

Міністерство освіти і науки України
Національний технічний університет України
«Київський політехнічний інститут імені Ігоря Сікорського»

ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ

Навчальний посібник
з дисципліни «Біологія розвитку та основи еволюційної теорії»
для студентів спеціальності 162 – Біотехнології та біоінженерія
спеціалізації «Промислова біотехнологія»

*Рекомендовано Методичною радою
КПІ імені Ігоря Сікорського*

Київ
КПІ імені Ігоря Сікорського
2018

Основи еволюційної теорії: Навчальний посібник з дисципліни «Біологія розвитку та основи еволюційної теорії» для студентів спеціальності 162 – Біотехнології та біоінженерія спеціалізації «Промислова біотехнологія» / Уклад.: О.Ю. Галкін, Л.О. Тітова. – К.: КПІ імені Ігоря Сікорського, 2018. – 121 с. (електронне видання).

*Гриф надано Методичною радою КПІ імені Ігоря Сікорського
(Протокол №1 від 20.09.2018 р.)
За поданням Вченої ради факультету біотехнології і біотехніки
(Протокол № 1 від 30.08.2018 р.)*

Навчальне видання

Основи еволюційної теорії

Навчальний посібник з дисципліни
«Біологія розвитку та основи еволюційної теорії»
для студентів спеціальності 162 – Біотехнології та біоінженерія
спеціалізації «Промислова біотехнологія»

Укладачі: *Галкін Олександр Юрійович, д-р біол. наук, доц.
Тітова Лариса Олександрівна, канд. техн. наук*

Відповідальний редактор *О.Ю. Галкін, д-р біол. наук, доц.*

Рецензенти: *В.П. Широбоков, д-р мед. наук, проф.,
акад. НАН України та НАМН України,
Національний медичний університет
імені О.О. Богомольця МОЗ України*

*Є.А. Настенко, д-р біол. наук, с.н.с.,
КПІ імені Ігоря Сікорського*

ЗМІСТ

Вступ	4
1. Вступ до теорії еволюції. Антиеволюційні погляди.....	5
2. Різноманіття еволюційних теорій	9
3. Основні положення еволюційної теорії Ч. Дарвіна	15
4. Основні етапи розвитку еволюційного вчення Ч. Дарвіна	39
5. Мікроеволюція. Елементарні еволюційні фактори.....	42
6. Природний відбір.....	60
7. Біологічний вид. Видоутворення	75
8. Основні закономірності, напрямки та механізми макроеволюції.....	85
9. Еволюція онтогенезу, органів та функцій.....	93
10. Розвиток органічного світу Землі	105
Список рекомендованої літератури	121

ВСТУП

Теорія еволюції – наукова теорія, що пояснює механізми зміни форм живих організмів, їхніх спільнот та причини утворення біорізноманіття на Землі у процесі еволюції. Іноді під терміном «теорія еволюції» розуміють всю еволюційну біологію. Еволюційна біологія – галузь біології, що вивчає процеси зміни видів, вищих таксонів, флор і фаун, генів, ознак, екосистем, а також механізми їх еволюції.

Дисципліна «Біологія розвитку та основи еволюційної теорії» є спеціальною у системі підготовки біотехнологів і складається з двох блоків – біології розвитку (основ онтогенезу) та основ еволюційної теорії. В рамках останнього блоку розкриваються такі питання як вивчення антиеволюційних поглядів та додарвіністичного періоду біології, передумов створення та основних постулатів теорії еволюції Чарльза Дарвіна, основ сучасної синтетичної теорії еволюції. Вивчаються механізми мікро- та макроеволюції, а також еволюція онтогенезу, органів та функцій.

Зазначимо, що еволюційна теорія є важливим елементом не тільки фундаментальної біологічної підготовки студентів, – без її вивчення неможливо повноцінно сформулювати філософсько-світоглядну позицію майбутнього бакалавра-біотехнолога як фахівця із природничих наук.

У даному навчально-методичному посібнику подано матеріал для базового та поглибленого вивчення теоретичного матеріалу, а також подано питання для самоконтролю та поглибленого вивчення різних тем. Наведений список рекомендованої літератури дозволить студенту якнайшвидше зорієнтуватися в окремих темах дисципліни.

Автори висловлюють щирю вдячність рецензентам за критичні зауваження та поради при підготовці рукопису.

1. ВСТУП ДО ТЕОРІЇ ЕВОЛЮЦІЇ. АНТИЕВОЛЮЦІЙНІ ПОГЛЯДИ

Історія боротьби еволюційних і антиеволюційних поглядів

Ще в глибоку давнину люди намагалися відповісти на запитання: як виник навколишній їхній світ. Різні відповіді на це питання оформилися як системи еволюційних і антиеволюційних поглядів.

Поняття «антиеволюціонізм» об'єднує побутові уявлення, релігійні, філософські, наукові концепції, які заперечують історичний розвиток органічного світу Землі під впливом природних причин. Таким чином, антиеволюціонізм, принаймні, частково визнає розвиток органічного світу, проте механізми і закономірності цього розвитку постають у перекрученій (неадекватній) формі.

Антиеволюційні погляди широко поширені в наш час. Вони найбільш популярні в прошарках суспільства, далеких від експериментальної біології. Іноді (особливо на побутовому рівні) при пропаганді антиеволюційних поглядів допускаються логічні помилки, засновані на невігластві аудиторії.

Антиеволюційні погляди

Розглянемо деякі найбільш поширені антиеволюційні концепції.

I. Креаціонізм

Креаціонізм – це вчення про творіння. Стихійний креаціонізм виявляється вже в найпримітивніших світоглядних системах: у казках і міфах. З моменту виникнення на Землі розуму люди намагалися відповісти на запитання: як виник навколишній світ. Інтуїтивно малося на увазі, що колись нашого світу не було, хтось якимось чином створив його з нічого. Однак, як відомо, «з нічого не відбувається нічого». Тому навіть у креаціоністському вченні акт творіння починається не з нуля.

Креаціонізм у біології представлений безліччю варіантів.

1) **Теїзм** – це вчення про одноразовий акт творіння, після якого одного разу створені види не змінюються: «види є абсолютно постійними», «не

виникає нових видів» (Карл Лінней). Однак навіть прихильники класичного теїзму допускали часткову зміну видів під впливом ґрунтового-кліматичних умов і одомашнення (доместикації); допускалося також виникнення нових видів шляхом гібридизації.

2) Концепція безперервного творіння в біології представлена різними формами **катастрофізму** (теорії катастроф) – вчення про множинні акти творіння. Теорія катастроф розглядає історію органічного світу як чергування епох відносно стабільного існування певних таксономічних комплексів (фаун і флор), розділених їх вимиранням і створенням нових груп організмів.

3) Концепція **інволюції** заснована на уявленні про те, що створені Творцем організми найбільш досконалі і різноманітні, а в ході розвитку органічного світу відбувається деградація організмів, зниження рівня видового різноманіття. В результаті повинна наступити загибель нашого світу.

4) **Деїзм** – це вчення про одноразовий акт творіння, після якого світ розвивається за природним законам, незалежно від волі Творця. Таким чином, Творець розглядається лише як Творець, Ремісник, Демиург, який надалі втратив контроль над світом. **Філософською основою деїзму є томізм і агностицизм**, які проголошують «примат віри над наукою». Деїзм – найбільш поширена форма сучасного креаціонізму; деїстами є більшість сучасних вчених.

4А) Автором концепції **томізма** є середньовічний філософ **Фома Аквінський** (1225-1274). Концепція томізма складна і суперечлива. З одного боку, визнається (XIII ст.) необхідність розвитку науки як інструменту пізнання світу. Більш того, Фома Аквінський пропонує використовувати експеримент, практику як критерій істини. Фома Аквінський багато зробив для популяризації праць античних філософів, зокрема, Аристотеля. У той же час, **томізм проголошує примат віри над розумом: якщо наукові та релігійні погляди з якогось питання не збігаються, то перевагу слід віддати релігійним догмам.**

4Б) Сутність **агностицизму** полягає в неможливості пізнання світу. В біології широко поширений частковий агностицизм: можна пізнати сучасні

механізми розвитку органічного світу, але неможливо проникнути в минуле, наприклад, не можна відповісти на запитання «Як виникло життя на Землі?»

II. Телеологія

Телеологія – це вчення про кінцеву мету розвитку. Філософські основи телеології заклав Аристотель Стагірит (IV століття до н.е.). В основі телеології лежить принцип кінцевих причин – всі зміни відбуваються завдяки існуванню кінцевої мети, тобто причина змін знаходиться в майбутньому.

Всі безліч телеологічних поглядів у біології виражаються у вигляді вчення про направлений розвиток органічного світу. Це вчення проявляється в різних формах: у вигляді концепцій *ортогенезу, номогенезу, фіналізму, преформізму* тощо.

1) Сутність концепції ортогенезу полягає в тому, що розвиток живої природи по визначеному шляху обумовлений внутрішніми факторами, властивостями самих організмів: спрямованість розвитку організмів визначається початковою спрямованістю мінливості.

2) Номогенез – це вчення про доцільність змін, яким відхилено роль випадковостей. Доцільність обумовлена фізико-хімічними властивостями білків. Еволюція розглядається як просування групи організмів за заздалегідь наміченим шляхом. Відхилення від цього шляху призводить до вимирання групи.

3) Фіналізм – це вчення про завершення еволюції: група організмів досягає досконалості еволюційним шляхом, і її подальша еволюція виявляється неможливою. Першорядне значення відводиться стабілізуючому відбору.

4) Преформізм – це вчення про зумовленість: еволюція розглядається як просторово-часове розгортання вже існуючих зачатків.

Філософську основу сучасного преформізму створив Готфрід Лейбніц (1714), яку можна висловити у 2-х положеннях:

• Наш світ – кращий зі світів, оскільки він створений Вищою Істотою.
Отже, еволюція неможлива.

• Існують сходи істот, в яких групи організмів розташовуються лінійно, по мірі зростання загального рівня організації. Кожна група організмів перебуває на своїй ступені розвитку і не може перейти на інший рівень.

5) Концепції преформізму прямо протилежна концепція епігенезу. Всі структури організму (клітини, тканини і органи) утворюються в ході індивідуального розвитку під впливом зовнішніх факторів; онтогенез особини виявляється незалежним від долі попередніх поколінь, і еволюція виявляється неможливою.

III. Трансформізм

Трансформізм – це вчення про необмежені мінливості організмів: уявлення про історичний розвиток організмів (філогенез) засновані на аналогіях з індивідуальним розвитком (онтогенезом). Передбачається пряме пристосування організмів до оточуючих їх умов та успадкування набутих ознак (зміни в онтогенезі стають закріпленими в філогенезі).

Питання для самоконтролю

1. Які поняття об'єднує антиеволюціонізм?
2. Якими варіантами креаціонізм представлений у біології?
3. В чому полягає суть вчення деїзм?
4. Поясніть суть часткового агностицизму?
5. Який принцип покладено в основу телеології?
6. У чому полягає відмінність вчень номогенез і фіналізм?
7. У вигляді яких положень Готфрід Лейбніц сформулював філософську основу сучасного преформізму?
8. Яка концепція є прямо протилежною до концепції епігенезу?
9. Автором якої концепції є середньовічний філософ Фома Аквінський?
10. В чому полягає суть вчення трансформізму?

2. РІЗНОМАНІТТЯ ЕВОЛЮЦІЙНИХ ТЕОРІЙ

2.1. Різноманіття і класифікація еволюційних теорій

Основна відмінність еволюційних поглядів від антиеволюційних полягає в тому, що еволюціоністи намагаються розкрити механізми розвитку органічного світу. При поясненні еволюційних явищ не допускається залучення потойбічних, надприродних сил у будь-яких формах.

Як правило, еволюційні теорії засновані на величennomу обсязі експериментального матеріалу, на поєднанні різноманітних методів вивчення еволюції.

