративні особини, віком 4-20 років. Як і в усіх ссавців, у білух можливе схрещування між дорослими тваринами декількох поколінь.

Ще складніша вікова структура рослинних популяцій, особливо деревних.

Статева структура популяцій. Відомо, що генетичний механізм визначення статі забезпечує розщеплення нащадків за статтю у співвідношенні 1:1 (первинне співвідношення статей). У зв'язку з різною життєздатністю чоловічого й жіночого організму це первинне співвідношення помітно

відрізняється від вторинного (характерне при родах у ссавців), і тим більше відрізняється від особин. У людини, наприклад, вторинне співвідношення статей 100 дівчаток на 106 хлопчиків, у 16 років це співвідношення вирівнюється, у 50 років становить 85 чоловіків на 100 жінок, і у 80 років - 50 чоловіків на 100 жінок.

І у тварин, і в рослин вторинне і третинне співвідношення може дуже коливатися в залежності від виду. У деяких комах зустрічаються популяції тільки самок (партеногенетичні види). Інший варіант визначення статі пов'язаний з лабільною системою визначення статі, яка виникла в процесі історичного розвитку життя. Так, личинка черв'яка розвивається в самку тільки тоді, коли після певного періоду часу в морі вона не зможе прикріпитися до дорослої самки. Якщо ж личинка прикріпилася до дорослої самки, то з неї завжди розвивається самець, який фактично паразитує на самці: він у десятки разів менший за самку і виконує єдину функцію - запліднює яйця.

Знання екологічної структури популяції - це обов'язкова умова детального вивчення популяції як одиниці еволюції живої природи.

Генетична гетерогенність популяції. Виходячи з формули Харді-Вайнберга, С.С.Четвериков (1926) розглянув реальну ситуацію, яка складається в природі. Мутації, як правило, виникають і зберігаються в рецесивному стані і не порушують загального вигляду популяцій, тобто популяція насичена мутаціями, „як губка водою”.

Генетична гетерогенність природних популяцій - головна їх особливість. Вона підтримується мутаціями та процесом рекомбінації (тільки у форм з безстатевим розмноженням уся спадкова мінливість залежить від мутацій). Комбінаторика спадкових ознак, яка відбувається при статевому розмноженні, дає необмежені можливості для створення генетичного різноманіття в популяціях. Розрахунки показали, що в потомстві від схрещування двох особин, які розрізняються лише за 10 локусами, кожен з яких представлений чотирма алелями, стане близько 10 млрд. особин з різними генотипами. Ці потенційні можливості ніколи не реалізуються, насамперед, через обмеженість чисельності будь-якої популяції.

Генетична гетерогенність, яка підтримується мутаційним процесом і схрещуванням, дозволяє популяції (і виду в цілому) використовувати для пристосування не тільки спадкові зміни, які заново виникають, але й ті, які виникли дуже давно й існують у популяції в прихованому вигляді. У цьому розумінні гетерогенність популяції забезпечує існування „мобілізаційного резерву” спадкової мінливості (Гершенсон, 1991).

Генетична єдність популяції. Дослідженнями популяційної генетики встановлено, що незважаючи на гетерогенність особин, які входять до складу популяції (а може якраз завдяки цій гетерогенності), будь-яка популяція являє собою складну генетичну систему, що знаходиться в динамічній рівновазі. Популяція - мінімальна за чисельністю генетична система, яка може продовжити своє існування на протязі необмеженого числа поколінь. Тільки в справжній природній популяції при достатній кількості генетично

різноманітних партнерів зі спарювання, можливе підтримування на необхідному рівні генетичної гетерогенності всієї системи в цілому. Цієї властивості не мають ні особина, ні окрема сім'я, ні група сімей.

Отже, основні генетичні характеристики популяції: постійна спадкова гетерогенність, внутрішня генетична єдність і динамічна рівновага окремих генотипів (алелей). Ці особливості визначають організацію популяції як елементарної одиниці еволюції.

Популяція - елементарна еволюційна одиниця

Популяція - це найменша самостійна еволюційна структура. В еволюційному процесі неподільною одиницею є не вид, підвид або група популяцій, а саме популяція, яка завжди виступає як екологічне, морфологічне і, нарешті, що найважливіше, як генетичне ціле. Будь-які зміни окремих особин ні до яких еволюційних процесів самі по собі не приводять: індивідуально і дискретно зміни, які виникають, повинні стати груповими, піддатися впливу тих чи інших еволюційних факторів.

Це можливо лише в межах популяції як організованої групи особин, що існує тривалий час, тієї групи, яка неподільна без втрати її цілісності, має власну еволюційну долю. Ні особина, ні інші внутрішньо популяційні групи (сім'я, група сімей) не можуть бути елементарними еволюційними одиницями. Змінюються не особини, а групи особин, тобто популяції.

Цей висновок про важливість популяції в системі багатьох інших форм та одиниць організації життя, які можна знайти в природі, не зменшує еволюційного значення ні особини, ні виду. Особина в популяції - об'єкт дії основного еволюційного фактора - добору. Виділення елементарної еволюційної одиниць дозволяє описати елементарне еволюційне явище - стійкі зміни генотипного складу популяції і, як будемо розглядати далі, розмежувати і охарактеризувати дію елементарних еволюційних факторів.

Лекція 9-10. ГЕНЕТИЧНІ ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ.

План

1. Форми мінливості.
2. Спадкова мінливість як матеріал еволюційного процесу.
3. Генетичні процеси в популяціях.
4. Гомологічна мінливість.

Для розуміння самого процесу еволюційних змін живої природи необхідно зрозуміти, які саме явища в органічному світі приводять до заміни одних видів іншими, тобто до вимирання окремих груп і видоутворення.

Відомо, що живі організми, розвиваючись у тісному взаємозв'язку між собою та з оточуючим їх довкіллям, безперервно змінюються. Різні фактори середовища прямо чи опосередковано впливають на організм, викликаючи в них зміну внутрішніх та зовнішніх ознак. Ще Ч.Дарвін писав, що навіть у потомстві однієї пари батьків немає двох абсолютно ідентичних нащадків.

Еволюційні зміни ознак і властивостей організмів обумовлюються, в основному, зміною генотипу. В основі мінливості як загального явища живої природи лежить конваріантна редуплікація. Якраз у процесі матричного копіювання ДНК і РНК відбуваються помилки розміщення нуклеотидів, пов'язані із заміною одного нуклеотида іншим. Ці процеси лежать в основі мінливості на молекулярному рівні.

Успіхи генетики дозволили класифікувати і вивчити основні форми мінливості, а також з'ясувати значення мінливості різних типів для протікання еволюційного процесу. Вивчення ролі найрізноманітніших проявів мінливості в еволюції дозволило сформулювати уявлення про генетичні основи еволюційного процесу.

1. Форми мінливості.

У часи Ч. Дарвіна всю мінливість поділяли на

- спадкову
- неспадкову.

У наш час такий поділ правильний лише в загальних рисах. Дослідження в галузі генетики показали, що неспадкових ознак немає і бути не може: усі ознаки і властивості, тією чи іншою мірою, обумовлені спадково. У процесі розмноження від покоління до покоління передаються не ознаки, а код спадкової інформації, який визначає лише можливість розвитку майбутніх ознак у якомусь певному діапазоні. Успадковується не ознака, а норма реакції особини, що розвивається, на дію зовнішнього середовища.

Відомо, що водяний жовтець (*Ranunculus delphinifolius*) і стрілолисті (*Sagittaria sagittifolia*) формують різні листки під водою і в повітрі. У свій час Ж. Б. Ламарк використовував цей приклад як доказ первинно адекватної зміни організмів під впливом умов зовнішнього середовища. Проте пізніше виявилось, що фактором, який визначає розвиток „підводних” листків, є не водне середовище, а притінення: „пусковим механізмом”, що визначає реалізацію того чи іншого варіанта в межах спадково обумовленої норми

реакції, була закріплена інтенсивність світла (занурені у воду листки завжди менше освітлені). Тому якщо водяний жовтець буде розвиватися на суші в напівтемному приміщенні, то листки в нього будуть такими ж, як під водою. Багато рослин мають "світлові" і "тіньові" листки.

У рачка (*Artemia salina*) зі зміною концентрації солі у воді змінюється число члеників черевця.

У всіх подібних випадках можливі межі змін не випадкові, а визначаються генотипом, його індивідуальною спадковою програмою розвитку - нормою реакції.

Мінливість якої-небудь ознаки або властивості в межах норми реакції називається фенотипною. Фенотип - це сукупність усіх внутрішніх і зовнішніх структур і функцій даної особини, яка розвивається як один з можливих варіантів реалізації норми реакції в певних умовах.

У загальній фенотипній мінливості популяції можна виділити генотипну, або спадкову мінливість, і паратипну, яка зумовлюється зовнішніми умовами. Частка загальної мінливості, яка визначається генотипними відмінностями між особинами за даною ознакою, характеризує спадковість цієї ознаки. Відомо, що жирність молока, вміст білка в молоці й загальна молочна продуктивність особин у стаді великої рогатої худоби за фенотипами коливається в значних межах. Генетичні дослідження показали, що перші дві ознаки передаються по спадковості на 60-70%, тоді як загальна продуктивність успадковується тільки на 33%. Тому ефективність добору виявилася різною для згаданих ознак: шляхом добору порівняно швидко вдається добитися підвищення жирності та вмісту білка в молоці, продуктивності корів (величина надою залежить в основному від умов утримання тварин). Аналогічні результати спостерігаються при аналізі ознак продуктивності курей: несучості і маси яйця. У більшості порід (популяцій) курей генотипна частка (спадковість) несучості невелика (12-30%), а спадковість маси яйця значно вища (60-74%). Тому добір на підвищення несучості як правило неефективний, тоді як на збільшення маси яйця одразу дає позитивні результати. Разом з тим японські селекціонери виявили популяцію курей, для якої показник генотипної частки несучості виявився значно вищим. У результаті вмілого добору з цієї популяції зараз виведена порода курей, яка за рік дає більше 500 яєць.

У наведених прикладах висока частка генотипної мінливості популяції визначила успіх селекції. У природних умовах частка генотипної і паратипної складових у загальному спектрі фенотипної мінливості для більшості видів зазвичай невідома. Але за аналогією з генетично вивченими видами (або генетично проаналізованими окремими ознаками та властивостями близьких видів) можна з певною точністю передбачати характер успадкування основних груп ознак.

Неспадкові (паратипові, модифікаційні) фенотипові зміни є реакцією конкретного генотипу на різні умови довкілля. У різних умовах середовища один і той самий генотип може бути виражений різними фенотипами. Наочно цей факт можна спостерігати на прикладі гетерофілії у жовтцю болотного:

половина листка, що розвивається у воді, має іншу форму, ніж та, що над водою. Зрозуміло, що обидві половинки листка спадково однорідні і що відмінності - це варіанти всередині однієї і тієї ж самої норми реакції.

Внутрішньопопуляційна мінливість складається з різноманітних проявів норми реакції за будь-якою ознакою, зміни спадкового матеріалу мутації є елементарним еволюційним матеріалом.

2. Спадкова мінливість як матеріал еволюційного процесу.

Зміни спадкової основи організму - генотипу, а отже і генофонду популяції є фундаментальною властивістю життя і передумовою еволюційних змін. Спадкова мінливість є елементарним еволюційним матеріалом. Відомі дві форми спадкової мінливості:

1. мутаційна
2. рекомбінаційна.

Мутаційна мінливість. З погляду еволюційного вчення найважливішими характеристиками мутацій визнані: частота їх виникнення, їх кількісний склад у природних популяціях і вплив мутацій на ознаки особин.

Під терміном мутація розуміють спадкові зміни, що полягають у хімічній зміні хромосом.

Мутаційний процес властивий усім організмам і відбувається в часі безперервно. У залежності від того, які структури генотипу змінюються, мутації поділяють на

- генні,
- хромосомні,
- геномні,
- позаядерні.

Генні мутації - це зміни молекулярної структури генів, які виникають внаслідок заміни, уставок або випадання нуклеотидів, їх частота вимірюється в межах 10^{-5} (зміна одного гена на протязі покоління), і ця величина в середньому однакова для всіх організмів від кишкової палички до людини. Частота генних мутацій - це функція генотипу як системи, що виникла історично під дією добору і контролюється особливими генами мутабільності.

Більшість генних мутацій пов'язана з рецесивними генами і не проявляється у фенотипі. У рецесивності мутацій закладений важливий біологічний зміст. Як правило, мутації порушують тонко збалансовану доборою систему генотипу, але завдяки здатності зберігатися в гетерозиготах рецесивні мутації створюють і постійно збагачують резерв внутрішньовидової спадкової мінливості. При зміні умов існування з цього резерву часто черпається необхідний генетичний матеріал для природного добору.

Генні мутації мають першочергове значення для еволюції.

- По-перше, вони універсальні, тобто характерні для всіх живих організмів.
- По-друге, частота генних мутацій більша, ніж частота інших типів мутацій.
- По-третє, і це головне, генні мутації викликають

переважно невеликі зміни фенотипу, і їх нагромадження в процесі добору є основним шляхом мікроеволюції.

Хромосомні мутації - це структурні зміни хромосом, які виникають внаслідок переміщення або випадання окремих частин хромосом. У залежності від типу поєднання розірваних частин хромосом серед хромосомних мутацій розрізняють:

1. інверсії,
2. транслокації,
3. нестачі,
4. дуплікації.

Недостача полягає у втраті хромосоною якої-небудь її ділянки, що несе певну спадкову інформацію.

Дуплікації є прямо протилежним процесом, який полягає в тому, що одночасно із втратою ділянки однією хромосоною в другій, гомологічній хромосомі, може з'явитися нова ділянка, яка буде ідентичною до наявної. У результаті ділянка подвоюється.

Інверсія - це зміна своєї орієнтації ділянкою хромосом. Передбачається, що інверсія настає після двох розривів однієї хромосоми, коли внутрішня ділянка хромосоми повертається на 180° , а розриви з'єднуються.

Міжхромосомні перебудови відбуваються за типом транслокації. При транслокації ділянки двох хромосом обмінюються місцями. Такий обмін може статися в результаті перехрещування двох гомологічних або негомологічних хромосом, при якому виникають розриви, після чого розірвані кінці хромосом з'єднуються по-новому. Рецесивні хромосомні мутації зберігаються у гетерозиготах і поповнюють резерв внутрішньовидової спадкової мінливості.

Хромосомні мутації (як і генні) можуть бути

- спонтанними,
- викликаними зовнішніми агентами.

Багато хромосомних мутацій летальні. Рецесивні хромосомні мутації зберігаються в гетерозиготах і поповнюють резерв внутрішньовидової спадкової мінливості.

Геномні мутації полягають у зміні кількості хромосом. При цьому може відбутися або зміна кількості наборів хромосом, наприклад, поліплоїдія, або гаплоїдні зменшення чи збільшення числа окремих хромосом у звичайному геномі (гетероплоїдія).

Поліплоїдія має особливо важливе значення в еволюції рослин, багато видів яких представлені поліплоїдними формами. Рідше поліплоїдія зустрічається у тваринному світі, що пов'язано з частим порушенням балансу хромосом у мейозі та меншим розповсюдженням міжвидової гібридизації в природних умовах у тварин. Для згаданих організмів геномні мутації мають велике еволюційне значення: вони є одним із важливих факторів видоутворення і прогресивної еволюції.

Крім ядерних структур, у передачі властивостей наступним поколінням можуть брати участь такі утворення, як пластиди та деякі інші позаядерні цитоплазматичні структури клітини, здатні до редуплікації (поза ядерна, або

цитоплазматична спадковість). Значення для еволюції позаядерних мутацій, мутацій ДНК органел вищих форм вивчені слабо. Але цілком зрозуміло, що в порівнянні з ядерними мутаціями в еволюційному процесі їх роль незначна.

Рекомбінативна мінливість.

Значення спадкової мінливості для еволюційного процесу суттєво посилюється рекомбінативною мінливістю - перерозподілом генів у гомологічних і негомологічних хромосомах. Відомі такі механізми рекомбінації: кросинговер, перекомбінація хромосом (материнських і батьківських) при схрещуванні, транслокації. Обмін ділянками гомологічних хромосом при кросинговері в мейозі змінює розміщення генів і генних комплексів у хромосомі. Після цього гамети несуть хромосоми вже з перебудованою структурою.

Перерозподіл хромосом при схрещуванні завжди веде до деяких, іноді суттєвих, відмінностей потомства від батьків. При міжвидовій гібридизації може відбуватися множення основного набору хромосом у геномі (алополіплоїдія), що забезпечує появу нової видової форми. Так, у результаті гібридизації двох видів тонконога *Poa infirma* ($2n=14$) і *Poa supina* ($2n=14$) утворився новий вид - *P. аппиа* ($2n=28$). Алополіплоїдія як вихідний процес видоутворення широко розповсюджений у вищих рослин. Слід ще відмітити, що при схрещуванні створюються умови для прояву різних форм взаємовпливу генів (комплементарні полімерія, епістаз, модифікаційна дія), що пов'язано зі зміною ефекту розміщення генів у хромосомі. Взаємодія генів приводить або до виникнення нової ознаки, або до посилення фенотипічного прояву ознаки, наприклад, у результаті полімерії.

Рекомбінативна мінливість значно збільшує різноманіття фенотипічних варіантів у популяціях диплоїдних організмів.

Таким чином, мутаційна і рекомбінативна мінливість - це основні джерела матеріалу для еволюції, тому що тільки вони обумовлюють під дією природного добору виникнення якісно нових ознак. Для органічної еволюції як форми розвитку характерно якраз утворення нової якості, а не повторення старого.

Неспадкова модифікаційна мінливість.

Модифікація - це фенотипові зміни. Неспадковий характер модифікації полягає в тому, що у нащадків при зміні умов їх існування модифікації не виникають.

Модифікації проявляються як у окремих організмів, так і у груп особин одного виду. Наприклад, особини однієї популяції рослин, зберігаючи спільну морфологічну будову листків, стебла, квіток, відрізняються один від одного за формою і розмірами. Це приклад індивідуальних модифікацій, які відрізняються кількісними змінами ознак. При груповому характері модифікаційна мінливість охоплює багато особин однієї популяції. Саме у цьому розумінні Ч. Дарвін назвав таку мінливість визначеною. Так, при проростанні насіння одного виду рослин в умовах долини всі особини матимуть однаковий фенотип (пряmostoяче стебло, великі листки), а при проростанні у гірських умовах розвиватимуть типову гірську модифікацію

(стебло стелиться, листки дрібні).

Здатність до модифікації визначається історично складеною під дією добору нормою реакції генотипу. Норму реакції можна наочно представити на прикладі досліду. Якщо насіння одного виду рослин посадити у сприятливі й несприятливі умови, одержимо рослини, які відрізняються по висоті стебла, густоті листків між особинами, що вирости в різних умовах. Довівши різницю в умовах росту і розвитку до межі, можна визначити межі норми реакції даного виду рослини.

Оскільки норма реакції формується історично, її спадкова основа (генотип) визначає розвиток адаптативних ознак у тих умовах середовища, у яких протікала еволюція даного виду. Щоб підкреслити цю особливість, говорять про адаптативну норму реакції, а її конкретні фенотипові прояви називаються адаптативними модифікаціями.

Адаптативна норма реакції може бути широкою і вузькою. Наприклад, абіотичні умови в межах ареалу виду нерідко бувають настільки різноманітними, що історично вироблена в цих умовах норма реакції забезпечує формування декількох адаптативних модифікацій відповідно до конкретних умов середовища. Особливо поширено така особливість виявляється у прикріплених до субстрату видів, зокрема у рослин.

У незвичайних для історії виду умовах середовища нерідко утворюються адаптативні модифікації - морфози. У водяної гречки, наприклад, при розвитку на вологому повітрі утворюються листки, що плавають на воді.

Поняття норми реакції має велике значення в еволюційній теорії. Здатність генотипу утворювати різні модифікації в різних умовах середовища дозволила зробити важливий висновок про те, що успадковуються не самі ознаки фенотипу, а норми реакції.

Здатність норми реакції давати різноманітні адаптативні модифікації (модифікаційний поліморфізм) забезпечує виживання не тільки індивідів, але і видів у цілому. Це спостерігається, зокрема, на долинних і гірських формах одного виду рослин. Чим ширше норми реакції, тим вище індивідуальна пристосованість організмів, а отже, і пристосування виду в цілому.

У процесі еволюції адаптативні неспадкові модифікації можуть ставати спадковими. У цьому випадку всередині виду виникають нові форми, із яких у майбутньому можуть з'явитися самостійні види. Отже, адаптативні модифікації забезпечують передачу спадкової інформації наступному поколінню, а також виконують важливу роль у процесі видоутворення.

Генетико-автоматичні процеси (дрейф генів) у популяціях.

Однією з причин певної генетичної структури популяції є дрейф генів, або генетико-автоматичні процеси, - це випадкова і неспрямована зміна частот зустрічності алелів у популяції.

Існування дрейфу генів експериментально підтверджено на невеликих популяціях дрозофіли. С. Райт зі співробітниками спочатку одержали 96 ліній мух, кожна з яких утворили 4 самки і 4 самці. Вихідна частота алелю, що вивчався *forked* (роздвоєння щетинок), у кожній лінії складала 0,5. Протягом 16 поколінь усі 96 ліній підтримувалися випадковим добором у кожному поколінні батьківських пар (4 самки і 4 самці). До кінця експерименту в 41 лінії

закріпився нормальний алель (дикий тип), у 29 лініях - алель forked, а 26 ліній мали і один, і другий алель, тобто були диморфними.

Добре вивчений дрейф генів і на природних популяціях як рослин і тварин, так і людини.

Цікаві приклади випадкових коливань частот алелей демонструють невеликі ізольовані популяції людини. Плем'я полярних ескімосів чисельністю біля 270 осіб довгий час жило в полярній ізоляції на півночі Гренландії і вважало себе єдиними жителями на Землі до того часу, доки не зустрілося з іншим плем'ям ескімосів, які жили у північній частині Баффінової Землі. Дослідження частот алелей, які визначають групу крові, показали суттєві відмінності у співвідношенні цих частот у генофонді популяцій полярних ескімосів і їх родичів. У великих популяціях гренландських ескімосів, а також ескімосів Аляски, Баффінової Землі і Лабрадору частота алеля А складає 27-40%, тоді як у племені полярних ескімосів вона дорівнює всього 9%.

У результаті дрейфу генів у малих популяціях закріплюються і шкідливі алелі. Вони поповнюють так званий генетичний вантаж популяції, який при зміні умов середовища використовується добором на якісні перетворення таких, раніше шкідливих алелей. Дрейф генів виступає як один із факторів еволюції і разом з природним добором веде до мікроеволюційних перетворень малочисельних ізольованих популяцій.

Однією з причин дрейфу генів є так звані популяційні хвилі - періодичні коливання чисельності особин популяцій.

Отже, в результаті дрейфу генів у популяціях, особливо нечисленних, може зростати частота появи гомозигот; тривалий час може зберігатися мутантний алель, який знижує пристосованість особин; завдяки популяційним хвилям може швидко збільшуватися частота зустрічності одних алелів, тоді як інші взагалі можуть бути втрачені.

3. Генетичні процеси в популяціях.

Відомо, що успадковуються не самі ознаки, а код спадкової інформації, який визначає комплекс можливостей розвитку - норму реакції генотипу, в межах якої можлива взаємодія особини, що розвивається, із середовищем. При цьому спадкова реалізація кожної ознаки або властивості визначається не одним, а, як правило, дуже великою кількістю генів (принцип полімерії в дії генів); з іншого боку, будь-який ген впливає не на одну, а на багато ознак (принцип плейотропії в дії гена). Отже, межі характерної для даного генотипу норми реакції можуть бути виражені лише сукупністю фенотипів, які розвиваються з цього генотипу при всіх можливих умовах середовища.

В основі генетичної мінливості популяцій лежать закономірності успадкування ознак, що визначаються механізмом розподілу хромосом і генів у мейозі та випадковим поєднанням гамет при заплідненні.

Генетичне вивчення популяцій розпочато В. Йогансенем у 1903 році (праця "Про спадковість у популяціях і чистих лініях"), який експериментально досліджував ефективність добору в гетерогенній суміші генотипів (усі природні популяції). Одночасно була доведена неефективність дії добору в чистих лініях генотипно однорідного (гомозиготного) потомства, яке бере свій початок від однієї самозапильної або самозапіднюючої особини.

Зараз відомо, що всі природні популяції гетерогенні, вони насичені мутаціями. Генетична гетерогенність будь-якої популяції при відсутності тиску зовнішніх факторів повинна бути незмінною, знаходитися в певній рівновазі.

Якщо частоту однієї алелі даного гена в популяції позначити через q , то частота альтернативної алелі того ж гена може бути позначена як $1 - q$. У потомстві особин, що вільно схрещуються, повинно бути таке співвідношення цих алелей:

Це при сумуванні дасть $q^2 + 2q(1-q) + (1-q)^2$ або $(q + (1 - q))^2$. Ця формула називається формулою Харді-Вайнберга і дозволяє розрахувати відносну частоту генотипів і фенотипів у популяції. Формула Харді-Вайнберга придатна лише для найпростіших ситуацій, для ідеальної безкінечно великої популяції і при відсутності тиску яких-небудь факторів. Крім того, як відомо, на частоту фенотипу впливає не тільки частота даної алелі, але й такі її властивості, як домінантність, рецесивність, пенетрантність та експресивність. Тому при аналізі природних популяцій ця формула придатна лише з відповідними умовностями. При аналізі природних популяцій необхідно розрізняти поняття частота гена (кількісне співвідношення алелей одного якого-небудь локуса), частота генотипу (кількісне співвідношення різних генотипів), частота фенотипу (кількісне співвідношення різних фенотипів) та внутрішньопопуляційний поліморфізм.