Єдиної загально визнаної теорії еволюції не існує. Об'єктивно це пов'язано, в першу чергу, з винятковою складністю самого предмета досліджень. Тому для розуміння механізмів еволюції необхідно розглянути безліч еволюційних концепцій, що доповнюють одна одну.

І. Екзогенні та ендегенні еволюційні теорії

Екзогенні теорії засновані на уявленні про те, що еволюція обумовлена дією зовнішніх факторів. Розрізняють дві основні групи екзогенних теорій.

1) Жоффруїзм: еволюція обумовлена прямим, безпосереднім впливом середовища проживання. В природі існує загальна доцільність. Кожен вид пристосований до певних умов існування. Наприклад, троглобійонти¹ втратили органи зору, бо очі в темряві не потрібні. Названа по імені Етьєна Жоффруа Сент-Ілера (1772 – 1844).

2) Мутаціонізм: зовнішні чинники (наприклад, іонізуюче опромінення) викликають індуковані мутації, що призводить до зміни видів.

¹ Троглобійонти (від грец. Trogle - печера + bios - життя) – тварини, постійно мешкають в печерах, тріщинах гірських порід, печерних водоймах або водотоках. Серед троглобійонтів багато видів ракоподібних – креветки, весільні рачки гарпактіциди, деякі бокоплави. Набагато рідше серед них зустрічаються молюски, коловертки, п'явки, поліхети і комахи.

Ендогенні теорії засновані на уявленні про те, що еволюція обумовлена внутрішніми причинами розвитку.

1) Ламаркізм: розвиток обумовлений вольовими причинами, прагненням організмів до вдосконалення.

Еволюційна концепція ґрунтується на теорії, висунутій на початку ХІХ століття Жаном Батистом Ламарком ² в трактаті «Філософія зоології».

В основі вчення Ламарка про еволюцію лежали його різноманітні погляди на хімію, фізику, метеорологію. Так, він писав про первинно-створені Богом матерію, як пасивний початок, і природу, як порядок і енергія для його здійснення; концепцію п'яти елементів, з яких найважливішу роль грає ефір, що у вигляді «тонких флюїдів» циркулює в органічних тілах; постійне мимовільне зародження життя, зокрема його складних форм, з неорганічної і органічної матерії; заперечення вимирання видів; заперечення наявності нервової системи і статевого розмноження у «нижчих тварин» і т. і. У широкому сенсі до ламаркізму відносять різні еволюційні теорії (в основному, що виникли в ХІХ — першій третині ХХ століть), в яких як основна рушійна сила еволюції (зміна видів) розглядається внутрішньо властиве організмам прагнення до вдосконалення. Як правило, велике значення в таких теоріях надається впливу «використання» і «не використання» органів на їх еволюційні долі, оскільки передбачається, що наслідки «використання» і «не використання» можуть передаватися спадково.

Теза ламаркізму про успадкування придбаних змін викликала найбільшу кількість суперечок, які продовжуються і до цього дня. У другій половині ХХ століття ламаркізм був скомпрометований у професійному співтоваристві завдяки тому, що радянський агроном Т. Д. Лисенко, методи якого йшли всупереч з уявленнями більшості біологів, дотримувався поглядів, близьких до ламаркізму (так званий «радянський творчий дарвінізм»). Проте, і на початку ХХІ сторіччя ряд учених продовжує виступати з ламаркістськими концепціями.

² Жан Батист П'єр Антуан де Моне Ламарк (1744 – 1829) – французький зоолог, анатом, натураліст. Він став одним з перших біологів, який створив цілісну теорію еволюції живого світу.

З найбільш значущих спроб слід зазначити праці австралійського імунолога Теда Стіла, який вважав, що описані ним явища в області трансплантації тканин отримують більш задовільне пояснення з ламаркістських позицій.

Перший закон Ламарка. Організми пристосовуються до умов навколишнього середовища. Для пояснення цього вчений сформулював декілька «законів». Перш за все, це закон «Тренування чи не тренування органів». Наприклад: жирафи постійно витягують шию, щоб дотягнутися до листків над головою. Тому їхні шиї стають довшими. Кротові, який мешкає під землею, очі лише заважають, тому вони поступово зникають. Якщо тварина тренує свій орган, вона його розвиває. Якщо не тренує – орган поступово зникає.

Другий закон Ламарка – «закон успадкування набутих ознак». Корисні ознаки, набуті твариною з життя, за Ламарком, передаються нащадкам. Жирафи передали нащадкам довгу шию та довгі ноги, кроти – очі, які не бачать.

2) Дефрізіанство: розвиток обумовлений спонтанними мутаціями. **Мутабельність – властивість всього живого, незалежно від дії зовнішніх факторів.** Теорія названа на ім'я Гуго де Фріза (1848–1935) – голландського ботаніка, генетика. Де Фріз дійшов до переконання, що нові види не виникають шляхом поступового накопичення безперервних флуктуаційних змін, як вважали дарвіністи, а шляхом раптової появи різких змін, що перетворюють один вид в інший. Появу цих раптових змін, що перетворюють один вид на інший, де Фріз назвав мутацією. Тривалі пошуки виду, який мав би ці мутаційні зміни, залишалися безрезультатними до того часу, поки де Фріз не знайшов близько Гілверсума поблизу Амстердама (1886) велику кількість дворічних дикорослих рослин з виду Енотера Ламарка (*Oenothera lamarckiana*). Рослини цього виду своєю поведінкою повністю відповідали поглядам де Фріза на процес еволюції. Згодом з'ясувалося, що для видів роду *Oenothera* характерний поліморфізм по транслокаціях (тип хромосомних перебудов). У результаті схрещування рослин з різним набором транслокацій та подальшого розщеплювання, утворювалися нащадки з хромосомами різної структури, що призводило до зміни фенотипу.

II. Генетичні теорії еволюції

Генетичні теорії засновані на уявленні про те, що еволюцію можна звести до зміни генетичного матеріалу.

1) Мутаціонізм і дефрізіанство (див. вище).

2) Гібридогенез: основна причина еволюції – комбінативна мінливість. Кожен гібрид – потенційний родоначальник нового виду.

3) Преадаптаціонізм: спочатку нова ознака виникає як потворність, але в умовах, що змінилися ця ознака стає корисною.

4) Нейтралізм: теорія, заснована на уявленні про те, що переважна більшість мутацій є нейтральною, чи не піддається дії відбору і закріплюється в популяціях випадковим чином.

III. Теорії природного відбору

Теорії природного відбору засновані на уявленні про те, що провідним і спрямовуючим чинником еволюції є природний добір.

IV. Детерміністські і стохастичні теорії

Еволюційний детермінізм – це уявлення про те, що кожна еволюційна подія має одну причину і один наслідок. Філософську основу детермінізму створив П'єр Лаплас (кінець XVIII ст.). Еволюційний детермінізм тісно пов'язаний з концепціями преформізму, ортогенезу і номогенезу. Фаталізм – крайня форма еволюційного детермінізму: мізерно малий вплив на ранніх етапах еволюції може мати глобальні наслідки в майбутньому.

Стохастичний еволюціонізм оперує з ймовірностями еволюційних подій. Одна і та ж причина може привести до різних наслідків, а одна і та ж еволюційна подія може мати різні причини.

V. Синтетичні теорії еволюції

Синтетичні теорії еволюції враховують вплив різноманітних факторів на еволюційний процес. До них належить переважна більшість еволюційних теорій.

1) Класичний ламаркізм. Враховує і прямий вплив середовища, і вольові причини.

2) Класичний дарвінізм. Враховує вплив середовища, випадкову зміну спадковості, природний відбір.

3) Вчення Т.Д. Лисенко³. Включає трансформізм, детермінізм, враховує вплив середовища, вольові причини, природний відбір.

4) Класична синтетична теорія еволюції. Враховує вплив безлічі еволюційних чинників. Повністю виключає телеологію, креаціонізм, жоффруїзм і ламаркізм.

2.2. Теорія еволюції як теоретичний фундамент сучасної біології

Теорія еволюції тісно пов'язана з іншими розділами біології: молекулярною біологією, цитологією, біологією розвитку, генетикою, екологією, палеонтологією і палеоботанікою, систематикою, анатомо-морфологічними дисциплінами, біологією людини, а також з іншими природничими науками: фізикою, хімією, географією.

З одного боку, теорія еволюції широко використовує методи перерахованих наук для свого власного розвитку. З іншого боку, теорія еволюції є організуючим початком для всього сучасного природознавства, що сприяє формуванню цілісної картини світобудови.

Теорія еволюції проникає і в ті області людської діяльності, які не пов'язані безпосередньо з біологією: в філософські та релігійні системи, в літературу і мистецтво.

³ Трохим Денисович Лисенко (1898 – 1976) – радянський агроном і біолог, засновник і найбільший представник псевдонаукового напрямку в біології мічурінської агробіології.

Практичне значення теорії еволюції полягає, перш за все, в тому, що вона, поряд з класичною генетикою, утворює теоретичний фундамент сучасної селекції.

У зв'язку з виключно високими темпами розвитку біотехнології теорія еволюції утворює теоретичний фундамент і цієї галузі людської діяльності, оскільки дозволяє передбачити можливі наслідки вторгнення людини в найпотемніші таємниці життя.

І, нарешті, теорія еволюції безпосередньо використовується при вирішенні проблем, пов'язаних з необхідністю збереження біологічного різноманіття на всіх його рівнях: популяційному, видовому і екосистемному. Таким чином, теорія еволюції безпосередньо використовується при розробці природоохоронних заходів.

Питання для самоконтролю

1. Дайте характеристику екзогенним еволюційним теоріям.
2. В чому полягають відмінності мутаціонізму і дефрізіанства?
3. Сформулюйте перший і другий закони Ламарка.
4. З якими концепціями тісно пов'язаний еволюційний детермінізм?
5. Які еволюційні теорії належать до синтетичних теорій еволюції?
6. Назвіть основну відмінність еволюційних поглядів від антиеволюційних?
7. Охарактеризуйте генетичні теорії еволюції.
8. На чому засновані теорії природного відбору?
9. Які вчення виключає класична синтетична теорія еволюції?
10. В чому полягає практичне значення теорії еволюції?

3. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ТЕОРІЇ Ч. ДАРВІНА

3.1. Логічна структура дарвінізму

Чарльз Дарвін, видатний англійський природодослідник, створив еволюційну теорію, основні положення якої не втратили свого значення і в наш час.

Принцип еволюційного розвитку органічного світу був обґрунтований Ч. Дарвіном у низці робіт (17 великих праць), зокрема:

- ❖ «Подорож натураліста навколо світу на кораблі «Бігль» – 1839;
- ❖ «Будова та розподіл коралових рифів» – 1842;
- ❖ «Походження видів шляхом природного відбору або збереження обраних порід у боротьбі за життя» – 1859;
- ❖ «Запилення орхідей» – 1862;
- ❖ «Зміна домашніх тварин і культурних рослин» – 1868;
- ❖ «Походження людини і статевий відбір» – 1871;
- ❖ «Формування рослинного шару землі діяльністю дощових черв'яків і спостереження над їх способом життя» – 1881.

Еволюційне вчення Ч. Дарвіна засноване на величезному фактичному матеріалі. У той же час, дарвінізм відрізняється від всіх інших еволюційних теорій строгою логічністю і послідовністю.

Основні положення еволюційної теорії Ч. Дарвіна

1) У процесі розмноження чисельність особин збільшується в геометричній прогресії, якщо умови сприяють виживанню всіх нащадків.

2) Внаслідок дії найрізноманітніших лімітуючих і елімінуючих факторів потенційна можливість швидкого збільшення чисельності реалізується дуже рідко. Лімітуючим фактором є обмеженість обсягу доступних ресурсів, що призводить до конкуренції за їжу, за місця для проживання і розмноження. Зниження чисельності відбувається також за рахунок впливу елімінуючих факторів: хижаків, паразитів, хвороботворних

агентів, а також несприятливих факторів неживої природи (кліматичні чинники, пожежі, повені тощо).

3) Протиріччя між розмноженням організмів у геометричній прогресії і дією найрізноманітніших лімітуючих факторів призводить до боротьби за існування.

4) У межах виду (популяції) існує спадкова мінливість у формі індивідуальних відмінностей.

5) Завдяки мінливості боротьба за існування призводить до природного відбору. В ході природного відбору відбувається диференціальне виживання і диференціальне відтворення особин, що розрізняються за найрізноманітнішими ознаками.

6) Дії природного відбору піддається кожне покоління, тобто цикл «мінливість – природний відбір – спадковість» стає нескінченним.

7) У результаті послідовної дії трьох основних еволюційних факторів (мінливість – відбір – спадковість) навіть найнезначніші зміни багаторазово посилюються, що призводить до появи та подальшого вдосконалення адаптивних змін.

8) Накопичення адаптацій неминуче призводить до того, що вихідний вид стає новим видом, тобто завершується видоутворенням.

9) Проте будь-який вид виділяється по відношенню до інших видів. Тому нині існуючі види так чи інакше виникли внаслідок ізоляції один від одного.

10) Незалежна еволюція ізольованих видів призводить до дивергенції – посиленню відмінностей між організмами різних видів – і до підвищення видового розмаїття.

11) Зміна менш пристосованих видів більш пристосованими (внаслідок принципу конкурентного виключення) призводить до загальної прогресивної еволюції органічного світу Землі.

Резюме

- **Передумови еволюції:** розмноження організмів у геометричній прогресії і обмеженість природних ресурсів.
- **Рушійні сили еволюції:** боротьба за існування і природний відбір.
- **Фактори еволюції:** мінливість, спадковість й ізоляція.
- **Наслідки еволюції:** підвищення пристосованості видів, утворення нових видів і загальна прогресивна еволюція органічного світу.
- **Центральним моментом у дарвінівській теорії еволюції є вчення про природний добір.**

Значення теорії Ч. Дарвіна

Еволюційна теорія Ч. Дарвіна відноситься до найбільших природно-наукових відкриттів ХІХ століття. Ідеї Ч. Дарвіна вплинули на розвиток еволюційної палеонтології, еволюційної ембріології і порівняльної анатомії. Дослідження в цих областях біології довгий час служили основними методами вивчення еволюції.

3.2. *Форми боротьби за існування*

Під виразом «боротьба за існування» розуміють все різноманіття відносин між організмами і середовищем їхнього життя. Для вивчення форм боротьби за існування німецький еволюціоніст Ернст Геккель⁴ створив особливий розділ біології – екологію.

Боротьба за існування не припиняється навіть в оптимальних умовах, однак при зміні дії лімітуючих або елімінувальних факторів одні її форми

⁴ Ернст Геккель (1834 – 1919) – німецький природодослідник і філософ. Виявив, описав і назвав тисячі нових видів, зробив карту генеалогічного дерева, що стосується всіх життєвих форм, і створив багато термінів в біології, зокрема тип, філогенез, екологія і царство Найпростіші. Підтримував роботу Ч. Дарвіна в Німеччині й розвивав спірний біогенетичний закон, що стверджує, що біологічний розвиток індивідуальних організмів, або онтогенез, є паралельним та підсумовує повний еволюційний розвиток різновидів, або філогенез: «Онтогенез є рекапітуляцією філогенезу».

можуть замінюватися на інші. Результатом боротьби за існування є фізична або генетична елімінація частини організмів.

Існує безліч класифікацій форм боротьби за існування.

Класифікація Льюїса Моргана і Людвіга Плате⁵

1. Конституціональна боротьба з кліматичними факторами або боротьба з несприятливими умовами середовища. Саме від конституції організму (тобто від його анатомо-морфологічних, фізіологічних і біохімічних особливостей), в першу чергу, залежить його загальна життєздатність.

2. Міжвидова боротьба з конкурентами, хижаками і паразитами. Провідне місце в міжвидовій боротьбі займає конкуренція з близькими видами.

3. Внутрішньовидова боротьба (конкуренція) за їжу, простір і можливість розмноження. Ця форма боротьби найбільш напружена.

Наведена класифікація є штучною і не дає уявлення про всі форми взаємодії організмів між собою і навколишнім середовищем. Тому неодноразово робилися спроби створити більш досконалу класифікацію.

Класифікація Олексія Сєверцова й Івана Шмальгаузена⁶

1. Пасивне змагання

При пасивному змаганні спостерігається диференціальна смертність особин при впливі різних елімінуючих факторів.

⁵ Льюїс Морган (1818 – 1881) – американський вчений, антрополог, етнограф і соціолог. Зробив суттєвий внесок в теорію соціальної еволюції, науки про сім'ю та родинні зв'язки. Створив наукову теорію первісного суспільства, один з основоположників еволюціонізму в соціальних науках.

Людвіг Плате (1862 – 1937) – німецький зоолог та учень Е. Геккеля.

⁶ Сєверцов Олексій Миколайович (1866 – 1936) – російський і радянський зоолог, еволюційний біолог, ембріолог, основоположник еволюційної морфології тварин.

Шмальгаузен Іван Іванович (1884 – 1963) – український і російський еволюційний біолог, зоолог, морфолог. Розробив теорію стабілізуючого добору і був однією з центральних фігур у створенні сучасної синтетичної теорії еволюції.

1.2. Пряма елімінація

1.2.1. Пряма елімінація абіотичними факторами (екстремальні температури, нестача або надлишок вологи, нестача світла, вітер, течія води, прибії, зливи тощо).

1.2.2. Пряма елімінація біотичними факторами (хижаки, паразити, патогенні мікроорганізми тощо).

1.3. Непряма елімінація при голоді (голод підсилює дію прямих елімінуючих факторів).

Пасивне змагання може бути міжвидовим і внутрішньовидовим. Ця форма боротьби називається пасивною, оскільки організми не можуть скасувати негативний вплив елімінуючих факторів, і успіх особини у виживанні та розмноженні залежить від її загальної конституції. В результаті пасивного змагання формуються найрізноманітніші адаптації до факторів середовища.

2. Активна конкуренція

Активна конкуренція спостерігається при наявності у різних груп організмів загальних ресурсів, дефіцит яких є лімітуючим фактором.

2.1. Пряма або інтерференційна конкуренція. Особини вступають «у сутичку» (прямий контакт) за світло, воду, їжу, можливість для розмноження.

2.2. Непряма або експлуатаційна конкуренція. Особини змагаються при добуванні їжі та інших ресурсів, не вступаючи в безпосередню «сутьчку».

2.3. Дифузна конкуренція. Виникає при взаємодії декількох конкуруючих груп.

Конкуренція може бути міжвидова (при перекриванні екологічних ніш) й внутрішньовидова. Найбільш гострою є внутрішньовидова конкуренція в межах однієї статево-вікової групи. Менш гостро протікає конкуренція між екологічно близькими видами. Чим менше перекриваються екологічні ніші, тим менший ступінь конкуренції. Ця форма боротьби називається активною, оскільки

успіх особини залежить не просто від її конституції, але і від інтенсивності використання енергетичних резервів.

У результаті конкуренції виробляються механізми, що запобігають прямому контакту між організмами (наприклад, пристосування для розселення особин, а у високоорганізованих форм виникають різні поведінкові реакції), в результаті відбувається диверсифікація (роз'єднання) видових екологічних ніш і внутрішньовидових субніш.

3. Різні форми біотичних взаємодій

3.1. Внутрішньовидовий канібалізм, в тому числі, і в межах однієї вікової групи.

Канібалізм – це форма взаємодії, при якій спостерігається поїдання одного або кількох членів виду представниками того ж самого виду. Канібалізм властивий майже всім представникам тваринного світу та людям. Термін «канібалізм» походить від назви «Каніба» або «Кариб», назви вест-індіанського племені, в якого іспанці вперше спостерігали звичай людоджерства. Хоча цей термін виник щодо людоджерства, тепер він поширюється на весь тваринний світ. Для людського канібалізму використовується термін антропофагія або людоджерство.

В зоології канібалізм є звичайною екологічною взаємодією тварин. Канібалізм є засобом виживання і збереження життя як у тварин, так і в людей. Деякі тварини їдять власних нащадків, братів, сестер у разі голоду або конкуренції за життєвий простір. На відміну від попереднього уявлення про канібалізм, він не тільки є результатом екстремального браку їжі або поживи, а також зазвичай трапляється серед різних видів тварин за нормальних умов. Вчені погоджуються, що канібалізм є дуже поширеним серед багатьох видів тваринного світу. Канібалізм особливо поширений серед водних популяцій, в яких аж до 90 % організмів, практикують канібалізм в тій чи іншій частині життєвого циклу. Канібалізм спостерігається і серед травоядних тварин. Інша загальна форма канібалізму – дітовбивство. Класичні приклади дітовбивства трапляються серед шимпанзе, де групи дорослих самців нападають і споживають

різних малюків; і також серед левів, де дорослі самиці звичайно вбивають левенят, коли переймають новий гарем після заміни попередніх домінуючих самців.

Загальніша форма канібалізму – споживання більшими тваринами деякого виду менших або молодших тварин того ж виду. Серед популяцій тварин, структурованих за розміром, канібалізм може бути причиною від 8 % до 95 % смертності, роблячи це істотним і дуже важливим чинником в динаміці росту популяції. Таким чином, структурований канібалізм звичайно спостерігається серед восьминогів, кажанів, жаб, риб, саламандр, крокодилів, павуків, ракоподібних, птахів, ссавців і серед великого ряду комах, таких як, наприклад, пірнаючі жуки та інші. Зоолог Ганс Хасс, досліджуючи популяції акул, запропонував нову категорію тваринного канібалізму: внутрішньоматковий канібалізм. Цим терміном описують живлення ненароджених ембріонів акули в лоні матері своїми братами й сестрами або іншими ембріонами. Такий вид канібалізму насправді є поширеним методом боротьби за виживання.

У тваринному канібалізмі виділяють таку форму канібалізму, як сексуальний канібалізм: споживання самицею самця після спаровування. Такий вид канібалізму спостерігається серед павуків, скорпіонів, богомолів та інших.

Крім тваринного світу, явище канібалізму також знайдене серед бактерій. Деякі види, такі як *Bacillus subtilis* та *Mycococcus xanthus*, мають складну генетичну систему, що дозволяє при нестачі їжі «з'їдати» частину популяції, щоб дозволити решті вижити до стадії, коли вони зможуть сформувати спори.

Людожерство властиве багатьом племенам і етнічним групам у минулому. Поширення людожерства і сприйняття його окремими суспільствами – надзвичайно обговорювана тема в антропології. В сьогоденному суспільстві людожерство засуджується як морально, так і законодавчо. Окремі випадки людожерства в сучасному суспільстві як правило пояснюються екстремальними ситуаціями голоду, діями злочинців або людей з психічними вадами.

3.2. Внутрішньовидовий альтруїзм («самопожертва»), наприклад, у робочих бджіл і мурах.

Альтруїзм (франц. altruisme, лат. alter – інший) – це форма взаємодії, при якій спостерігається безкорисливе прагнення до діяльності на благо інших; цей тип взаємодії є протилежністю егоїзму. Це різновид самозречення, бо в умовах соціальної та психологічної відокремленості між людьми в феодальному чи буржуазному суспільстві клопіт про добробут ближнього можливий лише за умов свідомого обмеження власного добробуту. Це свідоме, нехай і короткочасне обмеження власного егоїзму. Альтруїзм в певній мірі є протилежністю філософії об'єктивізму, хоча та в певній формі також має поняття «діяльності на благо інших», але в об'єктивізмі обов'язковою умовою для цього є отримання власної вигоди (емоційної або матеріальної).

3.3. Міжвидовий альтруїзм (протокооперація).