Поліморфізмом називають існування двох (або більше) генетично різних форм у популяції в стані тривалої рівноваги в таких співвідношеннях, що частоту навіть рідкісної форми не можна пояснити тільки повторними мутаціями. Прикладами такого внутрішньопопуляційного поліморфізму може бути існування в популяції хом'яків (*Cricetus cricetus*) України звичайних і чорних форм; чорної і червоної форм у сонечок; трьох форм квіток примули та ін. Усе різноманіття випадків поліморфізму за механізмом виникнення і підтримки поділяють на дві великі групи: гетерозиготний поліморфізм та адаптаційний поліморфізм.

Гетерозиготний поліморфізм може бути проілюстрований таким прикладом. Була створена експериментальна популяція (*Drosophila melanogaster*) із комах, що у своєму генотипі містили мутацію *ebony* (потемніння тіла). Через декілька поколінь від початку спостереження відсоток комах із мутацією *ebony* почав різко зменшуватися і приблизно до 10-го покоління стабілізувався на рівні близько 10% (2): настав стан стійкого поліморфізму. Генетичний аналіз показав, що причина зниження кількості комах із мутацією і встановлення їх концентрації на стабільному рівні визначилося тим, що виживали переважно лише гетерозиготи. Гомозиготи за мутацією *ebony* і гомозиготи без мутації в даних умовах розведення виявилися менш життєздатними. При розщепленні гетерозигот у потомстві правилом Вайнберга в поколінні гомозиготні особини, гомозиготні, в яких мутація відсутня, і, нарешті, гетерозиготні, які несуть мутацію в прихованому вигляді. Із усіх трьох можливих варіантів виживали переважно гетерозиготи, і цикл повторювався знову.

З цього прикладу зрозуміло, що гетерозиготний поліморфізм встановлюється в результаті тиску на популяцію позитивного добору гетерозигот. Поліморфізм же є автоматичним наслідком менделевського розщеплення в популяції форми, що піддається добору.

При природному доборі виникає і друга форма поліморфізму - адаптаційний поліморфізм. У цьому випадку дві або декілька генетично різних форм усередині популяції піддаються добору в різних екологічних умовах.

Один із найпоширеніших прикладів подібного роду - випадок з червоними і чорними формами двокрапчатих сонечок. У досліджуваній популяції восени на протязі 10 років чорних форм було понад 50% (від 50% до 70%), а навесні при виході із зимівлі (цей вид зимує великими скупченнями в глибоких щілинах між камінням) - від 30% до 45%. Червоних форм восени було менше 50%, а навесні - завжди більше. Червоні форми краще переносять зимовий холод, а чорні - інтенсивніше розмножуються влітку. Тому добір спрямований на збереження великої кількості червоних жуків узимку і чорних - улітку. Отже, по-різному направлений тиск добору в окремі періоди життя популяції приводить до стійкого адаптаційного поліморфізму.

4. Гомологічна мінливість.

Для пізнання генетичних основ еволюції велике значення мають факти гомологічної мінливості. Ч.Дарвін у своїх працях згадує про таку мінливість, коли однакові ознаки час від часу проявляються в різних різновидностей або навіть у різних видів. У 1920 році видатний російський генетик М. І. Вавілов сформулював закон гомологічних рядів спадкової мінливості, який полягає в тому, що генетично близькі види та роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості з такою правильністю, що, вивчивши ряд форм в межах одного виду або роду, можна передбачити наявність форм із подібним поєднанням ознак у межах близьких видів чи ознак. І в м'якої, і в твердій пшениці, і в ячменю існують остисті, короткоостисті, інфлянтні (здуті) і безості колоски. Знаючи про те, що в генотипі одного із близьких видів закодована можливість утворення тієї або іншої ознаки, з високою мірою ймовірності можна передбачити подібну ознаку і в інших видів даної групи. Чим ближчі між собою види і роди, тим більше подібності в мінливості їх ознак. Правило Вавілова має загальнобіологічне значення.

Сьогодні можна розділити всі випадки гомологічної мінливості на три категорії: повну, неповну й несправжню (Медніков, 1982). При повній гомології подібні ознаки в близьких видів виникають у результаті дії однакового зміненого гена. Незалежне виникнення однієї і тієї ж мутації відбувається відносно рідко, тому повністю гомологічні гени, як правило, успадковуються від виду-основоположника (наприклад, групи крові однакові в людини і людиноподібних мавп). При неповній гомології одна й та ж ознака виникає в результаті різних мутацій одного й того ж гена (наприклад, широко розповсюджені в тропіках аномальні гемоглобіни в людини, що забезпечують носіям цих мутацій імунітет до малярії). Несправжня гомологія визначається різними генами з однаковим фенотипним ефектом. У зв'язку з тим, що кожна ознака організму обумовлюється дією цілого ряду генів, мутація в кожному з

них може привести до зміни ознаки. Наприклад, широке розповсюдження такої ознаки як альбінізм (відсутність пігментів у покровах) - наслідок багатостадійності синтезу меланінів і їх транспортування у відповідні тканини. Несправжня гомологія переходить у галузь таких явищ, як аналогія і конвергенція, які обумовлюються різними генетичними системами. Так, наукою ХХ ст. були пояснені довгий час незрозумілі явища гомологічної мінливості, на яку звернув увагу ще Ч.Дарвін.

У результаті спонтанного мутаційного процесу спадкова мінливість немінуча і стосується всіх без винятку ознак і властивостей живих організмів, являючись, таким чином, невід'ємною властивістю живого.

Спадкова мінливість (мутації, рекомбінації) є основним матеріалом для дії природного добору. Активне виживання організмів у боротьбі за існування забезпечується здатністю до модифікаційної мінливості, яка виникла на основі історично сформованої норми реакції. Здатність до модифікацій - необхідна умова для передачі спадкової інформації.

Мутації - генні, хромосомні, геномні та позаядерні - виявляються елементарним еволюційним матеріалом. Але яким би різноманітним не був елементарний еволюційний матеріал, він сам по собі не може забезпечити протікання еволюційного процесу: цей матеріал повинен потрапити під дію якихось сил (фактори еволюції), і всі події повинні відбуватися в певних сукупностях особин. Такими сукупностями є популяції.

Лекція 11-12. ЕЛЕМЕНТАРНІ ЕВОЛЮЦІЙНІ ФАКТОРИ

План

1. Елементарне еволюційне явище – зміна генотипного складу популяції.
2. Мутаційний процес і його роль для еволюційних перетворень.
3. Популяційні хвилі.
4. Ізоляція як елементарний еволюційний фактор.
5. Ізоляція як фактор-підсилювач відмінностей між популяціями.

Загальна кількість еволюційних факторів може бути дуже великою, тому що будь-яка подія в той чи інший спосіб може вплинути на генотипний склад популяції. За характером впливу і його результатами можна виділити основні елементарні фактори еволюції. І перш ніж характеризувати ці фактори, необхідно визначити, що ж конкретно змінюється в популяції під їх впливом.

1. Елементарне еволюційне явище - зміна генотипного складу популяції.

Елементарним еволюційним явищем вважається те, що приводить до зміни популяції як одиниці еволюції.

Однією з основних властивостей популяції є *генетична гетерогенність*. Навіть клони і чисті лінії дуже швидко під тиском мутаційного процесу стають гетерогенними системами. Якщо ж популяція відчуває сильний тиск яких-небудь зовнішніх факторів, то обов'язково відбудуться зміни генотипного складу популяції. Якщо зміни генофонду виявляться не тільки тривалими, але й спрямованими і незворотними, то можна говорити про еволюційно значиму подію - елементарне еволюційне явище.

Елементарне еволюційне явище - це тривала, незворотна й направлена зміна популяційного генофонду.

Виникнення елементарного еволюційного явища є обов'язковою умовою еволюції, але ще не самою еволюцією. Про мікроеволюцію можна говорити тільки як про сукупність елементарних еволюційних явищ, їх спрямований перебіг у популяціях під впливом різних еволюційних факторів. Стійкі зміни генотипного складу популяції виникають лише в результаті дії природного добору. Мабуть, уже на цьому найнижчому еволюційному рівні процес еволюції незворотний.

2. Мутаційний процес і його роль для еволюційних перетворень.

Відомо, що гетерогенність є однією з важливих ознак популяції. Досягається вона завдяки мутаційному процесу, який діє постійно і чинить тиск на всі без винятку популяції. Спонтанний мутаційний процес веде до змін у популяції частоти однієї алелі за відношенням до іншої. Хоч тиск мутаційного процесу за кожним окремим геном звичайно невеликий, при наявності великої кількості генів в організмі він у поєднанні генетичною комбінативністю справляє суттєвий вплив на генетичну структуру популяції.

У результаті постійних схрещувань у популяції виникає безліч нових поєднань алелей. Ця генетична комбінативність багаторазово змінює значення мутацій: вони входять у нові геноми і приводять до генетичної гетерогенності,

до так званого генетичного поліморфізму природних популяцій.

Комбінативна мінливість, пов'язана з механізмом розподілу хромосом у мейозі, випадковою зустріччю гамет при заплідненні та процесом кросинговеру, - це могутній фактор, який підвищує гетерогенність популяцій. Підраховано, що близько 98% усіх спадкових змін у популяції забезпечуються процесом генетичної комбінативності первинно рідкісних мутацій. Але безмежна мінливість, не дозволяючи закріпитися корисним комбінаціям генів, була б шкідливою для організму. Тому в еволюції виробилися механізми, які ведуть до зниження генотипної мінливості. На рівні особини генетична стабільність підтримується механізмом мітозу й розподілу генів за групами розщеплення в певних хромосомах, а на рівні ДНК - механізмом репарації.

На популяційному рівні таке обмеження мінливості пов'язане з тим або іншим обмеженням панміксії та загибеллю частини особин у боротьбі за існування.

Значна частина мутацій, що виникають, біологічно "гірші" від вихідної форми. Таке явище цілком закономірне. Генофонд популяції - це результат довготривалого добору кращих комбінацій, тому більшість відхилень від норми повинні виявитися "шкідливими" вже тому, що випадкова зміна складного механізму не може його поліпшити. У той же час безмежна мінливість дуже легко може пошкодити надзвичайно складні системи взаємодії, починаючи від взаємодії молекул усередині клітин і закінчуючи взаємодією особин у популяціях, а популяцій - у біогеоценозах.

Це протиріччя вирішується виникненням в еволюції статевого процесу, який веде до знешкодження мутацій через переведення їх у гетерозиготний стан. Відомо, що багато мутацій у гетерозиготному стані не тільки не знижують, а часто підвищують відносну життєздатність особин. Статевий процес у цілому, з одного боку, дозволяє зберегти в популяціях ті мутації, які виникли і є необхідним матеріалом для подальшого протікання процесу еволюції. З іншого боку, статевий процес знешкоджує наслідки виникнення мутацій, „ховаючи" їх у гетерозиготному стані. Тому можна сказати, що виникнення різностатевості - це одне з найбільших еволюційних досягнень на зорі розвитку життя.

Ще й зараз на планеті існують живі організми, у яких немає статевого процесу (бактерії і ціанобактерії). У них тільки один набір генів, і тому кожна нова мутація одразу ж проявляється у фенотипі. У боротьбі за існування цим живим організмам дозволяє вижити на протязі мільярдів років тільки високий темп розмноження. Образно кажучи, вони "не пам'ятають минулого і не готуються до майбутнього", не маючи запасів генетичної мінливості, схованої в гетерозиготному стані.

Наведене вище стосується тих мутацій, які при виникненні виявилися певною мірою „шкідливими" для особини, і таких мутацій переважна більшість. Але якийсь невеликий відсоток мутацій із моменту свого виникнення може принести в конкретних умовах не шкоду, а користь для особини. Скільки б не було мало таких мутацій, вони в грандіозних часових масштабах процесу еволюції можуть відіграти помітну позитивну роль.

При еволюційній оцінці мутацій треба враховувати і різний характер прояву мутацій в різних умовах. Мутації, шкідливі в одних умовах, можуть виявитися (і виявляються) корисними в інших (табл. 2).

Таблиця 2

Життєздатність особин *Drosophila funebris* - носіїв різних мутацій за відношенням до життєздатності особин „дикого типу" того ж виду, % (за Н.В.Тимофеевим - Ресовським, 1934)

Мутація	Життєздатність при температурі, °С		
	15-16	24-25	28-30
Eversae	98,3	104,0	98,5
Abnormal	96,2	88,0	80,7
Miniature	91,3	69,0	63,7
Bobbed	75,3	85,1	93,7

Наведені в таблиці 2 дані показують, що при 24-25°С (нормальний діапазон цього виду 19-20°С) носії мутацій *eversae* у *Drosophila funebris* виявляються життєздатнішими, ніж вихідні природні форми. Можна допустити, що при деякому потеплінні в природі мутантні особини одержать певну перевагу перед вихідною формою і швидко поширяться, використовуючи раніше не доступні для виду умови існування.

У процесі виникнення безкрилих форм комах на океанічних островах мутації, які викликали редукцію крил, виявлялися корисними, тому що особини з добре розвиненими крилами відносилися вітром у море й гинули у великій кількості.

Обговорюючи шкідливість тих чи інших мутацій, ми розглядали кожну зокрема взятую мутацію. Але в природі мутації завжди зустрічаються в комбінаціях. Ефект поєднання може бути позитивним для особини в цілому, підвищуючи її життєздатність (табл. 3). Ця особливість мутацій добре відома в рослинництві й тваринництві: часто дві мутантні форми, мало життєздатні поодиноці, об'єднані в потомстві, мають цінні господарські властивості.

Життєздатність особин *Drosophila funebris* - носіїв комбінацій двох мутацій, % від життєздатності „дикого типу" того ж виду (за Н.В.Тимофєєвим-Ресовським, 1934)

Комбінації мутацій	Життєздатність при 24-25°C
Eversae x singed	103,1- +
Miniature bobbed	96,6++
Eversae x bobbed	85,5 - +
Singed x abnormal	76,6 - -
Singed x miniature	67,1 --

“--“ Знижена життєздатність у порівнянні з обома вихідними мутаціями;

“+“ підвищена життєздатність у порівнянні з обома вихідними мутаціями;

“-+” знижена життєздатність у порівнянні з однією вихідною формою і підвищена стосовно іншої.

Підсумовуючи дані про шкідливість і корисність мутацій у процесі еволюції, можна відмітити, що в переважній більшості мутації необхідні для нормального існування популяції в мінливих умовах довкілля і для освоєння нових, раніше недоступних умов існування. Шкідливість мутацій в основному нейтралізується їх переходом у гетерозиготний стан.

Еволюційне значення мутаційного процесу визначається насамперед тим, що він постійно підтримує високий рівень гетерогенності природних популяцій - основу для дії інших факторів еволюції, насамперед, природного добору. Можна сказати, що мутаційний процес - це фактор-постачальник елементарного еволюційного матеріалу

Мутаційний процес сприяє виникненню частини того ”запасу” спадкової мінливості, який визначить у майбутньому можливість пристосування популяції до тих чи інших змін умов довкілля. Іншими словами, тягар мутацій, який безперервно поповнюється завдяки дії мутаційного процесу, - це ціна, яку "платить" популяція сьогодні за можливість збереження в завтрашніх умовах, набуття нових ознак і властивостей та завоювання раніше не доступних умов довкілля.

3. Популяційні хвилі.

У природі немає жодного виду живих організмів, у якого кількість особин з року в рік, з покоління в покоління залишалася б строго стабільною. У всіх популяціях відбуваються (різкі в одних випадках або менш помітні в інших) зміни чисельності. Масштаб таких змін може бути величезний.

Конкретні причини таких флуктуацій можуть бути нескінченно різноманітні і відноситися до дії як біотичних, так і абіотичних факторів середовища.

Дія хвиль життя як еволюційного фактора передбачає не вибіркоче, випадкове знищення особин, завдяки чому рідкісний перед коливанням чисельності генотип (алель) може стати звичайним і бути підхопленим у

майбутньому природним добором.

Значення хвиль життя, або популяційних хвиль, для еволюції вперше підкреслив С.С.Четвериков (1916), який і ввів у науку цей термін.

С.С.Четвериков звернув увагу на те, що при зміні кількості особин у популяції змінюється інтенсивність природного добору, а також виявляється реальна можливість різкої зміни генотипної структури популяції. Якщо чисельність якої-небудь популяції різко падає, то від великої колись популяції може залишитися декілька особин. Наприклад, лісова пожежа не пошкодила невелику ділянку лісу, де й збереглися залишки популяції короїдів. У популяції, яка пережила катастрофічне зменшення чисельності, частоти алелей будуть іншими, ніж у вихідній популяції до початку спаду чисельності. Якщо слідом за зменшенням чисельності настане нова хвиля життя, то новому спалаху чисельності дасть початок та нечисленна група, яка залишилася.

Генофонд цієї групи і визначить нову генетичну структуру всієї популяції в період наступного розвитку її чисельності. При цьому деякі мутації, які були присутні в популяції в малих концентраціях, можуть взагалі зникнути, а концентрації інших мутацій можуть випадково підвищитися. У цілому відбудеться випадкове коливання концентрацій різних генотипів і мутацій у популяції. У цьому й полягає основне еволюційне значення хвиль чисельності. Популяційні хвилі - основна загальна властивість популяції - мають важливе загальноеволюційне значення як самостійні фактори еволюції. Дія хвиль життя як еволюційного фактора передбачає невибіркове, випадкове зникнення особин, завдяки чому рідкий перед коливанням генотип (алель) може стати звичайним і підхопленим у подальшому природним добором.

У природі зустрічається багато різних популяційних хвиль.

1. Періодичні коливання чисельності маложивучих організмів характерні для більшості комах, однорічних рослин, багатьох грибів і мікроорганізмів. Ці сезонні коливання чисельності добре виражені у мікроорганізмів: досить згадати весняні й осінні хвилі застудних захворювань, які визначаються масовим розмноженням ряду вірусів. У рослин і тварин сезонні коливання чисельності неоднаково виражені у різних статево-вікових групах популяції.

2. Неперіодичні коливання чисельності, які залежать від складного сполучення різних факторів. У першу чергу вони залежать від сприятливих для даного виду (популяції) відношень у харчових ланках: послаблення пресу хижаків для популяцій жертв, або, наприклад, збільшення кормів для популяцій хижаків. Зазвичай такі коливання чисельності стосуються не одного-двох, а багатьох видів тварин і рослин у біоценозах та іноді ведуть до корінних перебудов усього біоценозу.

3. Спалахи чисельності видів у нових районах, де відсутні їх природні вороги. Прикладами коливань чисельності у 19-20 ст. є кролики в Австралії, центральноамериканська ондатра в Євразії та ін. У 16-17 ст. були спалахи збільшення чисельності пацюків, які з мореплавцями розселилися по світу. Неймовірно збільшилася чисельність домашньої мухи у зв'язку з поширенням гниючих харчових запасів біля поселень людини.

4. Різні періодичні коливання чисельності, пов'язані з природними

"катастрофами" (руйнуванням біоценозів або цілих ландшафтів). Декілька засушливих років можуть бути причиною серйозних змін на великих територіях (наступ лучних рослин на болотні території, збільшення площі сухих луків, вигорання великої кількості торф'яників, які зберігалися протягом декількох тисяч років як стійкий біотоп). Види з особинами, що рухаються (великі ссавці, комахи, птахи), або ті, що живуть у глибоких шарах ґрунту, страждають менше, ніж нерухомі або малорухомі форми, що живуть у лісі та ґрунті.

За певних умов випадкове і короткочасне коливання чисельності може перетворитись у елементарне еволюційне явище - зміну протягом ряду поколінь генотипного складу популяції.

Теоретичні розрахунки показують, що вплив популяційних хвиль може бути особливо помітний у малочисельних популяціях, зазвичай при чисельності особин, що розмножуються, не більше 500. Саме в цих умовах популяційні хвилі можуть нібито представляти під дією природного добору рідкі мутації (виносячи їх у збільшених концентраціях у популяційний генофонд) або знищувати вже досить звичайні варіанти.

Отже, дія популяційних хвиль, як і дія мутаційного процесу, статистична і спрямована. Популяційні хвилі є постачальниками еволюційного матеріалу. Теоретично тиск популяційних хвиль, особливо у малих за чисельністю популяціях, повинен помітно перевищувати тиск мутаційного процесу.

Популяційні хвилі і мутаційний процес навіть при сумісній дії ще не можуть забезпечити хід еволюційного процесу. Для цього потрібні фактори тривалої дії в одному напрямку. Один із них - ізоляція.

4. Ізоляція як елементарний еволюційний фактор.

Ізоляція - це виникнення будь-яких перешкод, які обмежують панміксію особин у межах популяції. Порушення вільного схрещування веде до збільшення і закріплення різниці між популяціями виду. Без такого закріплення еволюційних відмінностей неможливе ніяке формоутворення.

Різноманіття форм і проявів ізоляції в природі дуже велике, тому для розуміння еволюційного значення ізоляції слід коротко охарактеризувати основні її способи й форми.

Способи і форми ізоляції. У залежності від природи ізолюючих бар'єрів виділяють просторово-механічний (географічний) та біологічний спосіб ізоляції.

Географічна ізоляція пов'язана з різними змінами в ландшафті: водні бар'єри розділяють сукупність видів суші, гірські хребти - сукупність рівнинних видів і т.д. Виникнення територіально генетичної ізоляції пояснюється насамперед історією розвитку видів на певній території.

У наведеному прикладі основною причиною ізоляції став наступ льодовика. За післяльодовиковий період ізольовані форми ще не набули значних морфо-фізіологічних відмінностей і належать до одного виду. Подальші дослідження можуть показати, що це вже форми видового рангу. У наш час у зв'язку з діяльністю людини в біосфері все частіше виникає подібна просторова ізоляція окремих популяцій усередині виду. Класичним прикладом

такої ізоляції було розірване розповсюдження соболя в результаті інтенсивного промислу на початку ХХ ст.

Розрив ареалу - це небезпека зникнення виду взагалі.

Таким чином, просторова ізоляція має фізичний характер, а не генетичний, у чому й полягає її відмінність від біологічної ізоляції.

Біологічну ізоляцію забезпечують дві групи механізмів:

1. докопуляційні, які перешкоджають схрещуванню,
2. післякопуляційні, які пов'язані з утратою гамет і зигот після схрещування.

Біологічний спосіб ізоляції має декілька форм:

- екологічну,
- морфо-фізіологічну,
- етологічну,
- генетичну.

Екологічна ізоляція визначається умовами існування видів, пов'язаними з місцями й строками розмноження. Тому екологічну ізоляцію поділяють на біотопічну і сезонну.

Біотопічна ізоляція виникає в результаті розходження близьких видів по різних місцях існування. Наприклад, один вид жаб (*Bufo americanus*) розмножується в ставках і болотах, у той час як інший (*Bufo fewleri*) надає перевагу невеликим калюжам і потічкам.

Цікавим прикладом біотопічної ізоляції є симпатричні внутрішньовидові форми у звичайної зозулі (*Cuculus canorus*). У Європі проживає декілька „біологічних рас” зозуль, які відрізняються генетично закріпленим розфарбуванням яєць. У Східній Європі вони відкладають голубі яйця в гнізда звичайної горихвістки і трав'янки лучної, інші - світлі з цяточками яйця - у гнізда дрібних птахів ряду горобиних, які мають дрібні яйця. Ізоляція між цими формами зозуль підтримується за рахунок знищення видами-господарями недостатньо замаскованих яєць. Для багатьох видів перевага біотопу є ефективним ізолюючим механізмом.

Сезонна ізоляція визначається різницею в часі статевої активності й дозрівання статевих продуктів. Відомо існування ”ярих” і “озимих” рас у міног, деяких лососевих риб та ін. Наприклад, відомо п'ять рас сванської форелі, розмноження яких відбувається в різні місяці. Різниця в строках розмноження може бути незначною, але буде досить ефективним ізолюючим механізмом тому, що період запліднення у видів обмежений.

Морфо-фізіологічна ізоляція обумовлена особливостями будови і функціонування органів розмноження. У процесі еволюції виробилися два основних способи такої ізоляції: морфологічний і фізіологічний.

Морфологічна ізоляція полягає в невідповідності будови органів розмноження, яка перешкоджає заплідненню. Морфологічна статева несумісність не допускає, наприклад, копуляції між двома видами наземних слимаків (*Cepaea nemoralis* і *C. hortensis*).

Фізіологічна ізоляція пов'язана з порушенням процесів розмноження. Так,

якщо на приймочку маточки попадає пилок чужого виду, він не проростає, або ж пилкові трубки недорозвиваються, і чоловічі гамети не досягають яйця клітини.

У тварин після спарювання чоловічі гамети гинуть у статевих шляхах самки через імунологічну несумісність, як це спостерігається в багатьох видів дрозоділ.

Велике значення у виникненні й підтримці біологічної ізоляції в близьких форм має етологічна ізоляція - ускладнення спарювання, обумовлене особливостями поведінки. Зараз установлене велике різноманіття способів етологічної ізоляції у тварин. Незначні на перший погляд відмінності в ритуалі залицяння й обміні зоровими, звуковими, хімічними подразниками будуть перешкодою продовження спілкування і спарювання. Такий у цілому механізм етологічної ізоляції.