Протокооперація – тип взаємин між двома організмами (популяціями), при якому обидва отримують користь, але який нерідко не є обов'язковим і взаємозв'язок просто випадковий. Протокооперацію розглядають як один з різновидів симбіозу. Наприклад, жук темний м'якотілий живе (живиться) на рослинах і випадково бере участь у їх запиленні. Іншим прикладом є взаємовідносини між дрібними рибами родини губаневих та великими хижаками муренами. Серед губаневих є так звані риби-чистильщики, які збирають на великих рибах ектопаразитів, що знаходяться на шкірі, в зябровій і ротовій порожнині. Великі хижаки, у тому числі мурени, які страждають від паразитів, підпливають у місця існування губанів та дають їм можливість знищувати паразитів у себе в роті, хоча могли б легко їх проковтнути.

Мюллеровская мімікрія (подібність багатьох захищених видів перетинчастокрилих, наприклад, ос, джмелів, бджіл). Форма мімікрії, при якій подібне попереджувальне забарвлення наявне у кількох різних отруйних або неїстівних видів живих організмів (два або більше видів, наслідуючи один одному, утворюють «кільце мімікрії»). Явище названо на честь німецького зоолога Фріца Мюллера (1822 – 1897), який вперше запропонував дану

концепцію в 1878 році. Накопичення досвіду хижаками про неістивність їх потенційної здобичі в багатьох випадках відбувається в кожному окремому поколінні шляхом «проб і помилок». У разі коли забарвлення двох (або більше) отруйних або неістивних видів виявиться схожим, то подібна схожість може стати корисною для таких схожих видів: хижаки, погано розрізняють дані види, будуть швидше вчитися уникати подібних міметичних форм. «Кільця мімікрії» грають важливу роль у виживанні кожного з вхідних в них видів, оскільки до вироблення у хижаків умовного рефлексу про неістивність кожного виду жертви так чи інакше відбувається знищення якоїсь кількості особин кожного з цих видів. Однак, в разі наявності мюллерівської мімікрії, кожен з видів піддається в кінцевому підсумку меншому винищенню.

Мімікрія Мюллера найчастіше зустрічається серед комах. Класичним її прикладом стали метелики німфаліди з підродин данайд і геліконід, які часто літають спільно в деяких областях Південної Америки і характеризуються взаємним наслідуванням. Інший приклад – забарвлення ос і бджіл, яке у багатьох представників цих груп характеризується добре помітним смугастим малюнком: хижак, ужалений осою одного виду, буде уникати ос та інших видів, а також і схожих з ними забарвленням бджіл.

3.4. Коменсалізм («нахлібництво»).

Коменсалізм (від лат. *cum* – «разом з» і *mensa* – «стіл») – вид симбіотичної взаємодії між двома живими організмами, коли один з них – коменсал – отримує від другого їжу чи іншу користь, не зашкоджуючи йому, але й не надаючи ніяких переваг. Як й інші екологічні взаємодії, коменсалізм варіюється залежно від близькості та тривалості стосунків від щільних симбіозів, які тривають все життя, до короткочасних слабких взаємодій через посередників.

Термін «коменсалізм» походить від латинського виразу *cum mensa*, тобто «за одним столом», і з початку застосовувався для позначення поведінки тварин, які слідуєть за хижаками і живляться залишками вбитої ними здобичі після того, як хижак насититься. Але сучасне поняття коменсалізму ширше і включає до себе інші види взаємодій, під час яких організм-коменсал може отримувати від

організму-хазяїна не тільки їжу, а також захист від ворогів, домівку, використовувати його як транспортний засіб чи опору, не заважаючи хазяїнові.

Коменсальні відносини часто відбуваються між великим організмом-хазяїном і значно меншим порівняно з ним організмом-коменсалом. Організм-хазяїн при цьому застається незайманим цією взаємодією; на відміну від нього коменсал, навпаки, може демонструвати значні пристосування в будові тіла і поведінці, які полегшують йому участь в коменсальних стосунках. Наприклад, риби-прилипали пересуваються, причепившись до акули чи іншої великої риби; як і прилипали, так і риби-лоцмани живляться недоїдками, що залишаються після їжі хазяїв.

Інший цікавий приклад харчових коменсальних стосунків демонструють деякі види птахів Нового Світу, які сліднують за колонами мандрівних мурашок і ловлять комах, павуків, багатоніжок, дрібних амфібій і плазунів, що їх сполохує на своєму шляху мурашина навала. Самих мурашок ці птахи, як правило, не їдять; багато з них повністю залежать від мурашок в своєму харчуванні, оскільки не вміють самі полювати на комах. Також багато різноманітних видів птахів живляться комахами, яких сполохують при пересуванні великі травоїдні, чи видзьобують черв'яків та інших безхребетних із землі, яких вивертає на поверхню плугом. Коменсалами також є багато нешкідливих видів вошей і бліх, які живляться пір'ям птахів чи відмерлими лусками шкіри ссавців.

Коменсальні відносини, які базуються на наданні захисту, демонструє риба-клоун (*Amphiprion percula*): ховаючись між пекучими щупальцями морських анемон, які їй не завдають шкоди, вона отримує надійний захист від хижаків.

Окремі види коменсальних відносин мають свої власні позначення.

Форезія – пересування одного організму на іншому, наприклад, риби-прилипали на акулі чи певні види кліщів на гнойових жуках.

Інквілінізм – користування іншим організмом як домівкою. Прикладом цього можуть бути рослини-епіфіти (зокрема, більшість орхідей), які ростуть на гілках дерев, але на відміну від рослин-паразитів живляться самотійно, не

висмоктуючи соків з дерева-хазяїна. Інший приклад взаємодії демонструють птахи, що гніздяться в дуплах дерев.

Метабіоз – непряма залежність, в межах якої коменсал користується чимось, що було вироблено організмом-хазяїном, але після його смерті. У такий спосіб, наприклад, раки-самітники користуються для захисту свого м'якого тіла порожніми раковинами молюсків.

Щодо питання, чи є взаємодія людини з певними типами її кишкової та вагінальної мікрофлори коменсалізмом чи мутуалізмом, серед спеціалістів поки що немає згоди. Існує думка, що деякі види організмів, які входять до складу мікрофлори, не виконують ніяких корисних для людини функцій.

Деякі біологи вважають, що будь-які досить близькі стосунки між організмами взагалі ніколи не можуть бути повністю нейтральними, і стосунки, які вважаються коменсальними, насправді є мутуалістичними чи паразитичними у якийсь неочевидний спосіб. Наприклад, епіфіти – це насправді «харчові пірати», які перехоплюють значну кількість мінеральних речовин і води, які інакше потрапили б до рослини-хазяїна. Велика кількість епіфітів також може зламати гілку дерева-хазяїна чи загородити від нього сонячне світло, заважаючи процесу фотосинтезу в його листі.

3.5. Інформаційний паразитизм: бейтсівська мімікрія або міметизм (схожість захищених і незахищених видів, наприклад, жалких перетинчастокрилих і метеликів-стеклянниць).

Мімікрія Бейтса або бейтсівська мімікрія – форма мімікрії, при якій їстівний вид імітує неїстівний або отруйний. Описана в 1852 році Генрі Бейтсом. Класичним прикладом мімікрії Бейтса стали метелики-стрічкарки *Limenitis archippus*, що повторюють забарвлення іншого виду німфалід – данаїди монарха; разом з тим, за даними деяких дослідників обидва ці види виявляються однаково неїстівними для птахів, що відповідає визначенням не бейтсівської, а мюллерівської мімікрії. Безпечні мухи з сімейства журчалок імітують апосематичне забарвлення жалких ос.

3.6. Різні форми симбіозу (мутуалізм).

У результаті біотичних взаємодій формуються найрізноманітніші спільні адаптації: міжвидові (коадаптації) і внутрішньовидові (конгруенції).

Мутуалізм – тип співіснування різних видів, від якого вони отримують взаємну користь. Мутуалізм розглядають як один з різновидів симбіозу.

Класичним прикладом є симбіоз раків-самітників з актиніями. Рак перебуває під захистом жалких клітин актинії, тоді як його активність допомагає актинії добувати їжу. У цих взаємовідносинах можна виділити декілька етапів посилення зв'язку між партнерами. Деякі раки-самітники шукають черепашки, на яких вже поселились актинії; інші займаються активним пошуком і в разі виявлення актинії захоплюють її і переносять на свою черепашку, знайдену раніше або відібрану раніше у законного власника. Одноклітинні джгутикові мешкають у кишечниках тарганів, термітів, допомагаючи перетравлювати їм клітковину.

Найтісніша форма мутуалізму – коли один організм живе всередині іншого. Вражаючим прикладом цього служить система органів травлення корів та інших жуйних тварин. Корови, як і людина, не здатні перетравити целюлозу – речовину, яка у великій кількості міститься в рослинах. Але у жуйних тварин є особливий орган – рубець. Він являє собою порожнину, в якій живе безліч мікроорганізмів. Рослинна їжа, після того як тварина її прожувала, потрапляє в рубець, і там ці мікроорганізмів руйнують целюлозу. Тварина може відригнути і знову прожувати частково розщеплену їжу – саме цим і займаються корови, коли пережовують свою жуйку. Рубець корови – це замкнута мікроекосистема, утворена безліччю різних мікроорганізмів, завдання яких полягає у перетравленні целюлози для свого господаря. Аналогічно коренева система вищих рослин утворена переплетенням кореневої системи і грибного міцелію так що гриби постачають рослинам мінеральні речовини.

В екосистемах поширені такі варіанти мутуалізму.

➤ *Рослини і мікоризні гриби.* Ці взаємини з грибами властиві більшості видів судинних рослин (квіткових, голонасінних, папоротей, хвощів, плаунів).

Мікоризні гриби можуть обплітати корінь рослини і проникати в тканини кореня, не завдаючи йому при цьому істотної шкоди. Гриби не здатні до фотосинтезу і отримують з коріння рослин органічні речовини. За це вони для рослин виконують роль насосів, які всмоктують воду і розчинені в ній поживні елементи. За рахунок розгалуженості грибного міцелію в сотні разів збільшується усмоктувальна поверхня коренів рослин. Через мікоризу від однієї рослини до іншої (одного або різних видів) можуть передаватися органічні речовини.

➤ *Рослини і мікроорганізми-азотфіксатори.* Основною складовою атмосфери планети є нітроген. Тим не менш, ні рослини, ні тварини не здатні засвоювати нітроген з повітря. Забезпечення організмів нітрогеном відбувається в основному за рахунок азотфіксуючих бактерій, які пов'язані з рослинами відносинами мутуалізму. Рослини отримують нітроген, а бактерії – органічні речовини.

Можливі дві форми такого мутуалізму – обов'язковий мутуалізм і протокооперація. При обов'язковому мутуалізмі азотфіксуючі мікроорганізми живуть у коренях рослин (бобових, вільхи та деяких інших), утворюючи бульби. При протокооперації азотфіксуючі мікроорганізми населяють ґрунт, що межує з корінням (ризосферу), і засвоюють органічні речовини, які постійно виділяються в ризосферу коренями.

Рослинам взаємини з азотфіксаторами обходяться дорого – на них вони витрачають від 30 до 50 % продуктів фотосинтезу. Великими витратами органічної речовини на азотфіксацію пояснюються більш низькі врожаї зернобобових культур (соя, горох, квасоля тощо) порівняно зі злаками – кукурудзою, пшеницею, житом тощо.

➤ *Рослини і комахи-запилювачі.* Комахи-запилювачі, харчуючись за рахунок рослин, переносять пилок з однієї квітки на іншу, причому часто на великі відстані. Для залучення комах рослини обзаводяться «рекламними засобами» (яскраві віночки квіток, аромат) і для «оплати роботи» запилювачів виробляють нектар. Крім того, запилювачі з'їдають приблизно половину пилку.

Відносини рослин і комах-запилювачів можуть бути мутуалізмом (запилення конкретних видів рослин вузьким колом комах, наприклад у орхідних, губоцвітих, бобових) або протокооперацією (велике число видів комах запилює один вид рослин). Протокооперація характерна для складноцвітих і їх запилювачів.

➤ *Рослини і тварини, які розповсюджують їх насіння.* Поширення плодів (і насіння) рослин за допомогою тварин широко представлено в природі і називається зоохорія. Агентами-розповсюджувачами можуть бути птахи, що поїдають соковиті плоди, ведмеді, копитні.

При проходженні через травну систему тварин насіння не тільки не перетравлюється, але навіть підвищується його схожість.

➤ *Водорості та гриби в лишайнику.* Водорість забезпечує гриб органічними речовинами, гриб постачає їй воду і мінеральні елементи. Цей варіант обов'язкового мутуалізму представлений досить широко (існують сотні видів лишайників). Лишайники першими заселяють поверхню скель і широко поширені на Півночі в умовах крайньої обмеженості ресурсів тепла, вологи та елементів мінерального живлення.

➤ *Ссавці і мікроорганізми, що населяють їх травну систему.* Більшість тварин, включаючи людину, але особливо травоїдні, самі не в змозі перетравлювати їжу, і цю роль грають мікроорганізми – бактерії і деякі найпростіші, які живуть у шлунково-кишковому тракті.

➤ *Людина та сільськогосподарські тварини і рослини.* Цей варіант мутуалізму є протокооперацією, проте, ні людина при сучасній щільності населення на планеті не може обійтися без сільськогосподарських тварин і рослин, ні корова, пшениця або рис не можуть вижити без людини.

Без вивчення мутуалізму неможливо зрозуміти складність взаємовідносин організмів в екосистемах. Мутуалізм врівноважує антагонізм конкуренції, хижацтва і паразитизму.

3.3. *Форми мінливості за Ч. Дарвіном*

Ч. Дарвін встановив, що між особинами одного виду завжди існують як добре помітні відмінності, так і малопомітні. Ч. Дарвін вважав, що саме дрібні відмінності між особинами є матеріалом для відбору.

Ці відмінності Ч. Дарвін назвав мінливістю і виділив кілька форм мінливості: певну, невизначену, комбінативну і корелятивну.

Неспадкова мінливість є визначеною, оскільки, змінюючи умови розвитку організмів, можна передбачити напрям мінливості. У той же час, вона має груповий характер, оскільки вся група особин, що зазнає впливу однакових умов розвитку, змінюється в одному напрямку. У ХХ столітті таку мінливість тривалий час називали модифікаційною.

Наприклад, якщо групу поросят однієї породи вирощувати в хороших умовах, то через півроку всі вони будуть характеризуватися подібними рисами: велика маса (близько 200 кг), подовжене тіло, укорочені кінцівки, слабо розвинена шерсть, спокійна поведінка, хороший апетит. Якщо ж групу поросят тієї ж породи вирощувати в поганих умовах, то дорослі особини також будуть подібні між собою: низька вага (близько 50 кг), вкорочене тіло, подовжені кінцівки, сильно розвинена шерсть, неспокійна поведінка, поганий апетит.

Спадкова мінливість прямо протилежна неспадковій. Ця мінливість невизначена. Наприклад, ми не можемо заздалегідь передбачити: коли і в якому стадії з'явиться вівця з різко вкороченими кінцівками. Спадкова мінливість є індивідуальною: зміна ознаки спостерігається лише у однієї особини з багатьох (у ХХ столітті цю форму мінливості довгий час називали мутаційною).

Ч. Дарвін протиставляв спадкову мінливість неспадковій і вважав, що до відбору призводить тільки спадкова мінливість: «неспадкові зміни для нас неістотні».

Корелятивна мінливість. Приклад із зміною цілого комплексу ознак у поросят показує, що при зміні умов розвитку змінюється не одна ознака, а цілий комплекс ознак. Одночасну зміну кількох ознак Ч. Дарвін назвав співвідсною або корелятивною мінливістю.

Спадкова мінливість також може бути корелятивною: зміна однієї ознаки тягне за собою зміну інших ознак. Наприклад, всі білі блакитноокі коти – глухі, у безшерстих собак певної породи – недорозвинені зуби. В даний час встановлено, що спадкова корелятивна мінливість може бути обумовлена множинною дією генів, а також зчепленням генів – істинним зчепленням або квазізчепленням.

Комбінативна мінливість. За часів Дарвіна (ще до дослідів Менделя) було відомо, що різні спадкові ознаки можуть утворювати різні комбінації (наприклад, різноманітні поєднання забарвлення і довжини вовни у тварин). Незалежну мінливість ознак Ч. Дарвін назвав комбінативною мінливістю.

В даний час встановлено, що корелятивна мінливість часто поєднується з комбінативною, тобто спільна мінливість двох і більше ознак часто носить комбінативно-корелятивних характер.

Відсутність генетичної теорії в ХІХ столітті призвело Ч. Дарвіна до деяких помилковим уявленням про спадковість. Наприклад, Ч. Дарвін вважав, що ступінь прояву ознак у нащадків дорівнює середньому арифметичному значенню цієї ознаки у батьків. Цей тезис («кошмар Дженкіна») була серйозною перешкодою для подальшого розвитку дарвінізму.

«Кошмар Дженкіна» – принципове заперечення теорії Ч. Дарвіна відносно поступового формування нових біологічних видів шляхом збереження сприятливих ознак природним відбором, висунуте англійським інженером Флемінгом Дженкіном (англ. Fleeming Jenkin). Згідно з ним, корисну ознаку, що випадково з'явилася у окремої особини в групі організмів (популяції) поступово буде знівельовано схрещуванням зі звичайними особинами. Це логічне утруднення подолано зі створенням популяційної генетики.

У червні 1867 р. у журналі «North British Review» вийшла в світ стаття Ф. Дженкіна під назвою «Походження видів», де критикувалася ідея природного відбору як рушійної сили еволюції. Головний пункт заперечення Дженкіна – поглинаючий вплив вільного схрещування. Припустимо, що в популяції з'явилася особина з більш вдалою ознакою, ніж у існуючих особин. Але схрещуватися вона змушена буде тільки з особинами з «нормальними» ознаками.

Тому через кілька поколінь вдале новопрیدбання неминуче буде поглинене «болотом» звичайних ознак («кошмар Дженкіна» також називають «swamping argument»).

За Ф. Дженкіним, корисна ознака могла зберегтися лише у разі її виникнення відразу у великій кількості особин і в короткий проміжок часу (в одному поколінні). Але тоді ідея невизначеної і випадкової мінливості втрачає сенс, і в силу вступають односторонні і закономірні зміни. Помилка Ф. Дженкіна полягала в тому, що ознаки, які закріплюються відбором, не зменшуються при схрещуванні, а передаються у повному обсязі (нівелюючий ефект схрещування просто не існує), але йому завадила це зрозуміти ідеологічна необ'єктивність щодо людських рас – дійсно на території, де мешкає плем'я чорношкірих аборигенів, саме їхні ознаки є кращими для виживання, тоді як біла людина буде носієм несприятливих для місцевості ознак, зокрема страждатиме від сонячних опіків, а також малоймовірно, що вона зможе вижити в чужому культурному середовищі.

Крім того, Ч. Дарвін припускав можливість спадкування набутих ознак, підтримуючи теорію пангенезису. Відповідно до цієї теорії, в крові існують особливі частинки – геммули (буквально – «зачатки», «нирки»), які переносять інформацію від усіх частин тіла до статевих залоз. У результаті інформація про онтогенез особини може передаватися через кров до статевих клітин. Зауважимо, що геммули Дарвіна подібні за своїми властивостями з флюїдами Ламарка. Ламаркізм Ч. Дарвіна проявлявся і в частковому визнанні закону спадкування набутих ознак. Наприклад, редукцію органів зору у троглобіонтів Ч. Дарвін пояснював непотрібністю цієї ознаки в темряві.

У 1900 р відбувається перевідкриття законів І. Г. Менделя, формування уявлень про дискретний характер спадковості і мінливості. Тим самим був усунутий «кошмар Дженкіна». У 1901 р Г. де Фріз створює мутаційну теорію. До 1908 формуються основні уявлення про генетичну структуру популяцій (закон Харді-Вайнберга). Вчення про спадковість досі не завершено. Однак сучасна генетика стверджує, що будь-яка ознака в тій чи іншій мірі успадковується.

Заперечувати еволюційну роль неспадкових змін (модифікацій) не можна. «Все неспадкове в своєму виникненні пов'язано зі спадковим. Модифікація організму завжди визначається його спадковою структурою» (І.І. Шмальгаузен).

4. Адаптації та їх класифікація

4.1. Онтогенетична адаптація – здатність організму пристосовуватися у своєму індивідуальному розвитку до зовнішніх умов, що змінюються. Розрізняють наступні підвиди:

- генотипова адаптація – відбір спадково детермінованої (зміна генотипу) підвищеної пристосованості до змінених умов (спонтанний мутагенез);
- фенотипова адаптація – при цьому відборі мінливість обмежена нормою реакції, що визначається стабільним генотипом.

Історія уявлень про адаптацію в теоріях еволюції.

Жан Батіст Ламарк. Наукове обґрунтування ідей адаптації розроблялося повільніше, ніж філософські переконання і емпіричні знання із цього приводу і кардинально не змінювались практично до 1809 року, коли французький дослідник природи Жан Батіст Ламарк створив перше цілісне вчення про еволюцію живої природи, основні ідеї якого були викладені у «Філософії зоології».

В основі його вчення було покладено уявлення про внутрішнє «прагнення до вдосконалення», властиве усьому живому, – поступове, але неухильне підвищення організації живих істот (градації) – від простих до найдосконаліших (при цьому, він відмічав, що градації в організмі – це «постійна властивість»).

Інший постулат його вчення – постійний вплив зовнішнього середовища, що призводить до порушення правильної градації (впливу середовища зазнавали – «здібності, схильні до зміни під впливом обставин»). Виниклі функціонально-морфологічні зміни передаються у спадок потомству, посилюючись від покоління до покоління.

На основі законів Ламарка склався напрям, що зазвичай називається *ламаркізмом* або *неоламаркізмом*, а точніше *ектогенезом* – ектос – зовнішній (грец.), *ектогенез* – еволюція під дією зовнішніх сил. У рамках цього напрямку еволюція розглядалася як адаптивний процес, що ґрунтується на загальній властивості живих істот – «спадкуванні благонабутих властивостей» (ознак). Отже, пристосованість розглядалася як причина, а не результат еволюції. Одиницею еволюції у рамках ектогенезу, є потомство батьків, які передали своїм нащадкам результати «тренування або не тренування органів», тобто черга поколінь.

Чарльз Роберт Дарвін. Подальший розвиток питання впливу зовнішнього середовища на людину отримало у працях англійського дослідника природи, творця теорії еволюції Чарльза Роберта Дарвіна. У 1859 році він випустив книгу «Походження видів шляхом природного добору або збереження обраних рас у боротьбі за життя», в якій було показано, як розвивалися усі види живого, згідно з висуненим ним положенням про «виживання найбільш пристосованих». Дарвін розглядав пристосування (адаптацію) лише як засіб для виживання. Згідно з дарвінізмом, еволюція є процесом адаптації організмів до умов довкілля, причому пристосованість організмів є результатом еволюції.

Ернст Геккель. Під безпосереднім впливом ідей Дарвіна німецький зоолог Ернст Геккель дійшов висновку про необхідність створення особливої біологічної дисципліни – екології, яку він визначив як «загальну науку про стосунки організмів до довкілля, куди ми відносимо у широкому сенсі усі «умови існування». У трактуванні рушійних сил еволюції Геккель намагався еkleктично поєднати в одному вченні принципи Ч. Дарвіна і Ж. Б. Ламарка, визнаючи як природний відбір, так і пряме пристосування організмів до умов середовища шляхом спадкування набутих ознак. Таким чином, до початку ХХ століття було встановлено, що адаптація живих організмів до довкілля є по суті проблемою еволюційною. Не випадково вона уперше була висунена і обґрунтована Ж. Б. Ламарком, Ч. Дарвіном. У ході розвитку науки проблема

адаптації вийшла за рамки теорії еволюції і загальної біології і стала проникати в інші науки.