5. Ізоляція як фактор - підсилювач відмінностей між популяціями.

Зрозуміти еволюційне значення ізоляції можна, виходячи з порівняння ефективності її різних способів і форм.

При географічній ізоляції зберігається здатність до нормального розмноження після втрати ізолюючих бар'єрів. У цьому випадку ізоляція як така відсутня. Але все рівно географічна ізоляція має важливе значення при видоутворенні. Еволюційні перетворення в територіально роз'єднаних популяціях можуть привести до біологічної ізоляції, тобто до утворення самостійних видів.

Біологічний спосіб ізоляції являє собою майже повну або навіть абсолютну перешкоду нормального розмноження. При обох формах екологічної ізоляції (біотопічної та сезонної) зберігається здатність до ефективного схрещування, але воно забруднене в результаті малої ймовірності знищення ізолюючих перешкод. Спільна територія розмноження або збіг його строків у популяціях одного виду, які вже давно розійшлися за цією ознакою відбувається рідко. Тому припустити, що сезонні раси севанської форелі, які розмежовані по строках розмноження, зможуть знову об'єднатися за цією ознакою, досить важко.

Неможливість такого явища витікає з відомого закону екологічної винятковості та загального принципу незворотності еволюції. Тому екологічна форма ізоляції виступає безпосереднім і суттєвим фактором еволюції видів на основі дивергенції внутрішньовидових форм, тобто їх розходження по екологічних нішах.

Проте екологічна форма ізоляції не завжди є надійною перешкодою до схрещування. У природі відомо немало випадків порушення ізоляційних бар'єрів між популяціями одного й різних видів.

Значно надійнішою перешкодою схрещування та появи повноцінних гібридних нащадків є морфо-функціональна і генетична форми ізоляції, тому що в цьому випадку здатність до нормального схрещування майже відсутня або повністю відсутня.

Усі ізолюючі механізми біологічного характеру - це результат еволюційних змін. Вони виникли як адаптивні властивості, що забезпечують

стійкість виду.

Ізоляція як елементарний еволюційний фактор не створює нових генотипів або форм. Значення ізоляції в еволюційному процесі полягає в тому, що вона закріплює і посилює початкові стадії генотипної диференціації видового населення, і розділені бар'єрами ізоляції частини популяцій виду обов'язково потрапляють під різний тиск добору. Важливою особливістю ізоляції є її тривалість.

Дія ізоляції на еволюційний матеріал статистична й ненаправлена, і в цьому ізоляція подібна до вже розглянутих еволюційних факторів (мутаційний процес і популяційні хвилі).

Оцінюючи значення трьох елементарних еволюційних факторів, треба відмітити, що мутаційний процес і хвилі життя - це фактори-постачальники елементарного еволюційного матеріалу (хоч і діють вони по-різному), а ізоляція є фактором-підсилювачем генетичних відмінностей між групами особин. У природі ці еволюційні фактори діють одночасно, але роль кожного з них може посилюватися в залежності від конкретної ситуації. Навіть сумісна дія трьох елементарних факторів не забезпечує стійкого спрямованого процесу еволюції.

Спрямованість еволюції забезпечується природним добром.

Лекція 13. БОРОТЬБА ЗА ІСНУВАННЯ ЯК ОСНОВНА ПЕРЕДУМОВА ПРИРОДНОГО ДОБОРУ

План

1. Боротьба за існування як процес взаємодії живих організмів із довкіллям.
2. Основні форми боротьби за існування.

Поняттям “боротьба за існування” узагальнено позначаються всі протиріччя між самими організмами, а також організмами й абіотичним середовищем, які в сукупності утворюють біогеоценоз. Згідно з діалектичною концепцією протиріччя завжди є причиною розвитку будь-якої форми матерії. Протиріччя як причина біологічної еволюції вирішуються завдяки виживанню і розмноженню більш пристосованих організмів, тобто природним добром. Добір визначає зміст еволюції: створення нових адаптацій, утворення видів і прогресивний розвиток живої природи. Із цих причин вивчення боротьби за існування та природного добору є основним завданням еволюційної теорії.

1. Боротьба за існування як процес взаємодії живих організмів з довкіллям.

Боротьба за існування - це унікальне явище, яке не має аналогів у фізичному світі. Прагнення організмів вижити й залишити після себе нащадків є вихідною умовою боротьби за існування.

Загальна характеристика боротьби за існування.

Боротьба за існування - це складний процес різноманітних взаємодій особин усередині виду, між видами і довкіллям, який через елімінацію менш пристосованих організмів приводить до природного добору. Закономірним наслідком боротьби за існування є зменшення чисельності особин кожного покоління.

Боротьбу за існування не треба розуміти в прямому розумінні як гризню, бійку або знищення. Ч. Дарвін, який запропонував цей термін, підкреслював його широкий метафоричний зміст, але не дав конкретного визначення, навівши лише серію блискуче підібраних прикладів. За Дарвіном, за своє існування борються і два вовки, які зіткнулися над здобиччю; і сіянці омели, що ростуть поряд на гілці яблуні; і дві рослини на краю пустелі, які відчувають нестачу вологи. Іншими словами, згідно з Ч. Дарвіном, у боротьбу за існування включаються всі компоненти ценозів, які пропускають через себе по ланцюгах живлення потоки речовин і енергії.

Ч. Дарвін вважав, що боротьба за існування - це об'єктивний процес, викликаний протиріччями між тенденцією організму до необмеженого розмноження і обмеженістю для цього реальних засобів. Але подальші дослідження внесли поправки в це твердження. Виявилось, що боротьба за існування не завжди є результатом недостатньої кількості їжі при перенаселенні або обмеженості території існування і розмноження. Часто спостерігається боротьба між хижаком і жертвою при надлишку їжі для нього, або між хижакками при явній територіальній забезпеченості, яка викликана просто агресивністю хижака. Разом з тим, положення Дарвіна про протиріччя

між кількістю народжених у кожному поколінні і кількістю, яка досягла репродуктивного віку, є основою сучасного розуміння сутності і причин боротьби за існування.

2. Основні форми боротьби за існування.

Боротьба за існування - це складний і багатогранний процес, який практично не піддається кількісній оцінці. Тому для аналізу впливу різних її проявів на напрямки та інтенсивність природного добору у працях Л. Плате, І.І.Шмальгаузена, С.А.Северцова та інших розроблено вчення про форми боротьби за існування. Це вчення - не що інше, як якісний аналіз різних типів взаємодії організмів із навколишнім середовищем, які визначають той чи інший напрямок добору.

Відомо дві основних форми боротьби за існування: **конкуренція і пряма боротьба.**

Конкуренція - це провідна форма боротьби за існування, тому що якраз у змаганні проявляються основні протиріччя між організмами, а протиріччя є джерелом їх еволюційних змін. Конкуренція викликається, з одного боку, однаковими біологічними потребами організмів (їжа, умови розмноження і т.д.), з іншого - однакові можливості їх задоволення. У конкуренції яскраво проявляється активна роль організмів у боротьбі за засоби до життя. У залежності від об'єкта конкуренції можна виділити три її різновидності: трофічну, тонічну і репродуктивну.

Трофічна конкуренція обумовлена у тварин потребами в однаковій їжі, у рослин - в одних і тих же поживних речовинах (вода, мінеральні солі) і сонячній енергії, необхідних для фотосинтезу. Трофічна конкуренція відбувається як між особинами одного, так і різних видів.

Внутрішньовидова трофічна конкуренція найгостріша, тому що вона відбувається між особинами, однаковими за морфо-фізіологічною конституцією, які потребують одних і тих же поживних речовин. Це положення, висловлене ще Ч.Дарвіном, підтвердилося в багатьох дослідах на найпростіших рослинах і тваринах.

Внутрішньовидова трофічна конкуренція може виникати не тільки в умовах великої щільності особин у межах ареалу. Вона завжди спостерігається там, де стикаються харчові інтереси особин, і може відбуватися й при відносній розрідженості особин у просторі. Це характерно для тварин, які активно захищають свої ділянки, особливо для хижаків з агресивною поведінкою. Внутрішньовидова трофічна конкуренція може бути не тільки індивідуальною, тобто між окремими особинами, але й груповою, тобто між групами генетично близьких особин (колонії, сім'ї). Наприклад, конкуренція за їжу між двома стадами вовків, мисливські ділянки яких перекриваються.

За еволюційним значенням внутрішньовидова трофічна конкуренція - особливо важлива причина вдосконалення морфо-фізіологічних адаптацій, пов'язаних з поліпшенням способів добування їжі та ефективності її засвоєння організмом. Наприклад, у результаті внутрішньовидової конкуренції в саксаулу виробилася здатність розвивати стержневий корінь довжиною більше 10 м для споживання води з водоносних горизонтів, які залягають досить глибоко.

Міжвидова трофічна конкуренція теж є важливою причиною вдосконалення морфо-фізіологічної організації. Наприклад, еволюція двох видів хижаків, які конкурують за однакову їжу, відбувається через розвиток здатності до швидкого бігу, удосконалення органів слуху, зору, нюху.

Топічна форма конкуренції обумовлена спільним проживанням в одному середовищі й охоплює відносини між організмами, коли вони перебувають під впливом спільних абіотичних факторів (холод, посуха, засоленість і т.д.). Треба відмітити, що топічна конкуренція відбувається не між організмами та абіотичним середовищем, а між самими організмами на фоні спільних абіотичних умов. Так, багато видів тварин мають маскувальне забарвлення, однакове до певного фону середовища (наприклад, біле забарвлення лісових куріпок і зайців-біляків узимку). Причиною виникнення такого сезонного забарвлення є не сніговий покрив, а спільні хижаки (сови, лисиці). Топічна форма конкуренції теж має індивідуальний і груповий характер. При груповій конкуренції на фоні спільних абіотичних умов відбувається конкурентна боротьба між групами генетично близьких організмів (клонами, виводками, сім'ями). Так, при різкому похолоданні можуть бути повністю знищені виводки пташенят у гніздах, але ті, що знаходяться в більш утеплених гніздах, залишаться. Результат такої міжгрупової конкуренції буде полягати в удосконаленні способів турботи про нащадків.

Отже, топічна форма конкуренції - важлива причина появи пристосувань до несприятливих умов абіотичного середовища (удосконалення теплорегуляції, захисту від втрати вологи та ін.) та до біотичних факторів (виникнення захисного забарвлення), які викликають конкуренцію на фоні спільного абіотичного середовища.

Репродуктивна форма конкуренції полягає в боротьбі особин за розмноження. Ця форма конкуренції поширюється на всі стадії життя, пов'язані з періодом розмноження. Вона може починатися боротьбою між особинами одного виду за партнера для спарювання й запліднення, що найхарактерніше для високорозвинутих тварин. Репродуктивна конкуренція менш жорстока, ніж трофічна. Загибель особин, як правило, обумовлюється не прямими зіткненнями претендентів за самку, а іншими причинами. Наприклад, у морських котиків молоді самці в боротьбі за самку з старими сікачами одержують рани, що інфікуються, і якраз інфекція стає причиною їх загибелі. Конкуренція за партнера для спарювання веде до удосконалення вторинних статевих ознак (збільшення розмірів тіла у самців, розвиток рогів, яскравого забарвлення пір'я, ритуалів шлюбної поведінки).

Після появи нащадків репродуктивна форма конкуренції обумовлюється вже боротьбою за їжу для нащадків і її захистом.

Репродуктивна конкуренція широко розповсюджена і в рослин. Уже в період запилення відбувається конкуренція між комахозапильними рослинами. Ті особини, які більше принадають комах забарвленням квітки, запахом, мають більше шансів бути запленими.

Еволюційне значення репродуктивної конкуренції дуже велике. Вона є

причиною виникнення та вдосконалення адаптацій, пов'язаних з розмноженням, - головною властивістю живих організмів і необхідною умовою їх еволюції. Сюди належать первинні і вторинні статеві ознаки, накопичення поживних речовин яйцеклітинами, способи запліднення, вигодовування і захисту нащадків у тварин. У рослин репродуктивна конкуренція приводить до вдосконалення способів запилення й запліднення, забезпечення насіння ендоспермом, удосконалення способів розповсюдження насіння, їх захисту від несприятливих впливів та багатьох інших прогресивних ознак, що забезпечують успішніше розмноження.

Пряма боротьба. На відміну від конкуренції, при якій організми взаємодіють опосередковано, тобто через фактори біотичної або абіотичної природи, пряма боротьба за існування проявляється в безпосередніх взаємодіях організмів між собою і з абіотичним середовищем.

Пряма боротьба з біотичними факторами ґрунтується на суперечливих взаємовідносинах організмів за живлення і розмноження. Відповідно цьому вона проявляється в двох різновидах: трофічному й репродуктивному. Пряма трофічна боротьба, оскільки вона пов'язана з живленням, має характер яскраво виражених антагоністичних відносин, особливо між особинами різних видів. Сюди належать відносини між рослинами і їх споживачами, хижаком і жертвою, паразитом і господарем, вірусами й бактеріями. Крайня форма антагонізму - канібалізм.

У результаті прямої боротьби в рослин формуються різні захисні пристосування (колючки, товста кутикула, бактерицидні речовини та ін.) від поїдання тваринами та зараження фітопатогенами. Еволюція тваринних організмів, які є жертвами при харчуванні хижаків, відбувається шляхом розвитку пристосувань до швидкого бігу, удосконалення органів слуху, зору, нюху, а також прихованого способу життя.

Пряма репродуктивна боротьба за існування - це боротьба між особинами за місця розмноження та добування їжі для нащадків. Особливо добре вона проявляється на пташиних базарах, коли особини одного та різних видів вступають у прямі конфлікти за місця гніздування. Така різновидність прямої боротьби, очевидно, не відіграє суттєвої ролі в еволюції, за винятком випадків, коли вона є причиною розходження внутрішньовидових форм по різних екологічних нішах, пов'язаних із місцями розмноження. Відомі чисельні випадки, коли пряма боротьба з біотичними факторами здійснюється за допомогою біологічно активних речовин, які виділяються в навколишнє середовище самими організмами. Це явище дістало назву алелопатія (пригнічення).

Пряма боротьба з використанням біогенних інгібіторів може бути тісно пов'язана з конкуренцією, як було показано на прикладі інфузорії *Paramecium aurelia*. У цього виду виявлено генетично відмінні клони "жертв" і "вбивць". Інфузорії-вбивці виділяють антибіотик парамецин, який убиває інші лінії інфузорій. Між цими лініями відбувається конкуренція за виживання на фоні шкідливого впливу парамецину.

Пряма боротьба з абіотичними факторами обумовлена негативним

впливом на організми різноманітних кліматичних умов (низьких і високих температур, посухи, перезволоження), шкідливих хімічних речовин (солей, кислот), нестачі кисню, світла і т.д.

Пряма боротьба з абіотичними факторами - причина формування найрізноманітніших захисних адаптацій до відповідного фактора середовища. У процесі еволюції рослин створені фізіологічні механізми захисту від низьких температур. Рослини готуються до зими, накопичуючи в протоплазмі клітин достатню кількість цукрів і гліцерину, які захищають її від кристалізації. Завдяки цьому, наприклад, сосна витримує зниження температур до -40°C і нижче. У тварин пряма боротьба з низькими температурами обумовлює удосконалення шерстяного покриву, активний спосіб життя або, навпаки, впадання в сплячку й анабіоз, облаштування нір, гнізд та інших способів захисту від холоду.

Таким чином, пряма боротьба з абіотичними факторами - потужне джерело прогресивної еволюції морфологічних та фізіологічних адаптацій.

Усі розглянуті форми боротьби за існування та їх різновидності, за винятком прямої боротьби з абіотичними факторами, є причиною спорідненої еволюції, тобто еволюції, яка ґрунтується на взаємодії екологічно взаємопов'язаних видів. У будь-якій системі (хижак-жертва або паразит-господар) еволюції пишуться обидві ланки. Будь-яке удосконалення жертви викликає відповідний розвиток ознак хижака і навпаки. Споріднена еволюція не обмежується харчовими відносинами. У неї втягнуті й організми, що пов'язані репродуктивними відносинами. Класичний приклад спорідненої еволюції, яка ґрунтується на репродуктивних зв'язках, - взаємна еволюція комахозапильних рослин і комах-запилювачів, пристосування яких один до одного забезпечило процвітання обох груп.

Боротьба за існування є однією з передумов для дії основного і спрямовуючого еволюційного фактора - природного добору. Форми та інтенсивність боротьби за існування визначає їх характер і направленість природного добору.

Лекція 14-15. ПРИРОДНИЙ ДОБІР ЯК РУШІЙНА І СПРЯМОВУЮЧА СИЛА ЕВОЛЮЦІЇ

План

1. Передумови природного добору.
2. Визначення поняття “природний добір”.
3. Приклади дії природного добору.
4. Порівняльна роль добору при виникненні нових ознак.
5. Ефективність і швидкість дії природного добору.
6. Основні форми природного добору.
7. Добір в агамії форм.
8. Творча дія природного добору.

1. Передумови природного добору.

Принципи природного добору Ч.Дарвін обґрунтував, виходячи з таких основних передумов: властивої для всіх живих істот спадкової гетерогенності особин і надлишкової кількості нащадків при більш-менш стабільній чисельності виду в цілому. Відомо, що всі особини в популяціях відрізняються між собою багатьма спадковими властивостями, які пов'язані з мутаціями і рекомбінаціями спадкових факторів батьківських особин при схрещуванні, тобто всі популяції гетерогенні і це є першою важливою передумовою дії природного добору.

Друга важлива передумова природного добору - прогресія розмноження, яка забезпечує завжди надлишкову кількість кожного виду, оскільки кожна пара організмів дає набагато більше нащадків, ніж їх доживає до генеративного віку. Винятків немає ні в тваринному, ні в рослинному світі. На явище геометричної прогресії розмноження звертали увагу багато вчених (Ж.Бюффон, К.Лінней, Т.Мальтус та ін.). Наприклад, нащадки однієї пари горобців за 10 років теоретично можуть досягти 200 млрд особин.

Інший приклад, при виживанні всіх нащадків однієї насінини кульбаби їх чисельність на другий рік становила б близько 100 особин, а за десять років вони покрили б нашу планету шаром товщиною 20 см. Але ніхто до Ч.Дарвіна не зрозумів значення прогресії розмноження для еволюції. Надлишкова кількість нащадків з одного боку створює умови для боротьби за існування, а з іншого - появи на світ спадково неоднорідних особин як матеріалу для природного добору.

Здавалося б, що в ході еволюції організми могли б набути особливостей, які б знижували їх репродуктивні можливості й у такий спосіб позбавляли від внутрішньовидової форми боротьби за існування. Але такого в природі не відбувається насамперед тому, що зі збільшенням чисельності зростає ймовірність появи нових змін і комбінацій, створюється “тиск життя” і, як наслідок, виникає боротьба за існування - третя передумова природного добору, форми якої були розглянуті раніше.

2. Визначення поняття “природний добір”.

Порівнюючи висновок про наявність у природі боротьби за існування, яка приводить до обмеження розмноження з висновком про загальну мінливість

ознак і властивостей, Ч.Дарвін прийшов до принципового висновку про неминучість існування в природі процесу вибіркового розмноження одних і загибелі інших особин - тобто до наявності в процесі природного добору. В ході боротьби за існування перевіряються позитивні якості кожної особини. Незначні на перший погляд відмінності можуть надати переваги в розмноженні одним особинам і визначити невдачу інших. Поняття “природний добір” стосується фундаментальних понять не тільки еволюційного вчення, але й усієї біології. Ч.Дарвін визначив природний добір як збереження особин з корисними і загибель з шкідливими індивідуальними відхиленнями виживання найпристосованіших. Але це формулювання не досить точно відображає деякі важливі генетичні наслідки дії добору. У процесі природного добору важливі не стільки виживання й загибель особини, як її диференціальне розмноження. Головне значення для еволюції має не саме виживання особини, а її внесок у генофонд популяції. У генофонд популяції більший внесок зробить та особина, яка після себе залишить більшу кількість нащадків. Сам факт доживання до старості без нащадків не буде мати для еволюції ніякого наслідку. Тільки успіх у розповсюдженні і закріпленні певних алелей (або цілих генних комплексів) в популяціях веде до виникнення елементарного еволюційного явища, що лежить в основі всього еволюційного процесу. Але це досягається лише диференційованим відновленням генотипів. Успіх у розмноженні різних особин може бути об'єктивним генетико-еволюційним критерієм природного добору. Отже, під природним добром слід розуміти вибіркоче (диференційоване) відтворення генотипів (або генних комплексів). Наведене визначення стосується мікроорганізмів, грибів, рослин і тварин незалежно від способів їх розмноження й тривалості онтогенезу особини.

Об'єкт добору. Під добір можуть потрапити як окремі особини, так і цілі групи (сім'ї, популяції, види, цілі угруповання). Тому розрізняють індивідуальний добір і груповий. Будь-який груповий добір завжди зводиться до добору тих або інших індивідів, первинно діючи в межах популяції. Звідси популяція - це поле дії добору як елементарного фактора еволюції. У межах популяції відбираються (тобто виявляється перевага розмноження) індивіди, які мають які-небудь переваги перед іншими.

З генетики відомо, що генотип цілісний, а між усіма генами особини існують складні взаємодії. Результатом таких взаємодій є розвиток тієї чи іншої ознаки у фенотипі. Боротьба за існування відбувається не між генами й ознаками, а між їх носіями-особинами. Тому особини є елементарними об'єктами добору.

Сфера дії природного добору як елементарного фактора еволюції торкається всіх важливих ознак і властивостей особин. Дуже суттєво, що добір завжди відбувається за фенотипами, а це означає, що безпосередньою точкою дії добору може бути лише конкретний результат реалізації генетичної інформації у вигляді певної ознаки або властивості. У фенотипі особини відображають особливості генотипу, тому в чергуванні поколінь добір за фенотипами зводиться до добору певних генотипів. Але добір генотипів відбувається винятково через добір фенотипів. Така подвійність і

ступінчастість дії добору визначає важливість фенотипу і фенотипічної мінливості в еволюції. Дані генетики повністю підтвердили припущення Ч. Дарвіна про те, що добір за однією ознакою практично неможливий. У процесі розвитку кожний ген виявляється зв'язаним із багатьма ознаками. Прояв цього принципу називають поліфонією або плейотропією. Наприклад, мутація “полі фен” у дрозофіли змінює одночасно жилкування, форму й розміщення крил, будову ланок і очей та ще ряд ознак. Природний добір підхоплює лише ознаки і властивості, які визначають успіх у розмноженні особин даного виду. Добір часто направлений на створення взаємоприсотувань видів один до другого. Іноді такі пристосування виявляються на диво тонкими і складними й ніколи не направлені проти даного виду. Але добір часто веде до створення ознак і властивостей, не вигідних для окремої особини і корисних для популяції в цілому. Прикладом такого пристосування є загибель деяких лососевих риб одразу після нересту. Допускають, що мертва риба вносить у водойми велику кількість органічних речовин, що сприяє успішному розвитку наступного покоління. Групові пристосування - результат дії природного добору на групи особин усередині виду.

3. Приклади дії природного добору.

Починаючи з кінця XIX ст. вчені не раз намагалися експериментально довести або заперечити дію природного добору.

Одним з найдосконаліших експериментальних досліджень процесу добору досі залишається робота В.М.Сукачова (1928), проведена з кульбабою. У досліді вираховували не тільки виживання окремих особин, але й успіх у їх розмноженні. Кульбаба, як відомо, розмножується і шляхом перехресного запилення, і шляхом апоміксису. З однієї і тієї ж ділянки під Петербургом були вибрані три генетично і фенотипно різні форми: з дрібно розсіченими листками (тип А); дуже опушені (тип Б); з довгими червоними черешками (тип В). Рослини, вирощені з насіння кожного типу, були висаджені на віддалі 18 і 3 см одна від другої. Підраховували кількість рослин, які виживали в різних умовах, кількість квіток на одній рослині, число насінин у суцвітті та на рослині в цілому. Результати показали, що в умовах розрідженої посадки найжиттєздатнішими є рослини типу Б (табл.4).

Таблиця 4.

Результати експериментального вивчення дії природного добору в кульбаби (за В.Н.Сукачовим, 1928)

Біотипи рослин	Відсоток рослин, які вимерзли при посадці		Насіннева продуктивність при		Загальна кількість насіння однієї рослини, шт.
	розрідженій	густій	кількість суцвітть, шт.	кількість насінин у суцвітті, шт.	
А	22,9	73,2	27	70	1890
Б	31,1	51,1	38	70	2660
В	10,3	75,9	10	140	1400

Рослини типу Б виявилися найплодовитішими, хоч за кількістю насінин в

одному суцвітті перевага була в рослин типу В.

В експерименті досліджено дію природного добору в тому вигляді, в якому він відбувається в природі. Оцінка особин проводилася за загальною життєздатністю і кількістю нащадків, а не за окремо взятою ознакою, як це робили інші дослідники.

Інше цікаве дослідження, яке так само об'єктивно свідчить про те, що в природі відбуваються процеси добору, проводилося в 1935 - 1940 рр. М.В.Тимофєєвим-Ресовським на сонечках (*Adalia bipunctata*). У Європі відомі дві головні форми цього виду (темна і червона), причому співвідношення між ними підтримується весь час на одному й тому самому рівні (рис.6). Для червоної форми характерне підвищене виживання влітку, тоді ж як під час зимівлі чорна форма холодостійкіша. Було точно враховано кількість червоних і чорних особин, що йшли на зимівлю (сонечка зимують у глибоких щілинах), і кількість особин, які успішно перезимували. У цьому дослідженні було точно визначено тиск і напрям добору для цього виду.