4.2. Філогенетична адаптація – це процес, що триває упродовж життів декількох поколінь. Гомеостаз організму як основна властивість є результат філогенетичної адаптації.

Подібність представників людського виду проявляється не в строгій подібності морфологічних і функціональних ознак окремих індивідів, а у відповідності їх зовнішнім умовам довкілля. Відмінність у будові органів і тканин ще не є запереченням норми. Важливо, чи відповідає ця будова і її функції варіаціям зовнішнього середовища. Якщо структура відповідає коливанням зовнішніх чинників, значить, вона забезпечує життєздатність організму і визначає його здоров'я. Зміст поняття адаптації охоплює не лише здатність живих систем відбивати, за допомогою зміни, чинники середовища, але і здатність цих систем у процесі взаємодії створювати в собі механізми і моделі активної зміни і перетворення середовища, в якому вони мешкають.

Пристосованість визначається безліччю показників: життєздатністю (здатність до виживання), конкурентоспроможністю, плодючістю, участю в розмноженні, турботою про потомство і т.д. Пристосованість може оцінюватися тільки для порівнянних груп організмів, у певних умовах, на певних стадіях життєвого циклу, в певні проміжки часу. Різноманітні ознаки, що підвищують пристосованість організмів, називаються **адаптації**.

Існує безліч **класифікацій адаптацій**:

1. За рівнем прояву

- біохімічні – змінюється структура білків, вуглеводів, ліпідів та інших хімічних компонентів організмів;
- фізіолого-біохімічні – змінюється характер обміну речовин;
- анатомо-морфологічні – змінюються внутрішня і зовнішня будова організмів; анатомо-морфологічні ознаки умовно діляться на якісні (наприклад, забарвлення шерсті) і кількісні (наприклад, довжина кінцівок);

фізіолого-репродуктивні – змінюються плодючість, терміни початку і закінчення репродуктивного періоду, терміни розмноження;

онтогенетичні – змінюється характер індивідуального розвитку;

етологічні – змінюється поведінка організмів.

2. За впливом генотипу особини на формування адаптацій

генетичні (висока залежність фенотипу від генотипу особини);

екологічні (висока залежність фенотипу від середовища);

еколого-генетичні (фенотип залежить і від генотипу, і від середовища).

3. За взаємодією груп організмів

індивідуальні адаптації – кожен організм адаптований незалежно від інших організмів; наприклад, захисне забарвлення багатьох комах залежить тільки від кольору фону, на якому вони знаходяться, але не залежить від забарвлення інших метеликів;

внутрішньовидові, або групові адаптації – ознака є адаптивною тільки при наявності певних ознак у інших особин даного виду; внутрішньовидові адаптації забезпечують розмноження, турботу про потомство, можливість спільного добування їжі, будівництва житла, переживання несприятливих умов; особливу групу внутрішньовидових адаптацій представляють *конгруенції* – відповідність копулятивних органів самців і самок, взаємні пристосування матері і дитинчати до вигодовування молоком;

міжвидові адаптації або коадаптації – ознака є адаптивною тільки при наявності певних ознак у особин іншого виду; міжвидові адаптації забезпечують запилення покритонасінних рослин комахами, можливість мімікрії, можливість усіх видів симбіозу, паразитизму.

4. За впливом статевовікових особливостей

статеві – характерні для певної статі, що викликають виникнення статевого диморфізму; наприклад, яскраве забарвлення самців, що приваблює (розпізнавальна), і захисне забарвлення самок у багатьох птахів;

вікові – характерні тільки для певних стадій онтогенезу; наприклад, зовнішні і внутрішні зябра пуголовків, які втрачаються при метаморфозі.

5. Активні і пасивні адаптації. Активні адаптації пов'язані з поведінковими реакціями. Пасивні адаптації пов'язані з появою різноманітних захисних структур (раковини, панцири, шипи, колючки, луска, рогові щитки, пір'я, шерсть).

Зміна форми тіла може служити для маскуванню – наслідування форми неїстівного предмета.

6. За типом забарвлення.

Ефект дії забарвлення зазвичай пов'язаний з деякими морфологічними адаптаціями (форма тіла) і поведінковими реакціями, наприклад, з прийняттям певної пози: або міметичної (наслідувальної), або відлякуючої.

а) *Протегувальне (кріпичне) забарвлення*; сукупність ознак, що забезпечують маскуванню (особливості забарвлення, форми тіла і особливості пози), називаються *міметизм*. Маскуванню потребують як види-жертви, так і види-хижаки (богомоли, хамелеони).

суцільне – відповідає кольору фону довкілля;

забарвлення, що сегментує, – поява плям, смуг, хибних ознак (відволікаючих) очей.

б) *Розпізнавальне забарвлення або таке, що приваблює*, служить для розпізнавання особин певного виду. Зазвичай служить для впізнавання представників протилежної статі даного виду в період розмноження. Іноді забезпечує розпізнавання комменсалів, наприклад, хижі риби повинні відрізнити нешкідливих чистильників від можливих імітаторів.

в) *Відлякуюче забарвлення* – наявність яскравих плям, псевдо очей (відлякуючих); відлякуюче забарвлення зазвичай поєднується з протекційним, наприклад, у багатьох нічних метеликів передні крила мають зверху забарвлення, а задні – відлякуюче забарвлення.

г) *Застережливе забарвлення*:

міметичне або хибнозастережливе, – незахищені види-імітатори наслідують захищених видів-моделей (бейтсівська мімікрія);

□ власне застережливе – у захищених видів (неїстівних, жалких ...); ефект застережливого забарвлення посилюється при мюллерівській мімікрії.

Примітка. Крім перерахованих типів мімікрії, існують і деякі інші. *Мімікрія Мертенса*. Винятковою схожістю в забарвленні володіють різні види південноамериканських змій: неотруйні вужі, помірно отруйні агресивні псевдо вужі і вкрай отруйні неагресивні коралові аспіди. В цьому випадку роль моделі грають помірно отруйні агресивні псевдо вужі. *Мімікрія Пекем* чи *агресивна мімікрія*. Мімікрія цього типу описується приказкою «вовк у овечій шкурі». Прикладом служать «приманки» риб-вудильників. *Гніздовий паразитизм*. Яйця гніздових паразитів (наприклад, зозуль) подібні з яйцями виду-господаря.

7. За обсягом таксонів:

□ широкі адаптації першого порядку – пов'язані зі зміною рівня організації та виходом у нову адаптивну зону; такі адаптації є загальними для всіх членів великих таксонів: ароморфози всіх насінневих рослин (пиллок і пилкова трубка), ароморфози покритонасінних (товкач, атрактанти), ароморфози всіх хребетних (скелет, головний мозок з п'яти відділів, мускулатура, нирки), ароморфози ссавців (прогресивний розвиток кори великих півкуль, повне розділення кіл кровообігу, шерсть, диференційовані зуби, плацента, молочні залози);

□ широкі адаптації другого порядку – не пов'язані зі зміною рівня організації і є спільними для всіх членів відносно невеликих таксонів: алломорфози порядків рослин, що підвищують точність запилення (квітки орхідних, губоцвітих), алломорфози ссавців, що забезпечують харчову спеціалізацію (зубна система гризунів, хижаків) ;

□ вузькі адаптації – характеризують окремі родини, роди, секції; це ознаки вузької спеціалізації (теломорфози), наприклад, адаптивні комплекси мурахоїдів, кротів;

□ елементарні адаптації – проявляються на рівні окремих видів і внутрішньовидових угруповань, наприклад, індустриальний меланізм, стійкість комах до певних інсектицидів.

8. За проявом на різних стадіях онтогенезу:

- ембріонально-личинкові – проявляються у ембріонів, личинок і на окремих етапах метаморфозу (наприклад, у лялечок), але відсутні у дорослих особин;
- адаптації дорослих (статевозрілих) особин – проявляються у дорослих особин, але відсутні у личинок;
- адаптації, що підвищують стійкість онтогенезу в цілому.

Відносний характер адаптацій.

У більшості випадків спостережувані адаптації недостатньо досконалі. Жодна адаптація не забезпечує 100%-ої виживаності і не гарантує 100%-ого успіху в розмноженні. Наприклад: зазубрене жало у медоносної бджоли, поверхнева схожість захищених видів при бейтсівській мімікрії. Крім того, зберігаються численні рудименти – недоцільні структури, що дісталися в спадок від предкових форм (п'ятий палець у собак, залишки задніх кінцівок у китів і удавів, третя повіка у мавп, плавальні перетинки у гірських гусей). Орієнтовно можна стверджувати, що до 90 % видових ознак не є в повній мірі адаптивними.

У більшості випадків спостережувані ознаки підвищують пристосованість особин лише при дотриманні ряду умов. Наприклад, зелене забарвлення є протекційним лише за наявності зеленого фону, хибно застережне забарвлення незахищених видів при бейтсівській мімікрії відлякує хижаків лише при наявності захищеної моделі, міметичне (наслідувальне) забарвлення робить організм непомітним лише при дотриманні певної пози. Деякі адаптації характеризуються винятковою доцільністю. Наприклад, будова органів захоплення їжі у богомолів точно відповідає розмірам жертви. Однак зміна розмірів жертви може привести до повної загибелі популяції богомолів від голоду.

Таким чином, можна лише стверджувати, що розглянута ознака дає особині перевагу в боротьбі за існування перед тими особинами, які не мають цієї ознаки. При оцінці адаптивного значення ознаки зазвичай оцінюють

відносну пристосованість носіїв цієї ознаки, наприклад, по відношенню до максимально відомої виживаності, плодючості, конкурентоспроможності.

При штучному відборі нові ознаки можуть носити абсолютно недоцільний (не адаптивний) характер, особливо, у декоративних сортів рослин і порід тварин. У природних умовах такі організми володіли б нульовою пристосованістю, але при наявності постійного догляду вони можуть успішно виживати і залишати потомство.

Питання для самоконтролю

1. Охарактеризуйте основні положення еволюційної теорії Ч. Дарвіна.
2. В чому полягає значення теорії Ч. Дарвіна?
3. Поясніть суть класифікації форм боротьби за існування за Льюїсом Морганом і Людвігою Плате?
4. Які форми боротьби за існування виділено у класифікації Олексія Северцова та Івана Шмальгаузена?
5. Що покладено в основу поділу активної конкуренції на інтерференційну, експлуатаційну і дифузну?
6. Назвіть види коменсальних відносин. Наведіть приклади.
7. Яке значення «кільця мімікрії» мають для видів, що належать до них?
8. В чому полягає суть бейтсівської мімікрії? Наведіть приклади.
9. Поясніть різницю між обов'язковим мутуалізмом і протокооперацією.
10. Дайте визначення найтіснішій формі мутуалізма.

4. ОСНОВНІ ЕТАПИ РОЗВИТКУ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ Ч. ДАРВІНА

4.1. Формування і криза класичного дарвінізму

Ідеї Ч. Дарвіна вплинули на розвиток еволюційної палеонтології, еволюційної ембріології і порівняльної анатомії.

Основні еволюційні дослідження у XIX ст. стосувались області зоології. У ботаніці вплив еволюційних ідей був менш помітним.