Досліди беззаперечно доводять реальність існування добору як процесу диференційованого знищення одних та вибіркового розмноження інших особин усередині популяції. Але ці експерименти ще не показують творчої провідної ролі добору при утворенні нових ознак і властивостей, що дозволила Ч.Дарвіну покласти принцип природного добору в основу теорії еволюції.

4. Провідна роль добору при виникненні нових ознак.

Розглянуті вище приклади показують, що дійсно в природі відбувається виживання найприспосованіших, але ці факти ще не розкривають творчу, видоутворюючу роль добору. Зараз у науці накопичено досить багато даних, які підтверджують провідну роль добору при змінах популяцій. Наведемо окремі приклади.

Явище індустріального меланізму. На території Великобританії за останнє століття істотно змінилися природні умови у зв'язку з так званою промисловою революцією. Розвиток фабрик і заводів спричинив помітне забруднення атмосфери часточками кіптяви, які, осідаючи на поверхні ґрунту і рослин, ведуть до потемніння загального фону довкілля. Аналіз зібраних комах із різних районів Великобританії (як і інших промислових країн Європи) показав, що близько 70 різних видів метеликів у цих районах стали в середньому темнішими.

В околицях Бірмінгема першого меланічного березового п'ядуна (*Biston betularia*) було виявлено в 1848 р. У 1953 р. на околицях Бірмінгема меланічна форма цього виду становила вже 90% від загальної кількості метеликів. Темна форма виявилася домінантною (у зв'язку з потемнінням стовбурів дерев та інших місць їх денного відпочинку). Спостереження за деякими комахоїдними птахами (славки, синиці та ін.) показали, що далеко від промислових центрів вони виловлюють в основному темних метеликів, а в промислових - білих.

Дані досліджень підтверджують існування сильного добору, направлено проти темних форм у незабруднених місцевостях і проти світлих у забруднених і задимлених районах. Розповсюдження меланічної форми було визначено підхопленням природним добром домінантного гена *carbonaria*, який

відповідає за темне забарвлення, пов'язаного зі зміною поведінки (темні метелики активно вибирали темний фон субстрату і були менш рухливими).

У результаті комплексного аналізу, проведеного систематиками, генетиками, екологами на протязі більше 100 років, уперше була беззаперечно доведена провідна роль природного добору у виникненні та розповсюдженні нової ознаки. Аналіз механізму формування індустріального меланізму сприяв перетворенню уявлень Ч.Дарвіна про провідну роль добору у виникненні нових ознак і властивостей із правдоподібною гіпотези в теорію.

Поширення серпоподібно-клітинної анемії. Іншим прикладом добору в природі, який також пов'язаний з тим, що окремі ознаки зустрічаються в популяції в різних кількісних співвідношеннях, є поширення серпоподібно-клітинної анемії. Серпоподібно-клітинна анемія - це захворювання крові, пов'язане з виникненням спадкового дефекту в молекулі гемоглобіну, що приводить до різкого зниження здатності крові переносити кисень. Еритроцити при цьому мають форму серпа. Особини, гомозиготні за рецесивним геном цього захворювання, гинуть уже на ранніх стадіях онтогенезу - у віці до 2 років. Здавалося, при такому негативному напрямку добору цей ген повинен би давно зникнути з популяції. Але насправді близько 20% корінного населення Африки, 8-9% негрів у США і Бразилії, 10-15% населення деяких частин Індії та цілого ряду інших країн виявилися гетерозиготними за цим геном. Така висока концентрація летального гена в природі залишалася загадкою доти, доки не встановили, що в гетерозиготному стані ген серпоподібно-клітинної анемії визначає стійкість особин до малярії. Відомо, що саме малярія в деяких країнах тропічного клімату залишається однією з основних причин смертності населення.

Природний добір, спрямований на виживання і розмноження особин, сприяє індивідам, гетерозиготним за геном серпоподібно-клітинної анемії. Так, складний, направлений у різних напрямках тиск добору на стійкість до малярії, з одного боку, і знищення в популяції гена серпоподібно-клітинної анемії, з іншого, через дію генетичних закономірностей приводить до встановлення стійкого поліморфізму.

Підвищення резистентності гризунів і комах до дії отрутохімікатів. Відомо, що ефективність використання навіть найдосконаліших отрутохімікатів швидко й різко знижується в результаті дії добору в расах і популяціях шкідників за стійкістю до них. Так, у 1947 р. використання антикоагулянту крові варфарину в невеликих дозах приводило через 5 днів до загибелі всієї отруєної популяції пацюків. Але вже через 10-15 років виявилось, що пацюки поїдають варфарин без усякої для себе шкоди. Підвищення стійкості пацюків до цього отрутохімікату - це результат добору і подальшого розповсюдження особин, які випадково виявилися стійкими в межах популяції. Так виникла раса пацюків, які дістали назву "суперпацюків", причому виникли вони на основі різних мутацій майже у всіх країнах світу. Аналогічна ситуація спостерігається при боротьбі з шкідливими комахами. Усередині популяції комахи часто виявляються неоднорідними за стійкістю до отрутохімікатів. Ця спадкова неоднорідність є основою для підвищення їх популяційної стійкості до

отрутохімікатів. Після впливу отрут виживають лише стійкі особини, які в результаті розмноження утворюють популяції, стійкі до цих отрут.

Ці явища відомі при підвищенні стійкості мікроорганізмів до антибіотиків.

5.Ефективність і швидкість дії природного добору.

Ефективність і швидкість дії природного добору залежить від цілого ряду факторів: умов існування, конкретних ознак і, насамперед, від величини тиску добору. Для оцінки величини тиску добору необхідно ознайомитися з поняттям адаптивна цінність генотипу.

У процесі добору індивідуальні позитивні якості кожного генотипу в популяції оцінюються за здатністю передавати гени майбутнім поколінням. Здатність генотипу до виживання і відновлення в порівнянні з іншими генотипами в популяції називають адаптивною цінністю генотипу. Вона характеризує ступінь відносної пристосованості генотипу, позначається зазвичай буквою W і коливається в межах від 1 до 0. При $W=0$ передача генетичної інформації індивіда наступному поколінню відсутня і алель зникає з популяції; при $W=1$ можливе утворення максимальної кількості гамет з даною спадковою ознакою (повністю реалізуються потенційні можливості до розмноження).

Адаптивна цінність генотипу визначається всім комплексом генів, тому навіть генотипи, гомозиготні за одним і тим же геном, можуть мати різну адаптивну цінність. Кількісно адаптивну цінність визначають у відсотках частот алелей до і після добору, тобто з урахуванням їх частот у поколіннях, що залежить від коефіцієнта добору.

Коефіцієнт добору характеризує інтенсивність елімінації або зниження відновлення мутантної алелі в порівнянні з вихідною формою. Позначається він буквою S і є величиною, оберненою до адаптивної цінності генотипу: коливається від 1 до 0 - чим більша адаптивна цінність генотипу, тим нижчий коефіцієнт добору. Якщо $W=1$, то $S=0$. У природних умовах коефіцієнт добору, як правило, не перевищує 0,10 - 0,20; частіше має ще менше значення. Це значить, що до репродуктивного віку не доживають 10-20 особин із 100.

Коефіцієнт добору може виражати як збільшення, так і зменшення концентрації алелі. У першому випадку носій розмножується, у другому - елімінується.

У природі оцінка адаптивної цінності генотипу за окремою ознакою відбувається рідко, зазвичай добір проходить за комплексом ознак. Для характеристики адаптивної цінності всіх генотипів популяції визначають середню пристосованість W .

Вона дорівнює сумі частот генотипів після добору і визначається за формулою Харді-Вайнберга:

$$W=p^2W_0 + 2pqW_1 + q^2W_2$$

При цьому середню пристосованість домінантної гомозиготи беруть за 1, а пристосованість решти генотипів співвідносять із нею у відсотках.

Чим вищий коефіцієнт добору, тим інтенсивніший добір проти яких-небудь генотипів, тобто вищий тиск добору. Тиск добору завжди приводить за певний час до певного позитивного результату (зміни частоти генів). Це

ефективність добору.

6. Основні форми природного добору.

В еволюційній літературі вже існує цілий ряд різних систем класифікації форм добору, але до цього часу питання форм природного добору залишається дискусійним. Це пояснюється тим, що об'єднати форми природного добору в логічно струнку систему заважає той факт, що до цих пір не вдається визначити загальний стержень класифікації. У наш час виділяють більше 30 форм природного добору. Основні з них: стабілізуючий, рушійний і деструктивний.

Стабілізуючий добір - це форма природного добору, що зберігає норму, яка встановилася в даних умовах, і знищує всі виражені відхилення від неї. Перевагу в розмноженні при стабілізуючому доборі одержують особини з середнім проявом ознаки (образно цей добір називають виживанням "посередностей"). Ця форма добору ніби охороняє і посилює встановлену характеристику ознаки, усуваючи від розмноження всі особини, які фенотипно відхиляються в той чи інший бік від усталеної норми.

Дію стабілізуючого добору в природі можна проілюструвати рядом досліджень, серед яких найбільшою популярністю користуються дослідження Г.Бампаса. Цей американський орнітолог взимку 1898 р. зібрав на вулицях Манхеттена горобців, які задубіли від сильного морозу й завірюхи. Горобці були проаналізовані біометрично і паралельно їх відігрівали в лабораторії. Вижили лише ті птахи, параметри яких наближалися до середньої норми, тоді як інші, у яких спостерігалися відхилення за будь-якими ознаками (довжина крила, висота дзьоба, маса тіла, довжина тіла та ін.) у бік збільшення або зменшення, загинули.

Іншим прикладом стабілізуючого добору може послужити встановлений М.Карнол і Л.Пенроузом (1952) взаємозв'язок між масою тіла новонароджених дітей і їх смертністю: чим більше відхилення в будь-який бік від середньої норми (3,6 кг), тим рідше ці діти виживають.

Одним із результатів дії стабілізуючого добору є біохімічна єдність ("біохімічна універсальність") життя на Землі. Так, амінокислотний склад нижчих хребетних і людини майже однаковий, майже однаковий склад ферментів у різних рослин і т.д.

Стабілізуюча форма добору на протязі сотень тисяч і мільйонів поколінь оберігає види від суттєвих змін. Вона діє доти, доки умови життя, при яких ця ознака або властивість виникла, суттєво не змінюються. Стабілізуюча форма добору береже норму від руйнівного впливу мутаційного процесу, вибраковуюючи відхилення від пристосувальної норми. Без нього не було б постійності в живій природі. У цьому полягає важлива консервативна роль стабілізуючого природного добору, що необхідна також для збереження й посилення результатів рушійної форми добору.

Необхідно підкреслити, що існує два аспекти дії стабілізуючого добору. З одного боку, негативний аспект, тобто знищення всіх особин, які відхиляються від „стандартного" фенотипу, іноді цю форму добору називають нормалізуючим добром. З іншого боку, можна виділити і позитивний аспект стабілізуючого добору, який часто називають каталізуючим добром.

Каналізуючий добір - це відбір індивідів з генами, здатними стабілізувати процес онтогенезу і знижувати його чутливість до різних впливів (внутрішніх і зовнішніх). У популяціях можуть з'являтися гени, які понижують життєздатність фенотипу. У таких випадках добір буде спрямований на користь особин з генотипом, який забезпечує стабільний хід онтогенезу і здатність до модифікацій. Яка з двох форм стабілізуючого добору (нормалізуюча чи каналізуюча) виявиться важливішою, залежить від притоку нових генів у популяцію (Майр, 1974).

Рушійний або направлений добір - це добір, який сприяє появі фенотипно і генетично нових форм. Такий добір сприяє закріпленню нової норми замість старої, яка не відповідає новим умовам, що повільно і неухильно змінюються в новому напрямі. Зміна ознаки при цьому може проходити як у бік посилення, так і послаблення.

Втрата ознаки - звичайний результат дії рушійної форми добору. Наприклад, в умовах функціональної непотрібності органа (або його частини) природний добір сприяє їх редукції. Втрата крил частиною птахів і комах, пальців у копитних, кінцівок у плазунів, очей у тварин, які живуть у печерах, коріння і листків у рослин-паразитів - приклади дії рушійного добору в напрямку редукції органів.

Матеріал для дії добору постачається різного роду мутаціями, які ведуть до дезінтеграції організму й порушення системи його кореляції. Механізм дії рушійного добору полягає у виникненні численних мутацій, які включаються в генетичну систему виду через схрещування і комбінування. Унаслідок цього утворюються численні комбінативні форми, між якими відбувається добір. Оскільки умови середовища зазнають повільних неухильних змін у якому-небудь конкретному напрямі, то природно, що в популяції виду відбуватимуться зміни фенотипу як результат перебудови різноманітних комбінативних форм, які через вибірку елімінацію перебудовуватимуться відповідно до змінених умов середовища. Такий механізм рушійного добору, який веде до утворення нових екотипів, а решті-решт - і нових видів.

Ученими була вивчена можливість зміни числа щетинок у дрозофіли. Направлений добір через 30 поколінь в одній лінії знизив їх кількість з 32 до 25, а в іншій підвищив до 45-60 штук. Генетичний аналіз мух нових ліній показав, що нові ознаки обумовлені генетично.

Диструктивний (від англ. disruptive - розсікаючий) добір здійснюється на основі виживання і розмноження більш адаптивних крайніх відхилень від норми за рахунок елімінації середніх її варіантів. Цю форму добору викликають тривалі й різноспрямовані зміни умов довкілля, які розділяють (розривають) раніше єдину популяцію на дві і більше дочірніх популяцій. В основі диструктивного добору лежить дарвінівська дивергенція - екологічне розходження близьких форм. У результаті дивергенції відбувається розпад раніше цілісної поліморфної популяції на окремі самостійні форми.

Як приклад диструктивного добору можна навести утворення імітаційних форм (мімікрії) в африканського метелика. Зрозуміло, що вид-наслідувач дуже обмежений у можливостях пристосування, якщо він імітує тільки один вид.

Підвищити пристосованість можна шляхом набуття ознак не одного, а декількох неїстівних видів через утворення мімікрійних форм. І якраз у цього виду метелика є декілька форм самок, які живуть в одній місцевості, і кожна з них імітує певний неїстівний вид з підродина данаїд.

Результат дії дизруптивного добору – створення внутрішньовидового поліморфізму. Подальше посилення дивергенції форм всередині виду може привести до утворення самостійних видів. Ці процеси були покладені Ч.Дарвіном в основу тверджень про створення добром різноманіття форм живої природи.

Отже, очевидне еволюційне значення дизруптивної форми добору в створенні нових адаптацій і видів.

Як уже згадувалося вище, виділено декілька десятків різних форм природного добору, пов'язаних з окремими специфічними сторонами дії єдиного загального (“дарвінівського”) природного добору. Розглянемо деякі з них. Часто в природі виявляється, що певний генотип має селективні переваги тільки тоді, коли він рідкісний у популяції, і втрачає ці переваги, коли виявляється в надлишку. Це типова ситуація дії частотно-залежного добору. Якраз під його контролем знаходяться багато ознак захисного забарвлення типу мімікрії.

Наочним прикладом селективної цінності, яка залежить від частоти, є захисне забарвлення, характерне для різних видів метеликів. Успіх захисного забарвлення як засобу захисту від птахів, пов'язаний із тим, що чисельність особин виду-імітатора повинна бути менша, ніж виду-моделі. Комахоїдні птахи не поїдають метеликів виду-моделі після знайомства з їх неприємними або токсичними властивостями. Вид-імітатор дістає користь зі своєї подібності з моделлю опосередковано. Але якщо чисельність виду-імітатора значно підвищується, то порушується реакція на них комахоїдних форм птахів і захисне забарвлення вже не захищає цих метеликів від загибелі. Тому селективна цінність захисного забарвлення велика лише тоді, коли її власники зустрічаються рідко, а коли їх чисельність збільшується, то значення захисного забарвлення різко знижується.

Друга велика група прикладів дії природного добору пов'язана з вибором однієї з двох головних стратегій розмноження: або коротка тривалість життя, раннє статеве дозрівання і велика кількість нащадків, або тривале життя особини, пізнє настання зрілості, невелика кількість нащадків. І в першому (r-стратегія і відповідно r-добір), і в другому випадку (K-стратегія і K-добір) відбувається збереження популяції.

При R-доборі велика частина енергетичних витрат виду тратиться на появу численних нащадків (зазвичай, у нестабільних умовах), при K-доборі на виживання нечисленних нащадків (переважно, у стабільних умовах середовища). Розглянуті форми добору можуть бути названі в загальній формі добром, що пов'язаний з компактністю населення популяції.

З інших форм добору слід відмітити дестабілізуючий добір і добір місця проживання.

Дестабілізуючий добір характеризується розривом конкретних зв'язків в

організмі при інтенсивному доборі в певному напрямку. Так, добір на зменшення агресивності в хижих звірів у неволі веде до дестабілізації циклу розмноження (тварини можуть розмножуватися цілий рік).

Добір місця проживання може бути проілюстрований таким прикладом: самки двох близьких видів дрозофіл відкладають яйця на одному виді рослин, але самки одного виду - на тіньовому боці рослини, іншого - виключно на сонячному.

Статевий добір.

Природний добір, який стосується ознак особин однієї статі, називається статевим добром. Як правило, статевий добір витікає з боротьби між самцями (рідше - між самками) за можливість розмноження.

У теорії природного добору Ч.Дарвін зіткнувся з труднощами при поясненні фактів статевого деформізму (рис. 7). Здавалось би, яскраве забарвлення самців багатьох птахів, шлюбні співи і специфічні запахи самців діють демаскуюче, але вони мають значення для розмноження, для успіху в статевому доборі, підвищуючи можливість участі у відновленні нащадків. У самців дуже розвинуті засоби для турнірного бою (роги, ікла, шпори та ін.). Ці органи спочатку виникли як засоби захисту в боротьбі за існування, а потім були підхоплені статевим добром. У статевому доборі активніші найчастіше самці, що виражається в боях, співах, залицянні, демонстративній поведінці. Найактивніші самці часто займають типові для виду території, і тому в них більше шансів знайти самку для спарювання. Яскраве забарвлення і привертання уваги до самців у період шлюбного сезону в цілому для виду вигідно, тому що самки залишаються у відносній безпеці у відповідальний період. Статевий добір - це не самостійний фактор еволюції, а всього лише окремих випадок внутрішньовидового природного добору.

Індивідуальний і груповий добір. Як уже згадувалося раніше, природний добір поділяється на індивідуальний і груповий. Індивідуальний добір зводиться до вибіркового розмноження окремих особин, які мають переваги в боротьбі за існування в межах популяції. Індивідуальний добір ґрунтується на змаганнях особин усередині популяції.

Природний добір, відбираючи незначні спадкові відмінності особин і спрямовуючи їх у певному напрямку, сприяє поступовому відхиленню нащадків від предків. Будь-які ознаки і властивості видів та вищих таксонів формуються в процесі добору особин на основі оцінки їх індивідуальних відмінностей. На цьому постійному фоні індивідуального добору в природі і здійснюється груповий добір - переважне розмноження особин певної групи.

При груповому доборі в еволюції закріплюються ознаки, сприятливі для групи, але не завжди сприятливі для особини. При груповому доборі групи особин змагаються одна з другою в створенні й підтримці цілісності надіндивідуальних систем.

Споріднені особини мають подібніші генотипи, ніж неспоріднені. Тому якщо яка-небудь ознака в частини споріднених особин буде сприяти виживанню родичів, то така ознака може закріпитися в еволюції навіть при умові її негативного впливу на безпосереднього носія. Наприклад, особина, яка

попереджує криком про появу хижака своїх родичів, найчастіше стає жертвою. Але всі решта особин цієї групи будуть урятовані, а оскільки ознака альтруїзму характерна хоч для деяких з них теж, то вона буде розповсюджуватися природним добром (добром родичів). Допускають, що якраз груповим добром закріплені в еволюції властивості, пов'язані з регуляцією чисельності популяції. Груповий добір може привести або до витіснення однієї із конкуруючих груп і тим самим зменшити групове різноманіття, або до виникнення нових відмінностей між формами і, відповідно, зменшити тиск добору. Спостереження показали, що види антилоп африканських саван поїдають різні частини трав'янистих рослин (одні їдять тільки м'які верхівки трав з квітами, інші - тільки сухі соломинки трав, треті - колючі листки і т.д.). Таке явище - результат групового міжвидового добору, який сприяє збільшенню "суми життя" на одиницю площі (Яблоков, Юсуфов, 1998).

У всіх без винятку випадках груповий добір ґрунтується на внутрішньопопуляційному природному доборі. Це і зрозуміло, бо конкуренція видів у процесі еволюції відбувається через конкуренцію їх індивідів. Виникнення еволюційних новинок відбувається тільки при індивідуальному доборі незліченної кількості варіантів, а груповий добір вибирає з уже готових пристосувань, що виникли на внутрішньовидовому рівні. Проміжне становище займає груповий внутрішньовидовий добір - різних сімей, популяцій, груп популяцій.

7. Добір в агамії форм.

Теорія природного добору ґрунтується і розвинута на матеріалі статевих організмів, які утворюють популяції і види, охарактеризовані вище. Але багато положень теорії природного добору стосуються й агамних форм. І в таких організмів можуть відбиратися окремі генотипи, нащадки яких змінюють вигляд вихідної популяції. У цьому випадку, мабуть, межа між індивідуальним і груповим добром буде нечіткою, оскільки добір групи особин з абсолютно однаковим генотипом не буде відрізнятися за еволюційними наслідками від виживання однієї-єдиної особини з такої групи.

Ефективність добору в агамних групах може бути надзвичайно висока, оскільки будь-яка мутантна особина може стати родоначальником нової популяції і виду. Нагадаємо, що поняття популяції і виду в прокаріот та агамних форм дещо відрізняється від такого в статевих організмів рослин, тварин, грибів.

8. Творча роль природного добору.

Визначення добору як диференціального розмноження особин з різними генотипами тісно пов'язане з признанням його творчої ролі. Один і той же матеріал (спадкова мінливість) у залежності від умов і спрямованості добору може привести до різних адаптацій. За цією ознакою дію добору порівнюють із діяльністю скульптора. Як він із безформної глиби граніту створює чудові творіння, лише відсікаючи непотрібне, так і добір, складаючи безліч змін, створює пристосування і види, усуваючи від розмноження лише менш вдалі особини. Аналогія зі скульптором, звичайно, неповна: у людини-творця завжди є план майбутнього творіння і, відсікаючи ті чи інші шматки від глиби граніту,

вона йде до здійснення мети. У доборі такої мети немає, спрямованість дії добору виникає стихійно. Але в доборі є практично необмежений час дії (мільйони і мільярди років) і величезне різноманіття матеріалу для роботи.

Формування будь-якого генотипу відбувається під дією природного добору, що змінює всю спадкову мінливість. Це веде до зміни фенотипу, тобто до виникнення всіх ознак і властивостей організму.

Усі ознаки й пристосування виникають під впливом природного добору в результаті поєднання різних генів. До цього слід додати, що кожен ген відбирається і накопичується не сам по собі, а в системі з іншими генами в цілісному генотипі, як букви в словах і слова в реченнях.

Добір формує ознаки і властивості через інтегрування окремих випадкових відхилень із незначною адаптивною цінністю.

Визнання за природним добром провідної ролі в еволюції не принижує значення решти факторів еволюційного процесу.

Усі елементарні еволюційні фактори взаємопов'язані під контролем добору, усі вони впливають на елементарний еволюційний матеріал, змінюючи елементарну еволюційну одиницю.

Теорія природного добору була і залишається одним з основних теоретичних узагальнень біології, якраз на її основі був пояснений механізм еволюції. Концепція природного добору зберігає своє фундаментальне значення в біології, незважаючи на постійні спроби її обмеження або навіть заперечення.

При оцінці ролі природного добору як спрямовуючого фактора еволюції виникали і виникають зараз гострі дискусії. Але теорія природного добору до цих пір витримала всі випробування, пов'язані з аналізом фактичного матеріалу, який накопичується в різних галузях біології. У той же час теорія природного добору ще не є досконалою і потребує подальшого розвитку.

Лекція 16. ВИД ТА ВИДОУТВОРЕННЯ

План

1. Історія формування уявлень про вид.
2. Сучасні критерії виду.
3. Загальні ознаки виду.
4. Структура виду.

1. Історія формування уявлень про вид.

Органічна природа виступає перед нами у різноманітності своїх форм, які називаються видами. Про цю різноманітність дають уявлення такі факти. Так, зоологи вважають, що загальне число відомих видів тварин наближається до 1500000. Число видів сучасних рослин досягає 500000. Проте багато видів тварин і рослин ще не описані. Наші уявлення про різноманітність органічних форм ще більше розширяться, якщо ми звернемося до історії їх розвитку. За підрахунками палеонтологів, число вимерлих видів рослин досягає 250 тис., а вимерлих видів тварин - 7 млн. Цей факт наводить на думку, що різноманітність живих форм є результатом тривалого історичного процесу розвитку.