У XIX ст. склалися три основні напрями в теорії еволюції:

4.1.1. Класичний дарвінізм (Томас Гекслі, Климент Тимірязєв, Ілля Мечников)⁷: **провідну роль в еволюції виконує природний відбір на основі невизначеної мінливості і боротьби за існування; при цьому допускається успадкування набутих ознак.**

4.1.2. Філогенетичний напрям (Ернст Геккель): **провідну роль в еволюції виконує природний відбір і пряме пристосування організмів.**

4.1.3. Неодарвінізм (Альфред Уоллес, Август Вейсман, Френсіс Гальтон)⁸: **провідну роль в еволюції виконує природний відбір, повністю заперечується успадкування набутих ознак, визнається мозаїчність еволюції (відбору піддаються не організми, а ознаки).**

У всіх теоріях підкреслювалася провідна роль природного добору.

Подальший розвиток теорії природного відбору був неможливим без знання механізмів мінливості і спадковості ознак у популяціях.

Народження генетики призвело до відкриття дискретного характеру успадкування ознак (був подоланий «кошмар Дженкіна»). Але одночасно створюються різноманітні генетичні теорії еволюції, що відводять природному відбору роль «механічного сита». Глибока криза дарвінізму була подолана тільки в ході створення синтетичної теорії еволюції (СТЕ).

⁷ Гекслі Томас (1825 – 1895) – англійський природознавець, зоолог, пропагандист дарвінізму. Особливе значення мають наукові твори про походження людини. Вчений послідовно довів єдність будови черепа хребетних тварин, походження птахів від плазунів, спорідненість медуз і поліпів тощо.

Тимірязєв Климент Аркадійович (1843 – 1920) – російський природознавець-дарвініст, біолог, фізіолог, один з основоположників російської і радянської школи фізіологів рослин.

Мечников Ілля Ілліч (1845 – 1916) – біолог і патолог, один з засновників порівняльної патології, еволюційної ембріології, імунології і мікробіології. Лауреат Нобелівської премії у галузі фізіології та медицини за праці про імунітет.

⁸ Уоллес Альфред (1823 – 1913) – британський натураліст, мандрівник, географ, біолог і антрополог.

Вейсман Август (1834 – 1914) – німецький зоолог і теоретик еволюційного вчення.

Гальтон Френсіс (1822 – 1911) – англійський дослідник, географ, антрополог, психолог.

4.2. Створення синтетичної теорії еволюції

Синтетична теорія еволюції (СТЕ) – найбільш розповсюджене еволюційне вчення ХХ ст. СТЕ склалася до початку 1940-х рр. на основі синтезу класичного дарвінізму і популяційної генетики.

Основні положення (постулати) СТЕ

1. Напрямок еволюції визначається її рушійними силами: *боротьбою за існування і природним відбором.*

2. Боротьба за існування – це метафоричний вираз для позначення всього різноманіття відносин між організмами і середовищем їхнього життя.

3. Природний відбір – це сукупність біологічних процесів, у результаті яких спостерігаються *диференціальна смертність і диференційний успіх у розмноженні.*

4. Об'єктом дії природного відбору є фенотип особини на всіх стадіях онтогенезу.

5. Природний відбір діє за фенотипом, однак фенотип особини певною мірою визначається її генотипом. Тому в *результаті відбору відбувається диференціальне відтворення генотипів.*

6. *Первинна мінливість* у популяціях з'являється за рахунок дії елементарних еволюційних факторів, до яких відносяться: *мутаційний процес, популяційні хвилі, ізоляція тощо.*

7. Елементарні еволюційні процеси: рушійні сили еволюції (боротьба за існування і природний відбір) і елементарні еволюційні фактори.

8. Елементарним еволюційним матеріалом є *мутації.*

9. Елементарною одиницею еволюції є *популяція.* В ході еволюції підвищується середня пристосованість популяцій.

10. Елементарне адаптаційне явище – це поява генетично зумовленої ознаки, що підвищує пристосованість популяції.

11. Елементарне еволюційне явище – це стійка зміна генетичної структури популяції (наприклад, зміна частоти алеля).

12. Еволюція протікає в конкретних природно-географічних умовах; **біогеоценоз** – це арена первинних еволюційних перетворень.

13. **Біологічна еволюція являє собою необоротний і, певною мірою, спрямований історичний розвиток живої природи, що супроводжується зміною генетичного складу популяцій, формуванням адаптацій, утворенням і вимиранням видів, перетвореннями біогеоценозів і біосфери в цілому.**

Питання для самоконтролю

1. Поясніть суть класичного дарвінізму.
2. В чому відмінність філогенетичного напрямку теорії еволюції і неодарвінізму?
3. Що спільного в основних теоріях еволюції?
4. Назвіть рушійні сили, що визначають напрям синтетичної теорії еволюції.
5. Назвіть елементарні еволюційні фактори, за рахунок яких з'являється у популяціях первинна мінливість.
6. Поясніть, що таке елементарне адаптаційне і еволюційне явище.
7. Що собою являють мутація і популяція з точки зору синтетичної теорії еволюції?
8. Сукупністю яких біологічних процесів є природний відбір?
9. За рахунок створення якої теорії біла подолана криза дарвінізму?
10. Що собою являє біологічна еволюція?

5. МІКРОЕВОЛЮЦІЯ. ЕЛЕМЕНТАРНІ ЕВОЛЮЦІЙНІ ФАКТОРИ

Мікроеволюція – сукупність пускових еволюційних процесів, що відбуваються усередині виду, в межах окремих або суміжних популяцій. Адресується до систематичної зміни частот гомологічних алелей, ділянок хромосом або цілих хромосом у локальній популяції.

5.1. Загальна характеристика елементарних еволюційних факторів

Елементарні еволюційні фактори (ЕЕФ) – це стохастичні (ймовірні) процеси, що протікають у популяціях, які служать джерелами первинної внутрішньопопуляційної мінливості.

До **основних елементарних еволюційних факторів** відносять:

- 1) мутаційний процес,
- 2) тиск мутацій,
- 3) рекомбінації.

До **додаткових елементарних еволюційних факторів** відносять:

- 1) популяційні хвилі,
- 2) ізоляцію,
- 3) ефект засновника,
- 4) дрейф генів.

5.2. Основні елементарні еволюційні фактори

5.2.1. Мутаційний процес

Мутаційний процес – це процес виникнення в популяціях найрізноманітніших мутацій: генних, хромосомних і геномних.

Мутаційний процес є найважливішим елементарним еволюційним фактором, оскільки постачає елементарний еволюційний матеріал – мутації. Саме мутації забезпечують появу нових варіантів ознаки і лежать в основі всіх форм мінливості.

Мутації, що не піддаються помітній дії відбору, називаються **селективно нейтральними**. В теорії еволюції зазвичай розглядаються тільки генеративні мутації.

Для еволюції важливо, що можуть виникати зворотні мутації, при яких дія однієї мутації скасовується іншою мутацією.

Частота мутацій конкретних генів дуже низька: вона коливається від 10^{-3} до 10^{-10} (у середньому 10^{-6}).

Мутанти – це організми, у яких мутація виявляється у фенотипі і може піддаватися дії відбору.

I. Доля мутантного алеля в популяціях диплобонтів.

Диплобонти - це диплоїдні організми, до яких відносяться всі тварини, а також рослини і гриби в диплоїдній фазі.

A. Рецесивні аутосомні мутації. Практично не мають шансів проявитися у фенотипі. Імовірність зустрічі мутантних алелів дорівнює q^2 (aa) і у середньому складає $(10^{-6})^2 = 10^{-12}$.

Переважає більшість аутосомно-рецесивних мутацій у гомозиготному стані значно знижує пристосованість організмів. Тому рецесивні мутації взагалі не можуть відігравати помітної ролі в еволюції.

B. Рецесивні мутації, зчеплені зі статтю. Відразу проявляються у *гетерогаметної статі*. У людини такі мутації призводять до розвитку важких захворювань: *гемофілії, м'язової дистрофії*. Приклади подібних мутацій, що мають адаптивне значення, нам невідомі.

B. Мутантний алель домінує над вихідним (a → A). Домінантна мутація відразу проявляється у фенотипі і піддається дії природного відбору. Ці типи мутацій практично всі є летальними або напівлетальними (*полікістоз нирок, множинний поліпоз товстої кишки*).

Деякі домінантні мутації можуть проявлятися як преадаптації; адаптивне значення може мати чорне забарвлення комах та хребетних.

G. Мутантний алель проявляє наддомінування або часткове домінування. Мутація також відразу проявляється у фенотипі і піддається дії відбору. Деякі напівдомінантні мутації можуть мати адаптивне значення, *наприклад, у людини напівдомінантна мутація серповидноклітинної анемії в гетерозиготному стані забезпечує стійкість до малярії*.

II. Доля мутантного алеля у популяціях гапобонтів.

До **гапобонтів** відносяться всі прокаріоти; водорості і гриби в гаплоїдній фазі; статеві клітини тварин.

Мутантний алель зазвичай відразу проявляється у фенотипі і піддається дії природного відбору. В цьому випадку відбір діє подібно «механічному ситу». Деякі мутації відразу ж набувають адаптивний характер, *наприклад, у бактерій з'являється стійкість до антибіотиків.*

5.2.2. Тиск мутацій

Одна і та ж мутація з однією і тією ж частотою p виникає в кожному поколінні. Водночас мутантний алель може бути втрачений під впливом випадкових факторів, тому фактична частота мутантного алеля зростає нелінійно. **Частота мутантного алеля:**

$$p = f_{\log} (N \text{ поколінь}) \quad (5.1)$$

У тривало існуючої популяції ймовірність фенотипового прояву рецесивного мутантного алеля зростає в десятки і сотні разів за рахунок тиску мутацій.

Теорія накопичення мутацій (англ. Mutations accumulation theory) – еволюційно-генетична теорія виникнення старіння, запропонована Пітером Медавара (1915 – 1987). Ця теорія розглядає старіння як побічний продукт природного відбору (подібно, наприклад, до еволюційного пояснення розвитку сліпоти у печерних та підземних тварин).

Ймовірність розмноження індивідуума залежить від його віку, зростаючи від нульової в момент народження, і досягаючи піку у молодих дорослих організмів (одразу після досягнення статевої зрілості), після чого вона зменшується через збільшення вірогідності смерті через зовнішні (хижаки, хвороби, нещасні випадки) і внутрішні (старіння) причини. Причому, у природних умовах, організми дуже рідко доживають до віку, коли старіння стає помітним, тобто смертність майже виключно залежить від зовнішніх причин, на які старіння не має ніякого впливу. Проти шкідливих мутацій, у алелях що проявляються у молодому віці, таким чином діє дуже сильний еволюційний тиск,

тому що вони мають сильний вплив на ймовірність розмноження. З іншого боку, шкідливі мутації, що проявляються пізно в житті, у віці, до якого більшість популяції не доживає, будуть зазнавати значно меншого еволюційного тиску, тому що їх носії вже передали свої гени наступному поколінню і зменшення числа нащадків через ці мутації є незначним.

Мутації можуть впливати на виживаючу здатність організму як безпосередньо, так і опосередковано. Наприклад, гіпотетична мутація, що збільшує ризик переломів через зниження фіксації кальцію, є менш шкідливою, ніж мутація, що вражає яйцеклітини в матці. З точки зору еволюції неважливо, чому знижується здатність організму до розмноження. Важливо, що індивідууми, що несуть шкідливу мутацію, мають менші можливості для розмноження, якщо шкідливий ефект цієї мутації проявляється раніше в житті. Наприклад, люди, хворі на прогерію (генетична хвороба з симптомами передчасного старіння) живуть лише протягом 15-20 років, і практично не можуть передати свої мутантні гени наступному поколінню (вважаючи мутацію домінантною). У таких умовах, прогерія виникає тільки у наслідку нових мутацій, а не від генів батьків. На відміну від них, люди з іншою генетичною хворобою, хворобою Альцгеймера, що проявляється пізно, встигають розмножитися до її прояву. Таким чином, хвороба передається новим поколінням і є спадковою. Іншими словами, теорія накопичення мутацій передбачає збільшення із віком частоти генетичних мутацій, що залишаються у генофонді.