Термін вид (*Species*) стосовно до органічних форм існує в науковій літературі понад 250 років. На рубежі XVII і XVIII ст. його застосував у своїй науковій праці (*Historia plantarum*) Джон Рей (1686 - 1704). Остаточне закріплення цього терміна та формування його бінарної номенклатури пов'язане з ім'ям К.Ліннея. У його уявленні види були формами, що їх дав нам творець. Ці форми за законами розмноження відтворювали безліч інших, але завжди подібних до себе. Отже, природа видів залишалася і залишається незмінною. Таким чином, Лінней та інші креаціоністи визнавали види як реально існуючі константні форми. Приблизно такої ж думки дотримувався на перших етапах своєї наукової діяльності і Ж.Б.Ламарк. Ще в 1786р. у другому томі французької методичної енциклопедії в статті "Вид" він писав, що як у тварин, так і в рослин вид складається з сукупності схожих між собою особин, які залишаються такими самими при розмноженні. Проте пізніше розробка еволюційної ідеї призвела Ламарка до заперечення реальності видів. У "Філософії зоології" він виступає з критикою таких поглядів. Його новий погляд зводиться до того, що саме поняття виду вже несе в собі уявлення про незмінність. Наші класифікації тварин і рослин завжди штучні, принесені людиною у природу. А в дійсності в природі серед її витворів немає ні константних класів, ні рядів, ні родин, ні родів, ні видів. Вона створювала тільки особини, які послідовно змінювали одна одну і були до певної міри схожі на особини, що їх народили. Таким чином, органічний світ, за Ламарком, коли його розглядати у просторі та часі в процесі історичного розвитку, являє собою численну сукупність індивідів, пов'язаних між собою різним ступенем споріднених зв'язків. Основна помилка Ламарка в цьому трактуванні схожості форм органічної природи полягає в тому, що він ототожнював заперечення сталості видів із запереченням їх реальності на певному відрізку історичного процесу розвитку.

Певну формальну схожість із цією концепцією має трактування виду, що його дав Дарвін у "Походженні видів", де він писав: "Термін вид я вважаю цілком довільним, його вигадано заради зручності, для позначення груп особин, близько між собою схожих: він істотно не відрізняється від терміна різновидність, яким позначають форми, менш різко відмінні і більш хиткі (у своїх ознаках). Також і термін різновидність, порівняно із просто індивідуальними відмінностями, застосовується довільно, заради зручності". Ця фраза, ізольована від загального контексту книги Дарвіна, не раз була джерелом неправильного тлумачення його позиції в питанні про вид. Справді, буквальне тлумачення такого формулювання призводить до заперечення реального існування видів, що, як відомо, суперечить загальній концепції Дарвіна, який вивчав саме процес походження видів. На це вказував академік В.Л. Комаров.

Для Дарвіна головне полягало не в обговоренні того, чи реальним є існування видів тварин і рослин, які ми зустрічаємо тепер у природі. Його основним завданням було довести, що виду як категорії, строго визначеної, завжди собі рівної і незмінної, у природі не існує. Це завдання і було розв'язане у працях Ч. Дарвіна: він створив матеріалістичне вчення "про вид рухливий, про вид, що перебуває в процесі становлення". Відповідно до цього вчення, вид - явище історичне. Він виникає, розвивається, досягає певного розвитку, потім, коли змінюються умови життя, або зникає, поступаючись місцем іншим видам, або сам змінюється і дає початок новим формам.

Цю сторону вчення Дарвіна далі розвинув К.А.Тімірязєв у своїй праці "Історичний метод у біології". Основна думка Тімірязєва зводилася до того, що коли ми розглянемо органічний світ із певної відстані, то він постане перед нами у вигляді ланцюга органічних форм. Коли ми підійдемо ближче, то упевнимися, що це не суцільний ланцюг, а тільки розміщені подібно до ланцюга, але не зчеплені між собою ланки. Ці розрізнені ланки органічного ланцюга і є видами.

Сьогодні загальноприйнятим вважається саме такий погляд на вид. Вид - це реально існуючі рухливі форми живої матерії, що виникають в історичному процесі розвитку. Вид - це конкретна надорганізова форма існування живої природи. Види відмінні між собою істотними ознаками в зовнішній і внутрішній будові, у своїх життєвих функціях, а також у характері обміну речовин між ними і середовищем. Кожен вид характеризується певним ареалом, у якому він займає відповідні до його екологічних особливостей місця перебування. Вид є певною ланкою (етапом) в еволюції живої матерії, досить добре відокремленою від інших видів завдяки ізолюючим механізмам, що виробляються в процесі природного добору. У природі вид представлений сукупністю поколінь, що походять від спільного предка.

2. Сучасні критерії виду.

У систематиці вид є основною таксономічною одиницею. Дарвін не дає точного визначення виду. На його думку, це категорія умовна, тимчасова, історична. Кожен вид виник із іншого виду й існує, доки не зміняться умови. Змінені умови можуть викликати або вимирання виду, або вид зміниться і дасть початок новим видам. Відомо кілька визначень виду. Одне з них: вид – це

сукупність особин, які морфологічно подібні, здатні схрещуватись між собою і давати плодюче потомство, населяють певний ареал, мають однакові вимоги та пристосування до умов навколишнього середовища і не схрещуються з особинами інших видів.

Унаслідок існування в природі дуже близьких видів-близнюків, видову приналежність певної групи особин установлюють за різними критеріями виду, тобто за характерними ознаками і властивостями.

Морфологічний критерій. Особини різних видів відрізняються між собою за зовнішньою і внутрішньою будовою. Наприклад, види білого і бурого ведмедя чітко відрізняються за забарвленням шерсті. Однак забарвлення покривів тіла - не абсолютний показник для розпізнавання видів. Відомо немало прикладів видів-близнюків, особини яких настільки схожі між собою, що дуже часто систематики відносили їх до одного виду. Був період, коли вважалося, що в Європі малярію розносить один вид комарів - малярійний комар (*Anopheles maculipennis*). Із часом було встановлено, що *A. maculipennis* складається з шести самостійних видів, які відрізняються біологічними ознаками яєць. Види-близнюки зустрічаються у всіх великих таксонах тварин. У природі такі види, як правило, не схрещуються між собою, оскільки за особливими прикметами знаходять особин свого виду.

Фізіолого-біохімічний критерій. Послідовність та інтенсивність фізіологічних процесів також специфічні для кожного виду. Однак для багатьох видів характерні деякі подібні фізіологічні показники. Так, у цілого ряду арктичних риб інтенсивність обміну і загальна активність такі ж, як у риб, що живуть у тропічних водах. Особини кожного виду мають і єдину генетичну конституцію, що обумовлює синтез однакових білків, які відрізняються від білків іншого виду. Однак, і біохімічний критерій відносний і не може бути абсолютним показником якісного визначення виду. У близьких видів багатьох бактерій, грибів, вищих рослин склад ДНК, що визначається відношенням пуринових і піраїдинових основ, виявився однаковим або майже однаковим. Отже, і за фізіологічними, і за біохімічними ознаками виділяються види-близнюки.

Еколого-географічний критерій. Кожен вид живе в конкретних умовах, що в екології характеризуються поняттям "адаптивна ніша". Поняття ніші включає два аспекти: географічний і екологічний, урахування яких дуже важливо для характеристики виду. Географічний аспект означає територію (географічну зону), на якій живе вид. Білий ведмідь, наприклад, заселяє Арктику, бурий ведмідь - лісо-тайгову зону. Ареали цих видів не перекриваються, вони географічно ізольовані. Екологічний аспект відображає відношення виду до умов існування. Поділ видів за еколого-географічним критерієм базується на їх географічному роз'єднанні, як це видно на прикладі просторової ізоляції ареалів білого і бурого ведмедів. Показником географічної визначеності видів є ендемічність деяких із них, особливо характерна для острівних і гірських видів. Так, у Австралії із 12 тис. видів рослин більше 9 тис. ендеміки цього континенту. Ендемізм - наслідок географічної ізоляції виду.

Разом із тим відомо багато видів-космополітів, здатних широко розселятися по території земної кулі, серед них багато видів деревних рослин (береза, сосна, ялина), комах (комарі, сарана), ссавці (миші, ондатра), які живуть у Новому і Старому Світі. Ці факти свідчать про те, що географічний показник, як і інші показники виду, не можуть бути єдиним і абсолютним його критерієм.

Екологічна визначеність - характерна ознака виду, оскільки вид пристосований до умов свого існування. Екологічно види обумовлюються різними причинами. На перший погляд, деякі види малинівки у ялинових лісах займають одну нішу, а насправді, одні з них харчуються на зовнішніх, а інші на внутрішніх гілках дерев. Чіткий поділ екологічних ніш, особливо між близько родинними видами, пояснюється однаковими потребами у їжі, місцях розмноження, що відомо під назвою "принцип екологічного виключення".

Генетико-репродуктивний критерій. Істотна ознака виду - несхрещуваність його з іншими видами (генетична ізоляція). Однак є багато прикладів порушення бар'єрів несхрещуваності, які спостерігаються при міжвидовій гібридизації. Отже, ступінь генетичної ізоляції також не має абсолютного значення. Крім того, генетико-репродуктивний критерій не можна використати для розпізнавання видів у організмів, що розмножуються нестатево.

Тільки використання усіх або більшості критеріїв дозволить визначити межі кожного конкретного виду і віднести особину до того чи іншого виду.

3. Загальні ознаки виду.

У числі загальних ознак виду, які характеризують його як особливу форму організації життя виділяють наступні.

Дискретність. Вид - це утворення відносно відокремлене (дискретне) від інших видів у просторі (географічна ізоляція), за типом організації (єдність генотипної і фенотипної будови особин) і за здатністю у процесі розмноження зберігати свою якісну визначеність.

Чисельність. Вид складається з багатьох особин. Він має свій рівень чисельності, середня кількість якого входить у його якісну характеристику.

Цілісність. Вид - це не просто сукупність особин, а організована система, яка має внутрішню структуру. Зв'язками, об'єднуючими внутрішньовидові форми в єдину систему, є видові адаптації.

Стійкість. У сукупності особин, які складають вид, час життя обмежений. Вид як такий здатен існувати дуже довго. Життя виду в часі не запрограмоване.

Історичність. Хоча вид не має заздалегідь запланованого періоду існування, його стійкість у часі відносна, оскільки зміна умов існування може стати причиною його вимирання. Здатність до історичного розвитку характеризує вид як об'єкт еволюції. Історичність і стійкість складають ті риси виду, які більш усього цікавлять еволюціоністів.

4. Структура виду.

На сучасному етапі виділяють два підходи до розуміння структури виду. Згідно першого, одні види складаються з популяцій, що мають безперервну

(або клінальну) мінливість по всьому їх ареалу, інші види представлені ізольованими популяціями (ізолятами), треті включають змішані гібридні популяції.

Другий підхід до розуміння структури виду оснований на вивченні внутрішньовидових одиниць по принципу відокремленого і спільного їх існування. Такий поділ закріпився й у відповідній термінології: алопатричні і симпатричні групи. Алопатричні - це внутрішньовидові форми, що проживають на різних територіях, симпатричні - ті, що живуть на одній території.

Алопатричні форми. Алопатричну групу складають три внутрішньовидові форми: популяція, екологічна і географічна раси.

Популяція - початкова ланка в ряді алопатричних форм. Вона займає певну частину ареалу виду і відносно ізольована від інших популяцій свого виду. Популяція здатна самостійно існувати і еволюційно розвиватись.

Екологічна раса (або екотип) - це популяція або група популяцій, яка характеризується спадково закріпленими адаптаціями до чітко виражених екологічних умов певного місцепроживання в межах ареалу виду. Так, одна популяція гірського виду рослин утворює карликовий екотип, інша представлена тіньовим екотипом, який росте в нижньому ярусі лісу.

Завдяки наявності екотипів вид набуває високої стійкості, оскільки максимально використовує різноманітність умов існування. При елімінації одного екотипу вид зберігається в інших екотипах. Екологічна раса - це самостійна внутрішньовидова одиниця, що має власний ареал і здатна в процесі еволюції вийти на рівень нового виду.

Географічна раса (або підтип) представляє собою сукупність популяцій або одну суперпопуляцію, що проживає на території з більш-менш однаковими кліматичними, фунтовими та іншими фізичними і біогеографічними особливостями середовища. Залежно від місця існування виділяють підвиди гірські, рівнинні, острівні. Прикладом можуть бути світлий дятел, що живе на Камчатці, і темний дятел із Північного Іраку. Ці раси отримали самостійні видові назви. Географічні раси відрізняються між собою не тільки ландшафтними характеристиками їхнього місця існування, але і репродуктивною ізоляцією. Вони можуть дуже відрізнятися між собою і за генетичним складом. Так, рівнинні підвиди мають однаковий генофонд, що, можливо, пов'язано з відсутністю ізольованих бар'єрів між особинами і перевагою вільного схрещування. Навпаки, гірські раси дуже складні за генетичною структурою, бо живуть в умовах, які обмежують вільне схрещування. Острівні підвиди через невелику чисельність і близьке родинне схрещування характеризуються значною гомозиготністю особин.

Таким чином, географічні раси стоять на межі переходу до самостійних видів.

Симпатричні форми. Симпатричну групу в популяції вищих рослин складають три форми: екоелемент, ізореагент і біотип. Що ж стосується внутрішньопопуляційної структури у тварин, то тут є декілька думок, але

жодна з них не дозволяє чітко виділити складові одиниці популяції, як це зроблено для рослин.

Екоелемент. Він представляє собою одиницю популяції, що відрізняється морфо-фізіологічними ознаками, обумовленими особливостями екологічних умов вузького місця існування. Наприклад, у рослин екоелементи можуть відрізнятися за формою і розміром куща, типом гілкування, ритмами росту і розвитку, відношенням до вологості і затінення. Ці морфо-фізіологічні особливості закріплені генетично і успадковуються в комплексі, як одне ціле. Утворення екоелемента починається із адаптативної модифікації, яка під дією добору спадково закріплюється, і, таким чином, виникає стійкий генетичний комплекс ознак, типових для даного вузького місцеіснування.

Ізореагент - це група морфологічно подібних організмів, однаково реагуючих на дію зовнішнього середовища. Наприклад, виділяють ізореагенти за перевагою до певного складу ґрунту і його кислотності (едафогрупи), за конкурентноздатністю (ценогрупи), за строками розмноження і ритмами вегетації (феногрупи). Ізореагенти можуть бути генетично однорідні і різнорідні, складатись із одних модифікантів або об'єднувати модифікантів із генетично закріпленими формами. Багато ізореагентів не можуть зберігати конкурентноздатність поза популяцією. Звідси висновок, що ізореагенти тільки тоді стають одиницями, здатними до самостійного існування й еволюції, коли вони під дією добору досягнуть рівня справжнього екоелемента.

Біотип (у класичному формулюванні В. Йогансена) характеризується як група генетично однакових особин, тобто таких, які мають однаковий генотип. Один генотип відрізняється від іншого однією мутацією. Біотип - найелементарніша одиниця популяції. Біотипами є чисті лінії в кукурудзи, пшениці, які розводяться в умовах самозапилення. У природних умовах біотопи не можуть існувати без зв'язку з іншими біотопами свого виду. Відомо, що тільки така популяція стійка в боротьбі за існування, як генетично різнорідна. Різноманіття генофонду популяції і складають її біотопи.

Лекція 17. ВИДОУТВОРЕННЯ ЯК РЕЗУЛЬТАТ МІКРОЕВОЛЮЦІЙНИХ ПРОЦЕСІВ

План

1. Видоутворення як джерело виникнення різноманіття в живій природі.
2. Основні шляхи і способи видоутворення.
3. Наукове і практичне значення мікроеволюції.

1. Видоутворення як джерело виникнення різноманіття в живій природі.

Населення кожного виду й ареал, який він займає, становить складну мозаїку популяцій із різною кількістю особин, по-різному ізольованих одна від другої, що населяють подібні або відмінні за фізико-географічними, біогеоценологічними умовами простори. Усі популяції всередині виду гетерогенні за своїм складом, відрізняються або присутністю різних генотипів, або відносною їх концентрацією; у межах виду немає двох ідентичних популяцій.

Будь-яка популяція може зазнавати того або іншого тиску всіх елементарних еволюційних факторів. Справді, у всіх популяціях відбувається мутаційний процес, флуктуації кількості особин, певний тиск ізоляції і природний добір. Усе це веде до того, що популяції завжди є динамічними системами, у яких із часом може змінюватися ступінь тиску цих факторів і переважати тиск то одного, то іншого фактора. Та поки особини з різних популяцій усередині виду хоч зрідка можуть схрещуватися і давати плідних нащадків, вид залишається єдиним, як складна інтегрована система. Проте з виникненням сильного тиску ізоляції цей потік генетичної інформації може перерватися. Тоді ізольовані частини видового населення, нагромадивши зміни під впливом діючих еволюційних факторів, можуть перестати схрещуватися при наступних зустрічах і стануть генетично самостійними.

Виникнення такої ізоляції між різними частинами видового населення означає поділ одного виду на два, тобто має місце видоутворення - поділ (у часі та в просторі) у минулому єдиного виду на два або декілька. Іншими словами, видоутворення - це поділ генетично відкритої системи, якими є у відношенні одна до другої популяції і їх групи всередині виду, на генетично закриті (і обов'язково стійкі) системи. Видоутворення відбувається в результаті процесів мікроеволюції, які весь час протікають усередині виду.

Усі добре вивчені мікроеволюційні процеси відбуваються в угрупованнях особин, які схрещуються і генетично змішуються. Тільки в такій системі можливе утворення нескінченної кількості різних генетичних комбінацій, які є основою для ефективної дії природного добору. Утворення нового виду створює, як правило, нездоланні в природних умовах ізоляційні бар'єри, які дозволяють зберігати специфічні адаптації кожного виду і визначають можливість збереження і збільшення різноманіття проявів живого на нашій планеті.

2. Основні шляхи і способи видоутворення.

Видоутворення може розглядатися в територіальному й філогенетичному

аспектах.

Новий вид може виникнути з однієї або групи суміжних популяцій, розміщених на периферії вихідного виду. Таке видоутворення називають алопатичним (від гр. *altos* - інший, *patris* - батьківщина). В інших випадках новий вид може виникнути всередині ареалу вихідного виду. Цей шлях видоутворення називають симпатричним (від гр. *syn* - разом, *paths* - батьківщина). Якщо новий вид виникає через поступові зміни одного й того ж виду в часі, без якої-небудь дивергенції вихідних груп, то таке видоутворення називають філетичним. Коротко розглянемо ці основні шляхи видоутворення.

Алопатичне видоутворення ще часто називають географічним. Прикладом алопатичного видоутворення може бути виникнення виду у великих чайок. На узбережжі Балтійського і Північного морів живуть, не схрещуючись, два види мартинів: сріблястий (*Larus argentatus*) і чорнокрилий (*Larus fuscus*). Ці, здавалось би, два цілком самостійних види об'єднуються один з одним через безперервний ланцюг підвидів, що охоплює Північну Європу, з одного боку, і Гренландію та Північну Америку, з іншого. Історія виникнення цих видів мартинів подібно така. Кількасот тисяч років тому в районі сучасної Берингової протоки була розповсюджена предківська форма цих птахів. Протягом наступних сотень тисяч років ці мартини, біологічно пов'язані або з узбережжям моря, або з внутрішньоконтинентальними водоймами, почали поширюватися на схід і на захід, утворивши до нашого часу два безперервні ланцюги підвидів. Особини всіх сусідніх підвидів схрещуються в природі і дають плідних нащадків.

У районі ж Північного й Балтійського морів відбулася зустріч кінцевих ланок східного і західного ланцюгів підвидів. Нагромаджені в процесі мікроеволюції окремих підвидів відмінності в біології (особливо способу життя, деякі морфологічні особливості та ін.) виявилися достатніми для утворення двох нових видів.

При алопатичному видоутворенні нові види можуть виникнути також через фрагментацію ареалу широко розповсюдженого батьківського виду. Прикладом такого процесу може бути виникнення трьох видів конвалії (рід *Convallaria*). Вихідний батьківський вид був кілька мільйонів років тому дуже поширений у широколистих лісах Європи. У четвертинний період у зв'язку з скороченням площ, зайнятих широколистими лісами, єдиний ареал цього виду було розірвано на кілька самостійних частин: конвалії збереглися тільки на лісових територіях, що уникли зледеніння (на Далекому Сході, у Закавказзі, Південній Європі). До нашого часу, переживши зледеніння на Півдні Європи, конвалія повторно поширилася по всій лісовій зоні, утворивши вид *C. majalis*.

У Закавказзі утворився вид *C. trauscaucasica*, а на Далекому Сході - *C. keiskii* (з червоними черешками і восковим нальотом на листках).

Інший спосіб алопатичного видоутворення - це видоутворення при розселенні вихідного виду, у процесі якого найвіддаленіші від центру розселення популяції та їх групи, інтенсивно перетворюючись, стають родоначальниками нових видів. Крім вищенаведеного прикладу з полярними чайками, можна навести й деякі інші (птахи, рептилії та ін.)

В основі алопатичного видоутворення лежать ті або інші форми просторової ізоляції, і цей шлях видоутворення завжди порівняно тривалий у часі (сотні тисяч поколінь). Алопатичне видоутворення завжди зв'язане з історією формування видового ареалу.

При симпатричному видоутворенні новий вид виникає всередині ареалу вихідного виду. Перший спосіб симпатричного видоутворення: виникнення нових видів за допомогою швидкої зміни каріотипу, наприклад, при автополіплодії через подвоєння, потроєння і т.д. основного набору хромосом предківських форм. У природі відомі групи близьких видів (як правило, рослин) з кратним набором хромосом. Наприклад, у роді хризантем (*Chrysanthemum*) усі форми мають число хромосом кратне 9 (9, 18, 27, 36 і т.д.).

Другий спосіб симпатричного видоутворення: не гібридизація з подальшим подвоєнням хромосом - алополіплоїдія.

Цей тип видоутворення звичайний у рослин: за деякими підрахунками більше 50% видів рослин являють собою гібридогенні форми - алополіплоїди. Наприклад, культурна слива (*Prunus domestica*, $2n=48$) виникла через гібридизацію терену (*P. spinosa*, $2n=32$) з аличею (*P. divaricata*, $2n=16$), з подальшим подвоєнням хромосом. Деякі види малини, тютюну, полину, ірисів та інших рослин - алополіплоїди гібридогенного походження.

Інший приклад: горобинокизильник (*Sorbus cotoneaster*) – вид-гібрид, який поєднує ознаки горобини і кизильнику й поширений у лісах Південної Якутії по берегах річки Алдан. У результаті гібридогенного видоутворення особливо часто можуть утворюватися комплекси видів, які між собою пов'язані гібридизацією, - сінгамеони (Грант, 1980). У випадку таких гібридних комплексів іноді буває важко визначити чіткі межі між окремими видами, хоч види як стійкі генетичні системи виділяються досить виразно.

Нарешті, досить вивченим способом симпатричного видоутворення є виникнення нових форм у результаті сезонної ізоляції. Відомо існування яскраво виражених сезонних форм у рослин, наприклад, у дзвінця великого (*Rhinanthus major*), ранньоквітучі та пізньоквітучі форми повністю репродуктивно ізолювані одна від другої. І якщо умови добору збережуться, то лише питання часу, коли ці форми набудуть рангу нових видів.

Аналогічний стан з ярими та озимими расами прохідних риб. Можливо, що ці форми вже є різними видами, які дуже подібні морфологічно, але генетично ізолювані (види-двійники).

Особливістю симпатричного шляху видоутворення є виникнення нових видів, морфологічно близьких до вихідного виду. Так, при поліплоїдії збільшуються розміри, але загальний вигляд рослин зберігається, як правило, незмінним, при хромосомних перебудовах спостерігається та ж картина, при екологічній або сезонній ізоляції форми теж морфологічно відрізняються слабо. Лише у випадку гібридогенного виникнення видів з'являється нова видова форма, яка відрізняється від кожної з батьківських форм, але їй властиві ознаки, характерні для двох вихідних видів.

При філогенетичному видоутворенні вид, весь у цілому змінюючись у ряді поколінь, перетворюється в новий вид, який можна виділити, порівнюючи

характеристики окремих груп поколінь. При такому порівнянні можливе лише порівняння морфологічних характеристик із використанням даних палеонтології. При цьому завжди залишається можливість того, що на якомусь етапі еволюції від єдиного філогенетичного стовбура могли відділитися інші групи. Тому в чистому вигляді філогенетична еволюція можлива лише в ідеалізованих умовах як відображення еволюційного процесу на певному відрізку життя виду, тобто на певній фратрії. Межі між окремими видами в філогенетичному ряді провести неможливо, вони завжди будуть умовні.

Нова популяція може виникнути всього від декількох вихідних особин, котрі потрапили в сприятливі умови. Ця невелика кількість особин-засновників несе лише частину генетичної мінливості батьківської популяції. Тому популяція, яка утворюється від цих особин, буде менш різноманітною, гено- і фенотипно однорідною до тих пір, поки не відбудеться збагачення генофонду за рахунок нових мутацій або імміграції.

При виникненні нових видів у принципі може спостерігатися аналогічна картина: ізольовані окремі популяції неминуче повинні мати менший спектр генетичної мінливості, ніж вид у цілому. До цього слід додати і ефект гомозиготності, який відбувається в результаті неминучого інбридингу всередині невеликої за розміром популяції засновника.

Частина генів у невеликій популяції може бути втрачена і в результаті дії популяційних хвиль.

Важко заздалегідь визначити, наскільки всі перераховані вище генетичні явища виявляться несприятливими для виникнення нового виду. Одночасно втрата генетичної мінливості різко скорочує число генів, шкідливих у гомозиготному стані, тобто зменшує генетичний тягар. І популяція як засновник нового виду, на думку Е.Майра (1974), одержує "хороший старт".

Очевидно, принцип засновника в тій чи іншій формі діє при видоутворенні досить широко. Описано безліч випадків, коли від небагатьох особин утворювалися численні популяції. Більшість ссавців і птахів, успішно вселених у Північній Америці, Австралії, Новій Зеландії, є нащадками небагатьох особин. Так, мільйони австралійських кроликів походять від 24 особин. Мільйони золотистих хом'ячків у лабораторіях всього світу - від однієї-єдиної самки. Немає сумніву, що на протязі еволюції життя на Землі подібні випадки були непоодинокими і повинні були привести до виникнення нових видів.

У всіх цих випадках наявний запас генетичної мінливості був достатнім для підтримки групи особин, що виникали від засновника в життєздатному стані. Можливі тільки два шляхи вирішення цього еволюційного завдання: або вдалий збіг зовнішніх умов, який визначав досить слабкий тиск природного добору в нових умовах, або спалах індивідуальної мінливості, яка зразу дає достатній матеріал для дії добору й утворення нових форм.

При виникненні видів від небагатьох особин при всіх без винятку шляхах видоутворення неминучі ситуації, коли майбутній вид представлений лише декількома особинами. Ці декілька особин (навіть десятки особин) ще не можуть вважатися новим видом, як би значуще вони не відрізнялися від вихідної форми і якими б генетичними бар'єрами ізоляції вони не були

віддалені. Вид - це складна інтегрована система популяцій, яка завжди утворює специфічну екологічну нішу, система, яка займає "своє місце під сонцем".

Декілька десятків особин ніякої інтегрованої системи утворити не можуть, не можуть вони утворити і власну екологічну нішу. Це ніби „багатообіцяючі діти”, яким, для того щоб перетворитися на дорослий організм, необхідно ще довести право на існування, треба пройти через багатогранну боротьбу за існування, розповсюдитися, утворити ареал і систему популяцій. Для цього, як правило, необхідно сотні тисяч поколінь. Подібні форми, які за одними показниками вже являються видами, а за іншими ще не можуть бути такими, називають формами видового рангу (Завадский, 1968).

3.Наукове і практичне значення мікроеволюції.

Результатом мікроеволюційних подій, які відбуваються в популяціях як елементарних одиницях еволюційного процесу, є формування елементарних адаптивних явищ і, в кінцевому результаті, - видоутворення. З виникненням нового виду припиняється згладжування відмінностей, яких досягли окремі популяції або їх групи. Але в надрах нового виду мікроеволюційні процеси продовжують протікати безперервно. Основою всіх еволюційних подій великого масштабу макроеволюційних є мікроеволюційні процеси. Якраз на мікроеволюційному рівні (тобто всередині виду) діють рушійні сили еволюції, діє єдиний направлений еволюційний фактор - природний добір.

Взаємодія елементарних подій на внутрішньовидовому рівні, роль окремих еволюційних факторів, значення популяцій як елементарної одиниці еволюційного процесу добре вивчені. Більше того, виділення елементарних мікроеволюційних взаємодій дозволяє вважати цей розділ еволюційного вчення методологічно найбільше розробленим. Але не можна сказати, що в галузі мікроеволюції все зрозуміло. Зрозуміла лише принципова схема процесу. Знання цієї схеми дозволяє зрозуміти процеси, які відбуваються в природі, але ще не дає можливості перейти до справжнього керування цими процесами. Для такого переходу, який є головною метою вивчення еволюції, необхідно виконати принаймні дві умови.

По-перше, необхідно зібрати велику кількість даних про мікроеволюційні процеси, які реально відбуваються в природі, що дасть можливість побудувати робочі моделі керування еволюцією окремих видів.

По-друге, для переходу до керованого еволюційного процесу необхідний розвиток нового розділу еволюційної теорії вчення про еволюцію біогеоценозів, який тільки зароджується.

Лекція 18. МАКРОЕВОЛЮЦІЯ ТА ЇЇ ЗАКОНОМІРНОСТІ

План

1. Еволюція філогенетичних груп.
2. Правила еволюції груп.
3. Напрямки еволюції.

1. Еволюція філогенетичних груп.

Між мікроеволюцією й макроеволюцією не можна провести принципову межу. Процес мікроеволюції, який першим викликає дивергенцію популяції (аж до видоутворення) без будь-якої перерви продовжується й на макроеволюційному рівні всередині нових форм. Порушується лише характер схрещування між тими видами, які тільки-но з'явилися. Тепер вони мають змогу вступати у відношення міжвидової конкуренції в широкому розумінні слова.

Відсутність принципових відмінностей між мікро- і макроеволюціями дає можливість, по-перше, розглядати їх як дві сторони одного еволюційного процесу, і, по-друге, застосовувати для аналізу процесу еволюції поняття, розроблені у вченні про мікроеволюцію.

Величезні масштаби макроеволюційних проявів (виникнення нових родин і рядів охоплює десятки мільйонів років) виключають можливість їх безпосереднього експериментального вивчення. При розробці вчення про макроеволюцію в основному використовуються описові методи палеонтології, біогеографії, морфо-фізіології у широкому розумінні слова (включаючи порівняння структури ДНК або молекули гемоглобіну). Результати цих досліджень є зрозумілими лише з позиції механізму здійснення еволюції, тобто з мікроеволюційних позицій.

У галузі вивчення макроеволюції нагромаджено багато фактів, узагальнень і розкрито цілий ряд закономірностей, які поділяють на три групи:

- 1) закономірності еволюції окремих філогенетичних груп;
- 2) закономірності еволюції окремих органів, структур і функцій;
- 3) еволюція онтогенезу.

1. Еволюція філогенетичних груп.

Дані систематики, палеонтології, біогеографії, порівняльної анатомії та інших біологічних наук дають можливість із великою точністю відтворити хід еволюційного процесу на різних рівнях вищих від виду. Сукупність цих даних складає основу філогенетики науки, яка займається вивченням особливостей еволюції великих груп органічного світу.

Форми філогенезу. У процесі еволюції проходить як розшарування єдиного виду на два або декілька (дивергенція), так і поступова його заміна й перетворення у новий вид (філогенетична еволюція).

Філогенетична еволюція - обов'язковий процес, що відбувається в ході еволюції будь-якого стовбура або гілки дерева життя й призводить до зміни вихідного таксону.

Більшість вивчених палеонтологічних стовбурів дерева життя є прикладами філогенетичної еволюції. Розвиток предків коней по лінії Фенакодус - Еогіппус - Міогіппус - Парагіппус - Пліогіппус - Сучасний кінь -

типовий приклад філогенетичної еволюції.

Поступові зміни, які проходять в одному філогенетичному стовбурі, стосуються однієї таксономічної групи, і складають зміст філогенетичної еволюції. Без цих змін не може відбуватися ніякий еволюційний процес, і тому філогенетичну еволюцію можна вважати однією з елементарних форм еволюції.

Дивергенція - друга основна елементарна форма еволюції таксону. У результаті зміни напрямку добору в різних умовах відбувається дивергенція (розходження) гілок дерева життя від єдиного стовбура дерева. Таким є головний шлях виникнення органічного розмаїття й поступового збільшення "суми життя".

Прикладом дивергентних форм є виникнення різноманітних за морфологічними особливостями видів в'юрків від одного або небагатьох предкових видів на Галапагоських островах та багато видів бокоплавів у озері Байкал.

Можливо, усі види всередині будь-якого роду, так як і всі роди в межах певної родини, виникли дивергентно, від одного вихідного. Ч.Дарвін був правий, коли говорив про велику роль дивергенції в процесі розвитку життя на Землі.

Основою механізму дивергентної еволюції є дія елементарних еволюційних факторів усередині виду. У результаті ізоляції, хвиль життя, мутаційного процесу й природного добору популяції й групи популяцій набувають і зберігають у процесі еволюції ознаки, які все більше відрізняють їх від родинного виду. У якийсь момент еволюції нагромаджені відмінності настільки значні, що призводять до розпаду вихідного виду на два й більше нових.

Незважаючи на принципову подібність процесів дивергенції всередині виду (мікроеволюційний рівень) і у групах більших, ніж вид (макроеволюційний рівень), між ними є й важлива різниця. Ця різниця в тому, що на мікроеволюційному рівні процес дивергенції зворотний: дві популяції, які розійшлися, можуть об'єднатися шляхом схрещування в наступному моменті еволюції й знову існувати як одна популяція.

Дивергентні процеси на макроеволюційному рівні носять незворотний характер.

Вторинними формами еволюції груп у порівнянні з дивергенцією й філогенетичною еволюцією є конвергенція та паралелізм.

Паралелізм (паралельний розвиток) – процес філогенетичного розвитку у подібному напрямку двох або декількох первинно дивергованих і генетично близьких груп. Класичним прикладом паралельного розвитку вважається філогенія двох груп копитних ссавців: літоптерн (*Litopterna*) у Південній Америці та парнокопитних (*Perissodactyla*) у Арктогеї. У цих філогенетичних гілках, які беруть початок від п'ятипалих предків типу фенакодуса (*Phenacodus*), скорочувалося число пальців і відбувався перехід до пальцеходіння як пристосування до життя на відкритій місцевості. Це приклад синхронного паралелізму. Значно частіше палеонтологія дає приклади асинхронного паралелізму, тобто незалежного набуття подібних рис філогенетично близькими видами, що жили в різний час. Прикладом є розвиток саблезубості в представників різних підродин родини Кошачих. Саблезубість виникала в

стовбурі кошачих (Felidae) принаймні чотири рази в двох незалежних стовбурах.

Конвергенція - процес філогенетичного розвитку у подібному напрямку двох або декількох генетично неродинних груп. Класичним прикладом конвергентного розвитку в зоології вважається виникнення подібних форм тіла в акулкових (первинноводяні форми), іхтіозаврів і китоподібних (вторинноводяні форми).

Основним при визначенні характеру конвергенції, при порівнянні груп, залишається питання, наскільки глибокою є подібність. За формою тіла іхтіозавра подібне до тіла акули і дельфіна, але за такими суттєвими ознаками, як будова кровоносної системи, м'язів, черепа, шкіряного покриву, ці групи хребетних відмінні.

Подібність між ними зовнішня, поверхнева, що підтверджується порівнянням особливостей будови молекул гемоглобіну і ДНК акулкових і китоподібних; велика різниця між ними й на молекулярному рівні. Конвергенція ніколи не буває глибокою (на відміну від подібності, яка заснована на філогенетичній родинності).

2.Правила еволюції груп.

Співставляючи характер розвитку вивчених гілок дерева життя, вчені встановили деякі загальні риси еволюції груп, або "правила макроеволюції".

Відповідно до правила незворотності еволюції, яке сформулював Л.Долло в 1893 році, еволюція - процес незворотний, так як організм не може повернутися до початкового етапу, який здійснили його предки в ряді поколінь. Наприклад, якщо в еволюції наземних хребетних на якомусь етапі від примітивних амфібій виникли рептилії, то рептилії, як би далі не йшла еволюція, не можуть знову дати початок амфібіям. Повернувшись у простори Світового океану, рептилії (іхтіозаври) та ссавці (кити) ніколи не ставали рибами.

Сьогодні правило незворотності еволюції отримало суттєве уточнення. Успіхи генетики дозволяють говорити про можливість повторного повернення ознак на основі зворотних мутацій, які іноді спостерігаються в особин генетично близьких форм. Але визнання зворотності окремих ознак у філогенезі - це не визнання зворотності еволюційного процесу в цілому. Зворотна мутація ознаки може призвести до повторного виникнення даного алелю, але не генотипу в цілому; до вторинного виникнення даної ознаки, але не фенотипу в цілому.

Правило прогресуючої спеціалізації. Правило сформоване Ш.Депере в 1876 році. Суть цього правила в тому, що група, яка стала на шлях спеціалізації, як правило, при подальшому розвитку буде йти шляхом все більш глибокої спеціалізації.

Якщо в процесі еволюції одна із груп хребетних, наприклад, гілка рептилій, набула адаптації до польоту, то на наступному етапі еволюції цей напрямок адаптації збережеться й підсилиться. Прикладом можуть бути птеродактилі, які у свій час все більше пристосовувалися до життя в повітрі. Це зрозуміло, бо організм певної будови не може жити в будь-якому середовищі; у виборі адаптивної зони або її частини група обмежена особливостями будови. Якщо ці особливості несуть риси спеціалізації, то

організм, зазвичай, вибирає місце, де його спеціалізовані пристосування можуть йому забезпечити успішне виживання й отримання потомства. Але це лише веде до подальшої спеціалізації.

Індивідуальний випадок цього загального правила - збільшення розмірів тіла особин у процесі еволюції (стосується в основному хребетних тварин). Збільшення розмірів тіла пов'язане з більш економним обміном речовин і має розглядатись, як індивідуальний випадок спеціалізації. З іншого боку, збільшення розмірів тіла дає перевагу хижаку в нападі, а жертві - в захисті. Зв'язок організмів у ланках живлення неминуче веде до збільшення розмірів тіла в багатьох групах. У представників інших груп іде не збільшення, а зменшення розмірів тіла: наприклад, при переході до підземного способу життя і життя у закритих норах багато гризунів вторинно стали малими.

Е. Кон 1904р. сформулював правило походження від неспеціалізованих предків. Суть його така: зазвичай нові великі групи беруть початок не від вищих представників предкових груп, а від порівняно неспеціалізованих. Ссавці виникли не від високоспеціалізованих форм рептилій, а від неспеціалізованих. Те саме стосується й голонасінних рослин, які виникли від неспеціалізованих палеозойських папоротеподібних; сьогодні процвітаюча група квіткових рослин виникла не від спеціалізованих голонасінних, а від неспеціалізованих предків, які займали проміжне місце між насінними папоротями і бенетитовими.

Причина походження нових груп від неспеціалізованих предків у тому, що відсутність спеціалізації визначає можливість виникнення нових пристосувань принципово нового характеру. Важко чекати серед гелмінтів появи принципово нових форм. У таких форм скоріше з'являться еволюційні зміни, спрямовані на покращення прикріплення до організму хазяїна, краще використання їжі, більш ефективного розмноження. А в таких груп, як всеїдні середніх розмірів хижаки, які живуть у різних умовах, великі потенціальні можливості розвиватись у різноманітних напрямках (за умови зміни навколишнього середовища).

Згідно з правилом адаптивної радіації філогенез будь-якої групи супроводжується поділом групи на цілий ряд окремих філогенетичних стовбурів, які розходяться в різних адаптивних напрямках від певного вихідного середнього етапу. По суті, це правило не що інше, як принцип дивергенції, який описаний Ч.Дарвіном (1859 р.) при обґрунтуванні гіпотези природного добору. Дарвін говорив про внутрішньовидову пристосованість дивергенції до різноманітної їжі, відмінних умов існування і вважав її як обов'язковий етап утворення нових видів.

Пізніше в еволюції морфології принцип дивергенції був покладений в основу уявлень про ідіоадаптацію (М.Северцов) і, відповідно, про розвиток групи шляхом алогенезу, а в еволюційній палеонтології - в основу уявлень про "адаптивну радіацію" (Ф.Осборн, 1902 р.) у процесі становлення кожного великого філуму.

Правило чергування основних напрямків еволюції. При розгляді основних напрямків еволюції: груп алогенезу й алогенезу - підкреслювалося постійне чергування цих типів розвитку в еволюції основних стовбурів життя. Таке

чергування періодів арогенної еволюції з періодами алогенної еволюції відображає дуже поширену еволюційну тенденцію у філогенезі практично всіх груп (С.Матвеев, 1967 р.).

Правило чергування напрямків стосується еволюції будь-якої групи, починаючи від роду і вище. Прикладом типового чергування є повільне поширення, потім процвітання й вимирання трилобітів, наутілід, більшості брахіопод у палеозої, амонітів у мезозої, панцирних риб, а також щиткових у палеозої, рептилій у мезозої.

Правило підсилення інтеграції біологічних систем. Правило сформулював І.Шмальгаузен у 1961 р. Відповідно до нього на будь-якому рівні організації (молекулярно-генетичному, онтогенетичному, популяційно-видовому та біогеоценологічному) біологічні системи в процесі еволюції стають все більш інтегрованими, мають більш розвинуті регуляторні механізми, які забезпечують таку інтеграцію.

Зараз у загальних рисах відомі основні напрямки такої інтеграції, що йде на рівні популяції й біогеоценозів. На рівні популяції це означає підтримання певного рівня гетерозиготності, яка є основою інтеграції всього популяційного генофонду в складну, лабільну й стійку одночасно, генетичну систему, здатну до саморегуляції (чисельності, структури), генетико-екологічного гомеостазу.

3. Напрямки еволюції.

За Северцовим, існує чотири загальні напрямки біологічного прогресу: 1) ароморфоз, або морфо-фізіологічний прогрес; 2) ідіоадаптація, або спеціальне пристосування; 3) морфо-фізіологічний регрес, або загальна дегенерація, 4) ценогенез, або ембріональне пристосування.

Ароморфоз, або морфо-фізіологічний прогрес. Це зміни універсального характеру, завдяки яким організми піднімаються на вищий ступінь організації, що створює можливість подальшої прогресивної зміни. У цьому процесі відбуваються глибокі функціональні та структурні зміни, в результаті яких утворюються нові, досконаліші пристосування до умов середовища, що призводить до розширення зв'язків організму з середовищем, до дедалі більшого його завоювання.

Прикладом філогенетичного розвитку, що здійснюється через ароморфоз, є еволюція серця хребетних, що підвищила життєдіяльність цих тварин. У риб, з їхнім двокамерним серцем, венозна кров проникає в неподілене передсердя, а потім у шлуночок, з якого тече в аорту, а далі в зяброві судини, де вона окислюється й звідти розноситься по всьому тілу. В амфібій передсердя поділене на дві половини, причому права половина залишається венозною, а ліва - артеріальною. У нижчих форм (безногі та хвостаті амфібії) ліве й праве передсердя поділені не повністю. У безхвостих амфібій перегородка між передсердцями повна, але в усіх інших земноводних обидва передсердя сполучаються зі шлуночком одним спільним отвором. Унаслідок такої будови серця в його шлуночок надходить і венозна, і артеріальна кров, яка повністю не змішується. Цьому перешкоджає складна система м'язових перегородок на стінках шлуночка, а також його дуже енергійне скорочення.

Як результат, під час скорочення шлуночка в аорту спочатку надходить венозна кров, яка прямує по легеневих артеріях до легень, де окислюється. Друга порція крові, яка надходить в аорту, змішана; вона по дугах аорти йде до

вегетативних органів. Нарешті, третя порція крові - суто артеріальна. Вона надходить у сонні артерії й прямує до голови. Отже, до центральної нервової системи йде чиста артеріальна кров.

У більшості рептилій є повний поділ передсердя, але поділ шлуночка неповний. Тут ліва половина серця майже артеріальна, а права - венозна. Істотні зміни сталися і в артеріальній системі, де основний стовбур поділився на три судини, що самостійно відходять від різних частин шлуночка. У результаті в легеневі артерії надходить тільки венозна кров. У праву дугу аорти прямує лише артеріальна кров, і тільки в ліву дугу аорти надходить змішана кров, але переважно окислена.

Нарешті, у птахів і ссавців обидві перегородки серця стають повними, так що в них артеріальна кров зовсім не змішується з венозною. Усі органи отримують окислену кров, тому в них більш інтенсивний обмін речовин і більш інтенсивне життя.

Кожне підвищення організації кровоносної системи постійно призводило до того, що до органів тіла надходило все більше і більше окисненої крові.

Ідіоадаптація, або спеціальне пристосування (аломорфоз). При ідіоадаптації виробляються окремі, а не загальні пристосування. При цьому рівень організації та інтенсивність обміну речовин не підвищується. Зміни, зазвичай, стосуються окремих, часто другорядних, частин організму. Але в результаті ідіоадаптації організм стає краще пристосованим до специфічних умов середовища, ніж його предки, хоч і перебуває на одному з ними рівні організації.

Як показують порівняльно-ембріональні дослідження, скати, які перейшли до донного способу життя, походять від акул. У зв'язку з пристосуванням до нових умов у них виникли істотні зміни в організації.

Тіло стало плоским у спинно-черевному напрямі, грудні плавці дуже розрослися, хвостовий плавець зазнав редукції, зяброві щілини перемістилися на черевну сторону. Усі ці зміни - це ідіоадаптація до донного способу життя. Хоч загальна організація цих форм порівняно з їх акулловими предками дуже змінилася, проте від цього вона зовсім не стала вищою.

Прикладом ідіоадаптації є плоска форма тіла камбали. Для всіх хордових тварин білатеральна симетрія є однією з дуже стійких і давніх ознак організації. У зв'язку з переходом до донного способу життя в камбали, насамперед, змінилася саме ця ознака. Зазнала зміни й будова черепа: рот став асиметричним, а одне око перемістилося з одного боку тіла на другий.

У рослин до ідіоадаптацій належать усі різноманітні випадки специфічних пристосувань до перехресного запилення, до поширення насіння і плодів або пристосування до вегетативного розмноження.

До індивідуального пристосування, крім аломорфозу, належить теломорфоз і гіперморфоз.

Теломорфоз - це спеціалізація організмів, яка викликана переходом до відносно вузьких умов існування. У цьому випадку сильно розвиваються органи, безпосередньо пов'язані з вузькими умовами життя, і часткова або повна редукція інших органів і ознак. Спеціалізованими серед тварин можна назвати: із безщелепних - міног, із рептилій - змії, із птахів - дятлів, із ссавців -

лінивців.

Гіперморфоз - перерозвиток органів за рахунок зміни зовнішнього середовища або порушення нормальних співвідношень (кореляцій) між частинами організму. Гіперморфози - це надмірне збільшення розмірів частин організму або загальних розмірів тіла. Палеонтологія нагромадила багато фактів, які підтверджують це явище. Це великі розміри рогів торф'яного оленя, гігантизм мамонтів, динозаврів, надмірний розвиток кісткових захисних утворень у стегозавра.

Причина гіперморфозу - непропорційний розвиток окремих частин тіла, обумовлена стійкістю корелятивних зв'язків морфогенезу. Передбачається, що гіперморфозні органи розвивались як пристосування до захисту, нападу або до виконання інших корисних дій. Перерозвиток рогів, які використовувались у копитних у турнірних боях за самку, у торф'яного оленя міг бути пов'язаний із гіперфункцією статевих залоз.

Надмірний розвиток органів є недоцільним і призводить види до вимирання, як це було із титанотерієм або стегозавром. На прикладах гіперморфозу добре видно суперечливий характер еволюційного процесу, коли адаптація при її надмірній спеціалізації перетворюється в свою протилежність.

Морфо-фізіологічний регрес або загальна дегенерація. Якщо при ароморфозах рівень організації підвищується, а при ідіоадаптаціях він залишається майже незмінним, то при морфо-фізіологічному регресі будова окремих систем органів нащадків лік спрощеною порівняно з такими в їх предків.

У тварин морфо-фізіологічний регрес буває пов'язаний із переходом до сидячого способу життя або паразитизму. В асцидій спрощення кровоносної й нервової систем, а також редукція хорди пов'язана з переходом до сидячого способу життя. У багатьох паразитичних тварин відбулася редукція органів руху, спрощення в будові тіла, редукція нервової системи.

Прикладом спрощення організації в зв'язку з паразитичним способом життя може бути вусоногий рачок сакуліна. Він паразитує на крабах, влаштовуючись на вентральному боці їхнього черевця. Тіло рачка мішковидне, без усякого сліду сегментації або поділу на відділи; воно без кінцівок. Кишечника в сакуліні немає. Вона живиться соками краба за допомогою спеціального стебельця, яке вкорінене в черевце краба. Організація сакуліни змінена так, що судити про її належність до вусоногих можна лише, виходячи з будови личинкових форм.

У рослин морфо-фізіологічний регрес спостерігається при переході до паразитичного способу життя. У таких випадках у паразитичних рослин часто втрачається найважливіший орган - листок, відбувається редукція кореневої системи, корені замінюються присосками.

Морфо-фізіологічний регрес одних систем органів зазвичай буває пов'язаний компенсаційною залежністю з морфо-фізіологічним прогресом інших систем органів. При переході до паразитизму такою системою, яка прогресивно розвивається, є статева система, що й призводить до біологічного прогресу виду.

Ценогенез, або ембріональне пристосування - це корисні пристосування,

які розвиваються на певних фазах онтогенезу, але пізніше зникають. Прикладом є різні види яйцевих оболонок, які захищають зародки від усяких механічних пошкоджень. Це вапняні оболонки яєць рептилій і птахів або скловидні оболонки яєць акул із їх довгими нитками, за допомогою яких вони прикріплюються до підводних рослин. До ценогенезів належать: жовток яєць, який дає готову їжу для ембріона; амніотична оболонка зародків рептилій, птахів і ссавців, яка захищає їх від поштовхів та ударів; алантоїс, який є органом ембріонального дихання тварин; плацента ссавців та інші ембріональні пристосування.

Вимирання. Вимирання як процес є складовою органічної еволюції й навіть її необхідним елементом. Суть цього питання розкрив Дарвін. Він показав, що поява нових форм призводить старі форми до вимирання. Розрізняють дві форми вимирання: внутрішньовидове і вимирання виду в цілому. Перша форма - це вираження вибіркової елімінації на фунті (фоні?) внутрішньовидових протиріч. Вона має значення прогресивного фактору, оскільки елімінацією менш досконалих внутрішньовидових форм досягається вдосконаленням виду. Таке вимирання не супроводжується біологічним регресом виду, а, навпаки, воно веде до біологічного прогресу, бо вимирання менш досконалих форм підвищує біологічний потенціал виду.

Зовсім інший характер носить вимирання, яке веде до зникнення виду: чисельність падає, оскільки смертність перевищує народжуваність. Ареал виду не тільки звужується, але й розпадається на окремі, не пов'язані між собою ділянки. Нарешті вид зникає. Цей процес довгий. Можна припустити, що повне зникнення виду, який сильно зменшився в чисельності особин, іноді може відбутись у результаті якоїсь масової невибіркової елімінації, наприклад, катастрофічної. Можливо, дещо подібне відбулось у Сибіру з мамонтом, про що свідчить факт знаходження тут не тільки скелетів, але й трупів цієї тварини, які збереглись у зоні вічної мерзлоти. У цьому випадку причиною вимирання, можливо, були кліматичні фактори.

У результаті різних причин вимерла велика кількість різних груп тварин і рослин. Вимерли такі великі й багаті представниками класи, як, наприклад, клас каламітів серед рослин, ракоскорпіони й трилобіти серед членистоногих, багато рядів серед плазунів (серед них повністю зникли всі мезозойські динозаври). Величезні масштаби процесів вимирання показують, що це не випадкове явище, а, навпаки, закономірне. По суті, вимирання видів є одним із доказів правильності теорії природного добору. Воно є яскравим свідченням елімінуючого ефекту боротьби за існування.

Лекція 19. ПОХОДЖЕННЯ ЛЮДИНИ

План

1. Місце людини в зоологічній системі.
2. Основні етапи антропогенезу.
 - 2.1. Антропоморфні мавпи.
 - 2.2. Людина уміла.
 - 2.3. Людина прямоходяча.
 - 2.4. Неандертальці – давні люди.
 - 2.5. Кроманьйонці – сучасні люди.
3. Раси людей і расизм.

1. Місце людини в зоологічній системі.

Проблема походження людини довгий час залишалася науковою загадкою, що давало можливість пануванню твердження про створення людини Богом. Після виникнення еволюційного вчення креаціонізм зазнав краху в цій галузі. Порівняльно-морфологічними, ембріологічними і палеонтологічними дослідженнями було встановлено місце людини в загальній системі тварин, показані основні перехідні стадії її еволюції від самих ранніх предкових форм.

Ще в античні часи людина визнавалася "родичем" тварин (Анаксімен, Арістотель). К.Ліней помістив її разом із вищими й нижчими мавпами в один ряд приматів.

Першу гіпотезу природного походження людини висунув Ж.Б.Ламарк у праці "Філософія зоології". Вихідним предком людини він вважав "четвероруку" високоорганізовану істоту, яка з дерев спустилася на землю і поступово перетворилася у дворуку істоту, здатну до прямоходіння на двох ногах. Цей процес здійснювався, за Ламарком, тими ж факторами, що й еволюція всіх тварин із нервовою системою: потреби сприяли формуванню звичок, а останні завдяки силі волі й вправам породжували органи. Антропогенна гіпотеза Ж.Б.Ламарка не мала успіху, як і його еволюційна концепція в цілому.

Фундаментальний вклад у вирішення проблеми антропогенезу зробив Ч.Дарвін у праці "Походження людини і статевий добір". На багатьох фактах він показав родинну близькість людини і вищих антропогенних мавп. До числа таких фактів слід віднести: подібність у будові скелету та інших органів, а також у поведінці людини і мавп; подібність ранніх стадій їх ембріогенезу; спільні рудиментальні органи, які підтверджують тваринне походження людини. Ч.Дарвін уперше спробував науково пояснити і рушійні сили антропогенезу, виходячи з теорії добору.

Сьогодні є багато даних, що доводять родинні зв'язки людини й антропоїдів. Установлено значну подібність у будові голосового апарату (гортані) у людини і шимпанзе. В орангутанга значно збільшені розміри 41-го поля кори головного мозку, і якраз цей відділ мозку в людини диференційований складно в зв'язку з розвитком мови. Тільки у вищих мавп і людини є відросток сліпої кишки. В антропоїдних мавп виявлені чотири групи крові, як і в людини (O, A, B, AB). При змішуванні крові мавп і людини дуже

слабо проявляється реакція преципітації (випадання осаду). Подібність людини й антропоїдів спостерігається і за багатьма біологічними ознаками. Статеве дозрівання відбувається порівняно пізно (8-12 років). Строк вагітності у горил близький до 9 місяців. Порядок прорізання зубів у вищих мавп подібний з аналогічним процесом у людини. Дуже розвинені у антропоїдів форми турботи про потомство, тривалий період дитинства.

За останні роки для встановлення філогенетичної близькості людини з антропоморфними мавпами успішно використовують методи молекулярної таксономії. Так, генетичний матеріал людини й шимпанзе ідентичний на 99%.

Вивчення філогенетичних зв'язків людини з іншими видами вищих тварин дозволило встановити його місце у зоологічній системі ссавців. Вид сучасної людини (*Homo sapiens*) відноситься до ряду приматів (*Primates*), родини Гомінід (*Hominidae*), роду Гомо (*Homo*).

2. Основні етапи антропогенезу.

2.1. Антропоморфні мавпи.

Історія приматів веде свій початок з третинного періоду кайнозойської ери. Найдавніші викопні форми відомі з епохи олігоцену: до них належать парапитек і пропліопитек. Це були примітивні представники приматів. Парапитек, що жив на початку олігоцену, нагадував маленьку вузьконосу мавпу завбільшки, як кішка. Пропліопитек - більша форма, мабуть, від неї пішла гілка до сучасних гібонів.

Справжні антропоморфні мавпи з'являються в міоцені; різноманітні їх види відомі в Європі, Північній Африці і Південній Азії. Серед них є форми, які за будовою зубів набагато ближчі до людини, ніж сучасні людиноподібні мавпи. До них, насамперед, треба віднести дріопітеків і близькі до них форми. Перша знахідка дріопітека припадає на 1856 р. Його виявлено біля Сен-Годана (Франція), у шарах, вік яких становить 15-18 млн. років. Дарвін, який знав про цю знахідку, вважав дріопітека спільним предком людини й африканських антропоморфних мавп - горилі й шимпанзе, які жили 6-8 млн. років тому. Про споріднення дріопітеків із людиною свідчить будова щелеп і зубів, які поєднують у собі ознаки і людини, і антропоїдів. Нижні кутні зуби в дріопітека схожі за будовою на кутні зуби людини; водночас значний розвиток ікол і наявність відповідних діастем типові для антропоморфних мавп.

Велике значення для з'ясування філогенезу людини мають знахідки у Південній Африці антропоморфних мавп, відомих під назвою австралопітеків (15 млн. років тому - до 1 млн. років тому). Це були наземні двоногі антропоїди, завбільшки, як шимпанзе, які жили на початку плейстоцену на широких відкритих просторах, схожих на сучасні савани. Р. Дарт, що описав у 1924 р. першого австралопітека, звернув увагу на деякі характерні ознаки, схожі з ознаками найдавніших людей. В австралопітеків зубний ряд зовсім рівний, без діастем, ікла майже не видаються. Лоб менш спадистий, і лицьовий відділ черепа розвинутий менше, ніж у сучасних антропоморфних мавп. Об'єм порожнини черепа в африканських мавп групи австралопітека був трохи більший, ніж у шимпанзе, і не перевищував об'єму черепа великих горил (435 - 650 см³). Невдовзі після Р. Дарта вченими була описана подібна до

австралопітека більш пізня форма - парантроп.

Австралопітеки і споріднені їм форми африканських антропоїдів ходили на двох ногах у випрямленому положенні. Вони їли рослинну їжу, але могли споживати і м'ясу, бо полювали на тварин, зокрема, на павіанів. Так, 80% черепів павіанів, знайдених у печерах разом з рештками австралопітеків, мали на собі сліди ударів, завданих камінням або довгими кістками копитних тварин.

Сенсаційні відкриття, які дозволили пояснити еволюцію ранніх предків людини, були зроблені подружжям Луїсом і Мері Лікі в 1959 -1960 рр. У відкладеннях Олдовайської ущелини в Танзанії (Східна Африка) вони знайшли рештки черепа, плечову й стегнову кістки істоти, яка мала цілий ряд ознак і австралопітека Дарта, і парантропа. Але не менше 20 ознак відрізняли знахідку Лікі від попередніх предків людини. Представника нового виду Лікі назвав "зинджантроп" (у перекладі з арабського - "людина Східної Африки") і запропонував об'єднати всіх трьох предків людини в один рід австралопітекових.

Кутні й передкутні зуби зинджантропа мали особливості будови, характерні для гомінід, і свідчили про харчування рослинною їжею. Однак зинджантроп використовував у їжу і м'ясо, що підтверджувалося будовою різців та ікол, а також великою кількістю знайдених на його стоянках кісток різних тварин і грубо оброблених знарядь, якими він користувався під час полювання. За даними хімічного аналізу період життя зинджантропа датується 1 млн. 750 тис. років тому.

Австралопітеки чітко поєднували в собі ознаки мавп і людини. Таз і нижні кінцівки їх подібні до таза й ноги людини, що свідчить про рух австралопітеків на двох ногах. Зріст їх був близько 150 см, маса - 50 кг.

Однак зинджантроп ще далеко стояв від людини, про що свідчить перш за все малий об'єм черепної коробки (530 см³). Проте за іншими ознаками він був вище на еволюційній сходинці в порівнянні з австралопітеком Дарта і парантропом, якого Лікі назвав "біля-людьми".

2.2. Людина уміла (*Homo habilis*).

У 1960 р. Лікі вдалося знайти рештки ще однієї істоти, за будовою кісток якої можна було стверджувати про наявність ще ближчого предка людини. Спочатку Лікі назвав його "презинджантропом". Будова кісток верхніх кінцівок презинджантропа свідчила про добре розвинену хапальну функцію, а нижніх - про повне пристосування до прямоходіння. Кривизна нижньої щелепи свідчить про можливість оволодіння зачатками мови. Об'єм мозку (680 см³) не був досягнутий жодним із представників австралопітекових і наводив на думку, що презинджантроп є тією ланкою, якої бракувало і яку безуспішно шукали антропологи. На тому місці, де жили презинджантропи, знаходили оброблені знаряддя з кварцу, окремі з яких були складені в купи. Усе це свідчить про цілеспрямовану діяльність. Виходячи з цього, Лікі назвав презинджантропа "людиною умілою" і виділив у новий вид - *Homo habilis*. На думку Лікі, *Homo habilis* - це істинний предок людини розумної. На стадії цього стародавнього архантропа відбувався повний перехід до прямоходіння, що обумовило подальшу еволюцію архантропа.

Слід виділити взаємопов'язані еволюційні процеси:

- групове співробітництво дозволило людині вмілій вижити в умовах саван;
- родинні стоянки, де здійснювався розподіл їжі, закріплювали суспільні зв'язки;
- виготовлення й застосування різноманітних знарядь розвивало координацію рухів, сприяло ходінню на двох ногах, допомагало збирати їстівні рослини і полювати;
- ускладнення мозку полегшувало спілкування і підвищувало здатність до навчання;
- подовження терміну догляду за дітьми та їх навчання сприяло виживанню гоміноїдів.

2.3. Людина прямоходяча (*Homo erectus*).

Наступною ланкою на шляху еволюції архантропа прийнято вважати найдавніших людей типу пітекантроп, які з'явилися близько 1 млн. років тому. Термін "пітекантроп" (мавполюдина) увів Геккель для характеристики проміжної ланки між мавпою і людиною. Першу знахідку найдавнішої людини виявив у 1891 р. на о. Ява голландський лікар Є.Дюбуа. На березі річки Бенгаван, поблизу Трпілля (Трипілля?), він знайшов черепну кришку, у будові якої поєднувалися ознаки антропоморфної мавпи й людини. Спадистий лоб із суцільним надчочномковим валиком і приплющене тім'я з виразно окресленим гребенем мали мавпячий вигляд. Водночас, знайдена істота мала великий об'єм мозку, який досягав 900 см³. Подальші розкопки Дюбуа засвідчили, що стегнова кістка істоти дуже мало відрізняється від відповідної кістки сучасної людини.

Пізніше на Яві були знайдені ще рештки черепів і стегон п'яти пітекантропів. Характерно, що зуби цих істот помітно не відрізнялися від зубів людини. Пітекантропи були заввишки 165-170 см, пересувалися на задніх кінцівках, руки у них були вільні. Усе, що тепер відомо про пітекантропів, дає нам можливість вважати цих істот першими найдавнішими людьми. Яванська людина настільки наближалася до сучасного типу, що пізніше було запропоновано не виділяти її в самостійний рід, як це було зроблено із австралопітековими, а включити до роду гомо і назвати *H. erectus* (людина прямоходяча).

З 1927 по 1937 рр. китайські вчені (Пей та ін.) поблизу Пекіна в печерах знайшли черепи та інші кістки до сорока найдавніших людей, які дістали назву синантроп (пекінська людина). Характерною особливістю цих людей є значний розвиток мозку (800 - 1200 см³), що являє собою великий стрибок на шляху еволюції до сучасної людини. Тім'яні частини мозку в синантропа були виражені порівняно добре, тоді як лобні частини мозкових півкуль мали ще схожість із такими в людиноподібних мавп. Неоднаковий розвиток півкуль свідчить, що в синантропів добре була розвинута права рука. Відомо, що переважаючий розвиток правої руки робить мозок асиметричним: ліва частина мозку, де містяться рухові центри правого боку тіла, досягає дещо більшого розміру, ніж права. Синантроп умів робити примітивні кам'яні знаряддя і

використовував вогонь.

Однак аналіз тільки анатомічних ознак ще не пояснює процесу становлення людини, як суспільної істоти, принципово відмінної від усіх інших тварин. Вирішальне значення у процесі виникнення людини мали: професійний розвиток праці, внутрішньогрупове спілкування й формування мови.

Отже, перехід до прямоходіння супроводжувався двома великим ароморфозами в еволюції людини. По-перше, прямоходіння звільняло передні кінцівки для перетворення їх в орган праці. По-друге, завдяки вертикальному положенню тіла значно зріс об'єм інформації, що сприймалась, і це разом із працею обумовило швидкий розвиток мозку і здатність до групової адаптативної поведінки. У найдавніших людей виготовлення знарядь праці й суспільне життя були об'єднані міцними внутрішніми зв'язками, що й зумовило подальшу еволюцію предків людини.

2.4. Неандертальці - давні люди.

Давні люди (неандертальці) виникли 200-300 тис. років тому. Перша знахідка в районі Гібралтару не цілком уцілілого черепа давньої людини датується 1848 роком, друга знахідка частин кістяка давньої людини - 1856 р., коли у Німеччині, в долині Неандер, виявили черепну кришку та деякі інші кістки людини примітивної організації. Цю людину було названо неандертальською.

Неандерталець був трохи нижчий від сучасної людини, у середньому він досягав 156 см, мав кремезну статуру, масивний кістяк; хребетний стовп був зігнутий мало. Череп характеризувався такими рисами: довгастою формою, наявністю розвинутого надчочномкового валика, спадистим лобом і низьким черепним сплетінням. Його масивна нижня щелепа була без підборідного виступу. Об'єм головного мозку неандертальця, як і в сучасної людини, дорівнював у середньому 1400 см^3 , але мозок був розвинутий менше, особливо лобні доли.

Поява неандертальця в Європі збігається з кінцем Дніпровського зледеніння, яке було найбільшим. У цю епоху в Західній Європі крига досягала до Парижа: більша частина руської рівнини була вкрита кригою, яка двома язиками по Дніпру і Дону просувалася на південь. Відступаючи перед льодовиком, що насувався, теплолюбні тварини мігрували на південь. Форми, що залишалися, пристосовувалися до нових умов.

Неандертальці теж зазнали впливу нових кліматичних умов. Але вони не пішли на південь із теплолюбними тваринами; разом із тим у них не виробились і специфічні пристосування до знижених температур, їх розвиток ішов уже цілком іншим шляхом - шляхом людського розвитку. Неандертальські люди навчилися використовувати деякі явища природи ще більше, ніж їхні предки - найдавніші люди.

За несприятливих погодних умов вони використовували природні печери, виганяючи з них деяких звірів. Вогонь, що підтримувався неандертальцями весь час у цих сховищах, давав потрібне тепло. Кам'яне знаряддя було пристосоване для полювання. На великих звірів полювали групами. Крім м'ясної їжі зі звірів, неандертальці мали шкури, які використовували для

захисту тіла від холоду, дощу і вітру.

Доля неандертальців невідома: чи вони вимерли до появи кроманьйонської (сучасної) людини, чи були знищені цією людиною, чи схрестились із нашими підвидами. У всякому випадку, на жодній із стоянок не знайдено слідів перебування неандертальця і кроманьйонця.

2.5. Кроманьйонці - сучасні люди (*Homo sapiens*).

До сьогоднішнього дня не вирішене питання, яка конкретна форма неандертальця була безпосереднім предком неоантропа (кроманьйонця). Можливо, неандертальська людина і являє собою поліморфний вид, із якого могли формуватись у різних ділянках його ареалу люди сучасного типу. Ці люди з'явилися 100-120 тис. років тому. Вони дістали назву кроманьйонців, оскільки перші їх кісткові рештки знайшли в 1868 р. у Франції, біля села Кроманьйон. Кроманьйонці були трохи вищі, ніж неандертальці (досягали висоти 180 см) їхній череп мав усі риси, притаманні черепу сучасної людини.

Мавпячих рис, які ще були помітні в черепі неандертальців (надочномковий валик та ін.), у них не було. Наявність характерного підборідкового виступу на нижній щелепі кроманьйонців свідчить про те, що вони були здатні до членороздільної мови.

У виготовленні знарядь праці кроманьйонці пішли далеко вперед порівняно з неандертальцями: їхнє кам'яне знаряддя відзначалося старанністю обробки, для своїх виробів вони використовували кістку й ріг. Серед їхніх знарядь трапляються кам'яні пластини у формі ножів, наконечники для списів. З кістки й рогу виготовляли, наприклад, наконечники для гарпунів. Це свідчить про те, що кроманьйонці займалися рибальством. У кроманьйонців виникає і образотворче мистецтво, зразки якого знайдені в печерах Іспанії і Франції.

Становлення людини розумної відмічено двома важливими моментами. З одного боку, завершується формування характерного для виду *Homo sapiens* морфологічного типу. У найдавніших людей, навпаки, йшла інтенсивна еволюція за морфологічними ознаками, яка привела до значної диференціації роду на окремі філогенетичні лінії. З іншого боку, низький рівень і темп розвитку діяльності з виготовлення знарядь праці в неандертальців змінився в кроманьйонців швидким ростом культури. Із виникненням стійкого морфологічного типу сучасної людини його біологічна еволюція поступово згасала і змінювалася соціальним розвитком.

З погляду еволюції, виникнення людини - це дуже великий ароморфоз, який у якісному відношенні не мав собі рівних протягом усієї історії життя на Землі. Загальною закономірністю був увесь прискорений темп антропогенезу. Еволюція австралопітеків продовжувалася біля 7 млн. років, час виникнення палеоантропа (*Homo erectus*) - 1-1,3 млн. років тому, неандертальця - 200-500 тис. років, сучасної людини - 40 тис. років.

Філогенетичний розвиток гомінід являє собою яскравий приклад "мозаїчної еволюції", яка характеризується нерівномірним розвитком органів і систем органів. Найбільш швидкими темпами, починаючи зі стадії *Homo habilis*, йшла еволюція мозку. Прогресивній еволюції мозку передувало завершення прямоходіння і пов'язане з ним перетворення тазових кісток і

передніх кінцівок.

3. Раси людей і расизм.

Кісткові рештки найдавніших і давніх людей були знайдені лише на материках Старого Світу. Заселення інших частин планети, можливо, проходило представниками сучасних людей, які виникли 100 тис. років тому.

Протягом багатьох років нащадки кроманьйонців заселяли різні місця, які відрізнялися за фізико-географічними умовами. Різниця в географічних і кліматичних умовах існування людей суттєво впливала на зовнішній вигляд як результат, сформувались окремі групи людей, які відрізняються за морфологічними ознаками: типом і кольором волосся, кольором шкіри і очей, формою носа, губ, обличчя і голови, довжиною тіла і пропорціями кінцівок. Сучасна людина представляє собою складний політиповий вид, що складається із трьох основних груп, у межах яких виділяють близько 30 рас.

Перша група негроїдно-австралоїдна, або екваторіальна. Для представників цієї групи характерні такі ознаки: темний колір шкіри, волосся і очей; спіральне закручене або хвилясте волосся; широкий і круглий ніс; товсті губи. Борода та вуса можуть бути або мало розвинуті (негри), або ж дуже добре (австралійці). В екваторіальній расі розрізняють дві малі раси: негроїдну, що живе на африканському континенті, і австралійську, пов'язану з континентом Австралії та островами Океанії.

Друга група - європеїдна, або європейсько-азіатська. Колір шкіри варіює від світлого до коричневого; волосся м'яке, хвилясте або пряме, дуже мінливе за кольором - від світлих відтінків до темних; ніс вузький із досить вузьким переніссям; губи тонкі або середньої товщини; борода та вуса іноді розвинуті дуже добре. Раса ділиться на дві менші: 1) південну, або індо-середземноморську, яка відзначається чорним волоссям, карими очима і смаглявою шкірою (наприклад, індійці, греки, араби та ін.), 2) північну, або балтійську, для якої характерна світла шкіра й волосся, сірі або голубі очі (українці, німці, англійці).

Третя група - монголоїдна, або азіатсько-американська. Шкіра в них із жовтуватим відтінком; волосся чорне, пряме і жорстке; борода та вуса розвиваються пізно й погано. У більшості монголоїдних груп, що виділяються у межах раси, обличчя буває великим, різко виступають вилиці; дуже розвинута складка верхньої повіки, яка повністю або частково прикриває внутрішній кут ока; ніс із низьким переніссям. До монголоїдної раси належить і американська (індійська) мала раса, яка має ряд ознак, що зближує її з європеїдним типом. Так, за типом обличчя й носом, що сильно виступає, індіанці нагадують європеїдів.

Висунувши поняття боротьби за існування як причину біологічної еволюції, Ч.Дарвін усвідомлював можливість його неправильного тлумачення, тобто як вираження тільки крайніх форм боротьби (хижацтво, канібалізм). Тому він пояснював, що використовує термін "боротьба за існування" в широкому метафоричному розумінні. Дарвін, як і його найближчий соратник Т.Гекслі, був проти перенесення біологічних понять на пізнання суспільних явищ. Проте біологічний зміст основних дарвінівських понять (боротьба за існування і

природний добір) було неправильно перенесено на людське суспільство. Бажання бачити в боротьбі за існування рушійну силу суспільного розвитку було настільки сильним, що його підтримували навіть окремі біологи - дарвіністи, вчені й письменники.

Ініціатором соціал-дарвінізму був англійський філософ і еволюціоніст Г.Спенсер, який ще в 1852 р. висунув формулу "виживання найбільш пристосованих" як закон суспільного розвитку. Спенсер закликав до "загибелі потерпілих у боротьбі за існування", заперечував необхідність соціальної допомоги "непристосованим" і "безкорисним" (так він називав бідних і хворих).

Скоро у всіх капіталістичних країнах з'явилися варіанти соціал-дарвінізму, що відображали інтереси національної буржуазії.

Прямим породженням соціал-дарвінізму є расизм - найреакційніша його різновидність. Ідеологом расизму був граф де Гобіно, який намагався трактувати всю історію людства як боротьбу вищих і нижчих рас. Цьому автору належить поняття про надуману "арійську расу" як нібито вищу людську расу. В останній час расизм наповнюється новим "змістом". У соціал-дарвінізмі виникло дві течії: расова антропологія і расова гігієна (євгеніка). Представники расової антропології стверджували, що історія держави - це історія її відповідних рас. Конкуренцію між расами вони розглядали як рушійну силу суспільного розвитку. Прибічники расової гігієни на словах виступали проти расової антропології, але, по суті, стояли на позиціях расизму. Вони спирались на ідеї Ф. Гальтона про те, що інтелект і моральні якості людини визначаються виключно її спадковими здібностями, тому соціальна позиція (бідні і багаті) обумовлена чисто генетичними факторами. Виходячи з таких уявлень, на різних рівнях інтелектуального розвитку, за Гальтоном, знаходилися євреї, негри і австралійські аборигени. Він пропонував і практичні рекомендації: шляхом добору відповідних пар розводити колоніальні народи, а для європейців створити благородну еліту. Він увів термін "євгеніка", розуміючи під ним удосконалення людських рас описаним вище способом.

Зовсім не випадково соціал-дарвіністські і расистські ідеї були використані як теоретичні основи німецького фашизму.

Лекція 20. ПРАКТИЧНЕ І НАУКОВЕ ЗНАЧЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ

План

1. Еволюційна теорія і народне господарство.
2. Еволюційна теорія і медицина.
3. Еволюційна теорія і збереження навколишнього середовища.
4. Методологічне значення еволюційної теорії.

Із визнання самого факту еволюційного розвитку живої природи і успіхів у вивченні існуючих організмів безпосередньо не витікає розуміння рушійних сил та закономірностей еволюційного процесу. Вони вивчаються спеціальною дисципліною еволюційним ученням. Значення закономірностей еволюційного розвитку живої природи важливо знати із двох причин. По-перше, тільки еволюційний підхід дає можливість достатньо глибоко зрозуміти, узагальнити і співставити дані спеціальної біологічної науки. По-друге, еволюційний підхід необхідний для свідомого планування, передбачення результатів дії людини у розвитку біосфери Землі.

1.Еволюційна теорія і народне господарство.

Практичне використання даних еволюційної теорії при вирішенні народногосподарських завдань включає багато різних напрямків, а саме: селекційна робота, науково обґрунтована регуляція чисельності природних видів, розробка і запровадження прийомів оптимальної щільності посівів у агроценозах та ін.

За словами М.І.Вавилова: „Селекція представляє собою еволюцію, направляемую волей человека”. У цьому вислові дуже чітко і стисло відображений зв'язок між еволюційною теорією і діяльністю людини щодо створення нових форм рослин, тварин, мікроорганізмів. Роль еволюційної теорії як наукової основи селекції останнім часом зростає. Це пов'язано з тим, що площа розораних земель уже складає 10% усієї території суші, і подальше збільшення виробництва сільськогосподарської продукції відбувається на основі його інтенсифікації: підвищення урожайності й продуктивності, створення сортів і порід, стійких до захворювань, несприятливих кліматичних умов. Прикладом може бути новий стійкий до вилягання сорт пшениці. Це стало можливим після того, як був виявлений ген низькорослості в японського сорту *Норін 10*. Окрім стійкості до вилягання, цей сорт давав високий урожай (80-90 ц/га).

У селекції рослин важливе значення має вихідний генетичний матеріал, особливо лінії, що виділені з природних видів. Це пояснюється тим, що природні види історично виробили комплекс стійких ознак до місцевих умов і можуть зберегти їх при переселенні в інші місця. Із популяції дикої картоплі, що росла в горах Мексики, виділена лінія, яка стійка до бородавчатої хвороби і до фітофтори. Вартий уваги той факт, що шкідники культурних сортів картоплі не були знайдені в місцях, де росте її дикий родич. Отже, стійкість до вказаних хвороб у дикої картоплі зберігається, але фенотипово вона не проявляється.

На велике значення створення світових рослинних ресурсів як вихідного

матеріалу для селекції вказував М.І.Вавилов, який багато зробив у практичному вирішенні цієї проблеми. На сьогодні колекція сільськогосподарських рослин Всесоюзного інституту рослинництва ім. М.І.Вавилова включає 1700 видів і постійно поповнюється новими зразками.

Сьогодні селекціонери використовують різноманітні генетичні методи при створенні нових форм організмів порівняно з тими, що має природа.

Сучасне уявлення про механізм мутагенезу і рекомбінацій, гетерозису і поліморфізму, біохімічних і фізіологічних адаптацій суттєво поглибили розуміння складності селекційного процесу. Наприклад, уже давно встановлено вплив поведінкових реакцій на інтенсивність обміну речовин, темпи росту і швидкість статевого дозрівання тварин залежно від щільності утримання їх на фермах або в загонах.

Існують великі можливості щодо використання еволюційної теорії в діяльності людини з виробництва сільськогосподарської продукції, охорона і відтворення біологічних ресурсів, управління еволюційним процесом на основі наукового прогнозування.

Вивчення динаміки чисельності природних видів, яка регулюється різними формами боротьби за існування, має безпосереднє застосування в різних галузях народного господарства: лісове, мисливсько-риболовське, звіринництво, рослинництво; результати досліджень стають науковою основою в боротьбі зі шкідниками сільськогосподарських культур і бур'янами. У боротьбі з комахами-шкідниками стали широко застосовуватись біологічні методи, засновані на взаємодії в системах "хижак - жертва", "паразит - хазяїн", на міжвидовій конкуренції. Так, у боротьбі з попелицею використовують жука сонечко.

Теоретичне уявлення про міжвидову конкуренцію, згідно з якою один вид витісняє екологічно еквівалентний йому вид без порушення рівноваги в біоценозі, повинно знайти широке практичне застосування. Воно було ефективно використане в Каліфорнії для боротьби зі шкідливою щитівкою, знищеною завдяки впровадженню в сади декількох екологічно еквівалентних їй видів хальцит, навіть в умовах надмірної їжі для них.

Дуже важливо враховувати також характер взаємодії між особинами рослин, оскільки знання закономірностей внутрішньовидової конкуренції є необхідними для вибору максимально ефективної густоти насаджень, тобто правильного розподілу насіння і саджанців на посівній площі. При розробці оптимальної структури агроценозів слід враховувати висновок еволюційної теорії про те, що найбільш стійкими є екосистеми, які складаються з багатьох взаємопов'язаних видів (наприклад, тропічні ліси). Такі екосистеми регулюються внутрішніми факторами, коли інтенсивне розмноження одного виду пригнічується його біотрофом.

Моделювання еволюції в штучних умовах може бути використано для пошуків надійних способів керування еволюційним процесом у природі, безпосередньо на основі пізнання механізмів вироблення організмами нових адаптацій. Це завдання набуває важливого значення при вивченні еволюції природних видів в умовах забруднення біосфери.

Керування еволюційним процесом неможливе без чіткого уявлення про його хід у майбутньому, тобто без науково обґрунтованого прогнозування. Для прогнозування еволюції конкретних видів необхідне знання генетико-екологічної структури популяцій і напрямку дії добору.

Більш точно можна прогнозувати еволюцію адаптацій під дією направленої добору. Якщо відомий вектор добору, можна передбачити, що еволюція і далі піде у напрямку вдосконалення цієї ж адаптації.

2.Еволюційна теорія і медицина.

Історія медицини свідчить, наскільки плідним виявився підхід до вивчення патології людини на основі принципів дарвінізму. Прикладом є класичні роботи І.І.Мечникова по вивченню механізмів вироблення імунітету до інфекційних захворювань. Спираючись на вчення Дарвіна про боротьбу за існування, І.І.Мечников також показав, що запальний процес є не що інше, як боротьба спеціалізованих клітин (фагоцитів) зі стороннім для організму тілом. Створена ним фагоцитарна теорія - блискучий приклад практичного використання еволюційного вчення.

Більшість відомих хвороб людини, тварин і рослин можна розділити на чотири групи: інфекційні, алергічні, соматичні й соціальні. Успішна боротьба з першими трьома групами хвороб прямо або опосередковано пов'язана з пізнанням причин і закономірностей еволюції живого.

Інфекційні хвороби (гепатит, грип, дизентерія та ін.) є яскравим прикладом поєднання еволюції, яка відбувається в системі "патоген - хазяїн". Життєвий цикл патогенних збудників (вірусів або мікроорганізмів) здійснюється переважно у біотичних умовах - організмі хазяїна. Збільшення чисельності збудника хвороби забезпечує зростання різнонаправлених мутацій і тим самим створює можливість пристосування до інших організмів (хазяїв), у яких відсутній імунітет до нової мутантної форми збудника. Епідемії грипу, що періодично повторюються, добре ілюструють еволюційну мінливість збудника грипової інфекції. Пізнання тонких механізмів поєднаної еволюції в системі "патоген - хазяїн" допоможе з максимальним ефектом використати лікарські препарати, які або безпосередньо пригнічують збудника хвороби, або допомагають організму впоратися з ним природними шляхами захисту.

Глобальні зміни деяких, на перший погляд, несуттєвих компонентів середовища в сучасній біосфері можуть стати основою виникнення небажаних біологічних наслідків, ліквідувати які суспільству досить важко.

Один із прикладів - значне поширення у всьому світі алергічних захворювань. Алергія - це реакція організму на чужорідні речовини (штучно створені хімічні речовини, лікарські препарати, білки, бактерії), які можуть бути алергенами. Алергенами при екземі є мікроорганізми (найчастіше стафілокок), які поселяються на шкірі. При сприятливих умовах вони інтенсивно розмножуються. Цей випадок алергії демонструє ще один приклад поєднаної еволюції мікробного алергену і організму людини, між якими відбувається боротьба за вироблення адаптацій: у мікроба - до збереження і розмноження в тілі хазяїна, у мікроорганізмі - до пригнічення збудника екземи.

Серед "соматичних" захворювань - типові ракові патології, які по кількості

летальних випадків займають друге місце після серцево-судинних захворювань.

На сьогодні висунуто дві гіпотези етіології (етіології?) раку: мутаційна і вірусно-генетична. Згідно першої гіпотези, вихідною причиною раку є мутації, які викликають патологічні зміни в клітинах і порушують контроль за їх поділом. Основою другої гіпотези є твердження, що в клітині присутні онкогенні віруси, які при певних умовах убудовуються з геном клітини і сприяють їй безконтрольному розмноженню.

З погляду еволюції, між гіпотезами немає принципової різниці, оскільки вона вивчає процеси розвитку, які розпочинаються із мінливості. Однак переродження клітин та їх інтенсивний розвиток має безпосереднє відношення до процесів, які вивчає еволюційна теорія. Ракові клітини мають переваги над нормальними клітинами. Вони швидше і неконтрольовано розмножуються. У цьому випадку між популяціями ракових і нормальних клітин починається трофічна конкуренція, яка переростає в антагоністичну боротьбу і закінчується загибеллю організму. На цьому прикладі добре видно суперечливий характер адаптаціогенезу: з одного боку, ракові клітини внаслідок їх спрощення стають більш конкурентоздатними, ніж нормальні клітини, з іншого, їх безконтрольний поділ призводить до загибелі організму і до знищення популяцій самих ракових клітин.

В останній час серед онкологів і теоретиків медицини підвищується інтерес до тлумачення патогенезу ракових пухлин у поняттях еволюційної теорії. Перш за все, це стосується досліджень закономірностей дії добору на суборганізменному рівні (міжклітинний добір).

3. Еволюційна теорія і збереження навколишнього середовища.

Сьогодні одна із головних проблем людства - це проблема взаємовідносин його із біосферою. Людство з моменту його виникнення все більш активно втручається у біосферу. Завдяки зростанню технічного оснащення росте влада людини над природою.

Ще дві тисячі років тому Європа була покрита дрімучими лісами, а тепер навіть зона степів зникає як ландшафт. На очах людей двох-трьох поколінь стали зникати з харчового раціону деякі тварини (наприклад, осетрові риби), багато видів тварин і рослин знаходиться на межі зникнення, а сотні назавжди зникли в результаті діяльності людини. Діяльність людини веде до зміни тваринного і рослинного світу цілих континентів і географічних регіонів (кролики в Австралії, горобці в Північній Америці, ондатра у водоймах Євразії). Сільськогосподарське освоєння великих територій із широким упровадженням монокультур призвело до знищення цілих природних комплексів і масового розмноження багатьох видів бур'янів і шкідників. На очах знищуються, дестабілізуються і дезінтегруються біоценози - природна основа стійкості біосфери.

Людина, утручаючись у природу, ще не навчилася передбачати і запобігати небажаним наслідкам свого втручання. Для боротьби з комахами-шкідниками використовуються хлорорганічні, фосфорорганічні та ртутні препарати, які є отруйними і дуже отруйними речовинами. Це веде, з одного боку, до еволюційної "відповіді" природи - виникнення стійких до пестицидів

"рас комах", "суперпацюків", стійких до антикоагулянтів. З іншого боку, спричиняє загибель багатьох рідкісних тварин, рослин, які не були прямими об'єктами господарської дії.

Часто також катастрофою стає промислове забруднення. Мільйони тон миючих засобів, потрапляючи в стічні води, убивають вищі організми і викликають небачений раніше розвиток ціаней і деяких мікроорганізмів. Як результат, великі території на планеті ніби відкидаються на мільйони років назад. Еволюція в таких випадках набуває дегенеративної форми, і не виключено, що в майбутньому людство зіткнеться з несподіваною "еволюційною загрозою" з боку яких-небудь суперстійких до промислових забруднювачів мікроорганізмів, бактерій і ціаней, які зможуть змінити зовнішній вигляд нашої планети в зовсім небажаному напрямку.

У всіх випадках змінюється рівновага біосфери, енергетичних потоків, які йдуть через біоценози, генетичної інформації, що передається від покоління до покоління. Вивчення наслідків зміни рівноваги в будь-яких угрупованнях організмів - важлива еволюційна проблема. Без її вирішення неможливо раціонально втручатись у процеси, що протікають у біосфері Землі.

4. Методологічне значення еволюційної теорії.

Сучасне еволюційне вчення і його основне ядро - теорія природного добору - оснований на об'єктивно встановлених матеріальних явищах: існуванні спадкової мінливості особин, реальних у популяціях процесів мікроеволюції. Увесь еволюційний процес пояснюється діяльністю матеріальних факторів без залучення будь-яких сил.

Матеріалізм еволюційного вчення в його історизмі: організація всього живого (від будови генетичного коду до будови біосфери) розглядається як результат історичного розвитку, як результат процесів, що мали в минулому свій початок, і оснований, у свою чергу, на більш ранніх процесах.

Сила і переконливість сучасного еволюційного вчення настільки велика, що навіть католицька церква змушена визнати природним походження людини як біологічної істоти. Сьогодні суперечка між матеріалістами й ідеалістами в галузі антропогенезу іде лише про можливість виникнення "душі". Аналіз формування вищої нервової діяльності в предкових і родинних людині сучасних форм ссавців дозволяє з упевненістю відповісти, що весь прояв психічної сфери такою ж мірою є результатом природно-історичних процесів, як і морфо-фізіологічні властивості організму людини.

Еволюція в цілому виступає як результат боротьби протилежностей, вирішення протиріччя між важливістю збереження існуючого і необхідністю його зміни під дією нових умов. У теорії еволюції органічний світ розглядається в безперервному русі й загальних суспільних зв'язках і протиріччях. Закономірний процес розвитку органічного світу спирається на об'єктивно випадкові явища і спонтанні спадкові зміни, що відбуваються природним добром, спрямовуються у певне русло. Мінливість як неминучий і закономірний процес на молекулярно-генетичному рівні стає випадковою на рівні індивідуальних варіацій та загибелі особин у боротьбі за існування і знову переходить у закономірність у направленості всього процесу еволюції.

Увесь процес еволюції переконливо ілюструє процес саморозвитку, який відбувається під дією виникнення і зникнення протиріччя, розривів поступовості й розвитку із поверненням, здавалось би, до вже пройденого, але поверненням на новому рівні, на наступному витку спіралі.

СЛОВНИК ОСНОВНИХ ТЕРМІНІВ

Адаптація (від лат. адаптаціо – пристосування) - у широкому розумінні - будь-яке пристосування; у вузькому - комплекс морфо-фізіологічних і поведінкових особливостей особин, популяцій чи виду, що забезпечує успіх у конкуренції з іншими видами.

Алель (від гр. аллеон - один одного, взаємно) - різні форми одного й того ж гена, які розміщуються в однакових ділянках (локусах) гомологічних (парних) хромосом і визначають напрям розвитку однієї і тієї ж ознаки.

Алогенез (синоніми: аломорфоз, кладогенез, ідіоадаптація) (від гр. аллос - інший, генезис - виникнення, походження) - еволюційні перетворення групи організмів, при яких у систематично близьких видів з'являються характерні спеціальні пристосування до зміненого середовища, але без зміни рівня організації організму.

Арогенез (від гр. аіро - піднімаю і гнезіс - виникнення, походження) - розвиток групи організмів, який супроводиться розширенням її адаптивної зони на основі надбання нею якихось великих пристосувань.

Ароморфоз (син.: анагенез, від гр. аіро - піднімаю, морфа - форма, будова) - морфо-фізіологічний прогрес, головний напрям біологічного прогресу; пристосування широкого плану, які властиві великим систематичним групам організмів і піднімають їх на вищий щабель еволюційного розвитку. Наприклад, здатність рослин до фотосинтезу, серед тварин - заміна трикамерного серця на чотирикамерне, поява теплокровності тощо.

Вид - основна одиниця еволюційного процесу, якісний етап еволюційного процесу. Це сукупність особин, морфологічно схожих між собою, які займають спільну територію, вільно схрещуються між собою і дають плодюче потомство та відмежовані від інших видів бар'єром генетичної ізоляції.

У систематиці назва виду позначається двома латинськими словами (бінарна номенклатура), серед яких перше - назва роду в однині, друге - видова назва. Уперше визначення поняття "вид" дав англійський вчений Дж. Рей.

Гали (від лат. гала - чорнильний горішок) - нарости на різних частинах рослин (листках, коріннях, черешках), які утворюються в результаті дії галоутворювача (бактерії, гриба, черв'яка, кліща, комахи).

Гемолімфа (від гр. гаїма - кров і лат. лімфіа - волога) - рідина, яка циркулює в незамкнутій кровоносній системі членистоногих, моллюсків, містить кисень, поживні речовини.

Гемолімфа відповідає крові і лімфі тварин із замкнутою кровоносною системою.

Ген (від гр. генос - рід, походження) - біологічна одиниця спадкової інформації, здатна до самовідтворення і розміщена в певній ділянці (локусі) хромосоми.

Геном (від гр. генос - рід, походження) - сукупність генів, які містяться в гаплоїдному наборі хромосом клітини.

Генотип (від ген і гр. типос - відбиток, взірець, форма) - сукупність усіх спадкових властивостей особин, її спадкова основа.

Генофонд (від гр. ген, фр. фонд - основа) - сукупність генів (алелей) групи, особин популяції, групи популяцій або виду.

Гіперморфоз (від гр. гіпер –зверх і гр. морфе - форма) - надмірне збільшення організму або окремих його органів унаслідок порушення в еволюційному розвитку балансу організму з середовищем, що дуже швидко змінилося. Наприклад, мезозойські рептилії, роги у велетенського оленя, ікла в шаблезубого тигра.

Гіпоморфоз (від гр. гіпо - вниз; гр. морфе - форма) - спрощення організації в еволюції організмів, скорочення онтогенезу за рахунок випадання окремих стадій розвитку, збереження тих відносин організму з середовищем, які характерні для личинки і молоді особини (неотенія дигенетичних сисунів і хвостатих земноводних).

ДНК (дезоксирибонуклеїнова кислота) - речовина, з якої складаються хромосоми, містить генетичну інформацію, що закодована в специфічних послідовностях нуклеотидів, з яких збудована ДНК

Делеції - випадання з середини хромосоми її ділянки з наступним з'єднанням її частин, що залишились.

Дуплікації - це подвоєння тих чи інших ділянок хромосом, що призводить до незбалансованої генної активності, яка іноді знижує життєздатність організму.

Життєздатність - це здатність організмів зберігати своє існування в умовах навколишнього середовища, яке змінюється.

Еволюція (від лат еволютіо - розгортати) - незворотний, поступовий, історичний розвиток живої природи.

Ентомофілія (гр. ентотон - комаха і гр. філео - люблю) - перехресне запилення рослин за допомогою комах, які переносять пилок (бджоли, метелики).

Ідіоадаптація (алогенез, або кладогенез) (від гр. ідіос своєрідний і лат. адаптаціо - пристосування) - це пристосування до особливих умов існування без підвищення рівня організації в цілому.

Інверсії - це повернення в середині хромосоми якої-небудь її ділянки на 180 градусів.

Коеволюція (від лат. ко - з, разом, еволюціо - розгортання) - сумісна еволюція генетично неспоріднених груп організмів, наприклад, "комахи-запилювачі - квіткові рослини", паразитичні організми і їх господарі, організми-симбіонти тощо.

Коменсалізм (коменсал - співтрапезник, лат. кум - з і менса - стіл) - постійне чи тимчасове співжиття особин різних видів, при якому один із співмешканців має вигоду від цього, не завдаючи шкоди господарю.

Конвергенція (віл лат. конвергер - не обмежуватися, сходиться) - одна з форм філогенезу; поява в результаті природного добору подібних

анатомо-морфологічних, фізіологічних, поведінкових ознак у віддалених за походженням груп організмів. Органи, які набувають подібності в результаті конвергенції, називаються аналогічними.

Конгруенції (від лат. конгруенс - відповідний) - це взаємне пристосування особин у процесі внутрішньовидових взаємовідносин. Приклад: відповідність будови органів, поведінка матері і дитини. Термін увів С.А. Северцов у 1936 р.

Конкуренція (від пізньолат. конгруенція - стикатися, бігти разом) - активна взаємна боротьба між двома чи кількома особинами або видами за засоби існування.

Макроеволюція (від гр. макрос - великий і еволюція) - еволюційні перетворення, які відбуваються на надвидовому рівні (від родів до типів і царств), відбуваються протягом тривалого періоду еволюційного розвитку.

Модифікації (від лат. modificatio - зміна) - називають зміни, які обумовлені впливом на організми факторів навколишнього середовища.

Мікроеволюція (від гр. мікрос - малий і еволюція) - це еволюційні перетворення всередині виду на рівні популяцій і демів, які призводять до утворення нового виду.

Мімікрія (від англ. мімікрі - наслідування, імітування, від гр. мімікос - наслідувальний) - біологічне явище, коли неозброєна істота маскується під озброєну або добре захищену істоту. Це зовнішня схожість за формою тіла, забарвленням і навіть поведінкою, іноді систематично віддалених організмів. Мімікрія сприяє виживанню організмів у певних умовах середовища, їх захисту від ворогів.

Морфо-фізіологічний регрес (катаморфоз, катагенез) (від лат. дегенеро - виродження) - це спрощення будови органів і тканин у процесі онтогенезу і філогенезу організмів.

Мутаген (від мутація і гр. генез - народжений) - будь-який фактор, який спричинює мутації.

Мутагенез (від мутація і гр. генезис - виникнення, розвиток) - процес виникнення мутацій.

Мутації (від лат. мутаціо - зміни) - зміни генотипу, які відбуваються природнім шляхом або викликані штучно під дією різних факторів:

- **генні (точкові)** – це стійкі зміни молекулярної структури генів, які виникають у результаті замін, уставляння чи випадання окремих нуклеотидів;
- **хромосомні** - це структурні зміни хромосом, які виникають внаслідок переміщення, перебудови чи випадання окремих ділянок хромосом;
- **геномні** виникають у результаті зміни кількості хромосом, характерної для кожного виду.

Мутуалізм (від лат. мутуус - взаємний) - форма симбіозу, при якій кожен із організмів, що живуть разом, приносить один одному однакову

користь і неспроможний існувати один без одного.

Конкуレントоздатність - це властивість організмів витримувати боротьбу з іншими організмами за життя (місцезнаходження, їжу та статевого партнера).

Кросинговер (від англ. crossingover - утворення, перехрестя) - це обмін ділянками гомологічних (парних) хромосом у мейозі в результаті їх розривання і наступного поєднання.

Невистачання - це втрата кінцевої ділянки тієї чи іншої хромосоми разом із генами, що в ній містяться.

Неотенія (від гр. неос - незрілий, теіно - продовжую) - здатність організмів розмножуватися на ранніх (личинкових) стадіях розвитку. Наприклад, до розмноження здатні аксолотль - личинкова стадія мексиканської амбістоми, личинкові стадії спороциста, дочірня спороциста і редія дигенетичних сисунів та ін.

Норма реакції генотипу - це його здатність утворювати фенотипи, які відповідають умовам середовища.

Палінгенез (від гр. палін - знову і гр. генезіс народження, походження) - видозмінене повторення в онтогенезі окремих ознак філогенезу. Термін увів Е. Геккель.

Поліморфізм (від гр. полі - багато і гр. морфе - форма) - наявність у межах одного виду декількох морфологічно відмінних форм. Наприклад, серед бджіл є цариця (матка), трутні (самці), робочі і т.д.

Поліплоїдія (від гр. поліплоос - багаторазовий) - спадкові зміни, пов'язані з кратним збільшенням кількості хромосом у клітинах організму.

Популяція (від фр. популясьон - населення) - сукупність особин одного виду, які протягом тривалого часу (багато поколінь) населяють певний простір, вільно схрещуються між собою (панміксія) і відокремлені від інших аналогічних сукупностей певною формою ізоляції.

Прогрес біологічний (від лат. прогресус - рух уперед) - вдосконалення організмів у процесі еволюційного розвитку.

Радіація адаптивна - розвиток еволюції різних видів (органів) із одного виду (органу) у різних умовах існування; пристосування однакових за походженням органів до виконання різних функцій у залежності від середовища життя організмів (наприклад, кінцівки бігаючих, літаючих, лазячих і плаваючих ссавців). Радіація адаптивна забезпечує різноманітність живої природи.

Регрес біологічний (від лат. регресус - повернення, або рух назад) - це еволюційний занепад організмів, коли знижується чисельність систематичної групи, зменшується її ареал, зменшується кількість форм, які входять до її складу, що призводить до вимирання.

Симбіогенез (від гр. симбіозис - співжиття і гр. генезіс - виникнення, розвиток) - походження великих груп організмів шляхом симбіозу.

Теломорфоз, або **телогенез** (від гр. телос - кінець і морфа - форма, вид) - один із напрямків еволюції в бік вузької спеціалізації.

Транслокації - взаємний обмін ділянок між двома різними негомологічними хромосомами.

Транспозиція - вставляння (інсерція) у ту чи іншу ділянку хромосоми мобільного генетичного елемента, перенесеного з іншого місця тієї самої або іншої хромосоми.

Фенотип - це сукупність внутрішніх і зовнішніх ознак даної особини, що розвиваються, як один з можливих варіантів реалізації норм реакції в певних умовах.

Фертильність - (від лат. фертіліс - плодючість) - здатність особин до розмноження і відтворення життєздатного потомства.

Філогенез - (від гр. філе - рід, вид, і генезіс - народження) - історичний розвиток організмів.