Теорія накопичення мутацій дозволяє дослідникам зробити кілька перевіряємих прогнозів. Зокрема, ця теорія передбачає, що залежність максимальної тривалості життя популяції потомства від максимальної тривалості життя материнського організму не має бути лінійною, як це спостерігається для майже будь-якої іншої кількісної риси, що демонструє спадковість (наприклад, висоти тіла). Натомість, ця залежність повинна мати незвичну нелінійну форму, із збільшенням нахилу залежності тривалості життя потомства від тривалості життя матері серед батьків-довгожителів. Цей прогноз витікає безпосередньо з

ключового положення теорії, що рівноважні частоти генів, що несуть шкідливу мутацію, повинні збільшуватися з віком через слабкий еволюційний тиск проти цих мутацій (рівноважна частота генів означає незалежну від часу частоту генів, що визначає баланс між виникненням мутацій та еволюційним тиском проти них).

Згідно з теорією накопичення мутацій, очікується ріст генетичних змін з віком при максимальній тривалості життя. Таким чином, у гетерогенній популяції, така ж сама зміна у фенотипі відповідатиме більшому числу змін у генотипі. Передбачене збільшення адитивності генетичних варіацій може бути виявлене вивчаючи співвідношення генетичних змін за умовами аналогічних фенотипових змін. Це співвідношення, так звана спадковість тривалості життя у вузькому сенсі, може бути оцінено як подвоєний нахил лінії регресії залежності тривалості життя потомків від тривалості життя матері. Тому, якщо вік на момент смерті дійсно визначається накопиченням шкідливих мутацій запізненої дії, очікується, що цей нахил стає крутішим із збільшенням віку материнського організму на момент смерті. Цей прогноз був перевірений у результаті аналізу генеалогічних даних спадковості в європейських королівських і знатних родин, що досить добре задокументовані. Було знайдено, що нахил лінії регресії нащадків дійсно зростає з максимальним віком предків, як і передбачається теорією накопичення мутацій. Аналогічні результати були отримані і за допомогою дослідження інших модельних організмів, наприклад, плодової мухи *Drosophila melanogaster*.

Зараз, проте, теорія накопичення мутацій не підтверджена на прикладі конкретних генів і залишається гіпотезою, що вимагає подальшого підтвердження.

5.2.3. Рекомбінації

Як правило, одна фенотипова ознака формується під впливом безлічі генетичних факторів, тобто є полігенною. Тому різні мутації можуть взаємодіяти між собою.

Генетична рекомбінація або просто рекомбінація – процес, у якому ланцюг ДНК розривається, а потім його фрагменти об'єднуються в іншому порядку.

У вищих організмів рекомбінація здійснюється при незалежному розходженні хромосом під час процесу мейоза, або при обміні ділянками гомологічних (парних) хромосом у кросинговері. Цей процес приводить до утворення геномів нащадків, котрі отримують різні комбінації генів своїх батьків, і можуть мати нові химерні алелі. У еволюційній біології вважається, що така перестановка генів надає організму багато переваг, зокрема можливість уникнення **храповика Мюллера**⁹.

Існують і приклади негомологічної рекомбінації. Найпоширеніший приклад – негомологічне з'єднання кінців (NHEJ, від англ. non-homologous end joining), що відбувається під час репарації дволанцюгових розривів ДНК.

У молекулярній біології термін «рекомбінація» може також застосовуватись до штучної і направленої рекомбінації певних ділянок ДНК, часто отриманих із різних організмів, для створення так званої рекомбінантної ДНК.

Процеси рекомбінації в природі каталізуються ферментами-рекомбіназами. RECA, рекомбіназа бактерії *E. coli*, відповідає за репарацію подвійних розривів ДНК. У дріжджах і інших еукаріотичних організмів для відновлення дволанцюгових розривів потрібні дві рекомбінази. Білок RAD51 потрібний як для мітотичної рекомбінації, так і для мейотичної, тоді як білок DMC1 специфічний до мейотичної рекомбінації.

⁹ Храповик Мюллера (по імені американського генетика Германа Мюллера (1890 – 1967) і механічного пристрою – храповика) – в еволюційній генетиці процес незворотного накопичення в генофонді популяцій, нездатних до статевою процесу, шкідливих мутацій, що призводять до зниження рівня адаптації і вимирання виду. Мюллер запропонував цей механізм як одну з теорій, що пояснюють шлях еволюції розмноження від безстатевих форм до статевих. Незважаючи на те, що цей механізм був покликаний пояснити переваги статевого розмноження перед безстатевим, він не може бути поширений на організми, які хоч і розмножуються безстатевим способом, але в той же час мають інші форми рекомбінації генетичного матеріалу. В той же час цей процес спостерігається і на ділянках геномів статевих організмів (наприклад, в Y-хромосомі ссавців), які не беруть участь в рекомбінації.

5.2.4. Мейотичний дрейв

Мейотичний дрейв (дрейф) – це механізми, за допомогою яких мутантні гени можуть уникати елімінації природним відбором. Якщо такий ген одночасно забезпечує перевагу при мейозі хромосоми, що його несе, то відсоток гамет з таким геном виявиться вище очікуваного. Ряд генів, що володіють такою дією, виявлений у мишей і дрозофіл.

Мейотичний дрейв (або зсув співвідношення, що передається) виникає, якщо потомство успадковує переважно один з алелів гетерозиготного батька. Це явище добре вивчено для різних алелей у локусі T мишей і може мати місце у людини.

При цьому відбувається порушення рівномірної сегрегації гомологічних хромосом. Прикладами мейотичного дрейву може служити система *Segregation distortion* у дрозофіли і в T-локусі у будинкової миші.

Мейотичний дрейв – явище алельного відбору (а іноді, і відбору цілої хромосоми), що відбувається під час мейозу. Даний термін позначає здатність одного гомолога збільшувати ймовірність його передачі за рахунок свого партнера, так що в гетерозиготі A/a гамети, що несуть алель A , виробляються або використовуються частіше, ніж гамети, що несуть алель a .

Існують численні випадки, коли гетерохроматинові райони відіграють опосередковане значення при мейотичному дрейві.

5.2.5. Генетичний імпринтинг

Експресія генів залежить від статі особини, що передає даний ген нащадкам.

Геномний імпринтинг – процес, під час якого експресія окремих генів відбувається в залежності від того, від якого батька потрапив алель гену. Геномний імпринтинг характерний для форм неменделівського успадкування, вона пов'язана із епігенетичними явищами, тобто забезпечується метилюванням ДНК або модифікацією білків гістонів і не супроводжується зміною послідовності нуклеотидів.

Приклади.

Синдроми Ангельмана та Прадера-Віллі – це приклади явища геномного імпринтингу у людини. *Синдроми Прадера-Віллі* полягає у відсутності контролю за споживанням їжі, внаслідок чого хворі часто переїдають і хворіють ожирінням, а також у зниженому тонусі м'язів, сколіозі, підвищеній сонливості, зниженій активності статевих залоз тощо. *Синдроми Ангельмана* проявляється у сповільненні фізичного та розумового розвитку, порушенні сну, приступах, різких рухах, також хворі часто усміхаються, сміються і поводять себе так, наче вони загалом щасливі. Обидва синдроми спричинені делецією у ділянці 15q11q13. У 1989 році Ніколлс та колеги з'ясували, що синдром Прадера-Віллі виникає внаслідок делеції у 15-ій хромосомі батьківського походження, в той час як синдром Ангельмана – у хромосомі материнського походження.

Успадкування гену ІФР-2. Інший приклад геномного імпринтингу – успадкування гену інсуліноподібного фактору росту-2 (ІФР-2), необхідного для пренатального росту (миші, що не експресують цього гену народжуються вдвічі меншими за звичайних). Для фенотипу важливою є тільки батьківська копія цього гену, оскільки тільки вона транскрибується. Таким чином миші, що успадкували дефектний ген від батька будуть карликовими, в той час як дефектний ген успадкований від матері ніяк не впливатиме на розмір потомства.

Імпринтинг батьківського гену ІФР-2 забезпечується метилюванням ДНК, хоча ця модифікація зазвичай викликає пригнічення експресії певного гену, в цьому випадку вона навпаки активує його. Модифікується не сам структурний ген і не його промотор, а так званий ізоляторний елемент поблизу структурного гену. До цієї послідовності в неметилюваному стані приєднується білок CTCF, що перешкоджає взаємодії гену ІФР-2 із енхансерною послідовністю. Якщо ізоляторний елемент метильований, то така комунікація стає можливою, через те, що приєднання CTCF не відбувається, відповідно експресія гену ІФР-2 відбувається дуже активно.

Пояснення явища геномного імпринтингу.

Диплоїдність вважається еволюційно «вигідною» ознакою, оскільки в організмі, що має дві копії певного гену, вони завжди «підстраховують» одна одну, отримавши дефектний ген від одного з батьків особина все ще має шанс на нормальну життєдіяльність завдяки копії отриманій від іншого. Геномний імпринтинг є формою моноалельної експресії генів, за якої описана перевага диплоїдності повністю нівелюється, а отже це явище повинно надавати організмам якусь альтернативну – і сильнішу – селективну перевагу, або мати інше еволюційне пояснення. Біологічна роль геномного імпринтингу досі не з'ясована, на її пояснення було запропоновано кілька гіпотез.

Підвищення здатності до еволюціонування. Одне із пояснень біологічної ролі геномного імпринтингу припускає, що це явище може підвищувати здатність організмів еволюціонувати. Завдяки імпринтингу алель певного гену одне або кілька поколінь може залишатись «в тіні», тобто зовсім не впливати на фенотип організму. За таких умов він не зазнаватиме селекційного тиску, і в ньому зможе накопичитись певна кількість мутацій. Автори гіпотези вважають, що таким чином темпи еволюції можуть збільшитись, оскільки інколи для пристосувальних змін необхідне поєднання двох або більшої кількості мутації, які самі по собі були б летальними.

Ця гіпотеза має ряд недоліків: по-перше, підвищення темпів еволюції вигідне тільки для цілої групи організмів, а не для кожної особини окремо, тому не зрозуміло, яким чином воно могло вперше встановитись у певній групі і що може перешкоджати індивідуумам ревертувати до біалельної експресії генів. По-друге, для алелів із рецесивними мутаціями геномний імпринтинг не тільки не збільшує кількості поколінь, впродовж яких вони не зазнають дії добору, а навпаки – зменшують її. По-третє, ця гіпотеза не дозволяє передбачити які саме гени підлягатимуть імпринтингу і в якій саме статі.

Бомба вповільненої дії яєчників. Вамуза та Менн запропонували на пояснення геномного імпринтингу гіпотезу, яку вони назвали «англ. ovarian time bomb» (ОТВ) – бомбою вповільненої дії яєчників. Згідно з цим підходом

імпринтинг покликаний зменшити імовірність злоякісного переродження клітин зародкової лінії у жінок. Інколи незапліднені ооцити починають спонтанно розвиватись, внаслідок чого виникають яєчникові тератоми, проте, зазвичай такі пухлини є відносно доброякісними, через те, що утворені клітини не можуть диференціюватись в інвазивний трофобласт. Для розвитку трофобласту необхідні гени батька. Автори ОТВ вважають, що основна роль геномного імпринтингу – «вимкнути» в ооцитах гени, що відповідають за розвиток трофобласту, щоб запобігти утворенню злоякісного тератом. Оскільки у сперматозоїдах ці гени «увімкнуті», після запліднення зможе відбуватись нормальний розвиток.

Хоча ця гіпотеза дає пояснення імпринтингу генів, що відповідають за ріст трофобласта, у материнському геномі, і генів, що відповідають за пригнічення трофобластного росту, – у батьківському, проте значення вимкнення не пов'язаних із цими процесами генів, залишається незрозумілим. Автори припускають, що ці гени могли просто випадково «попасти під гарячу руку» внаслідок неадекватного розпізнавання потрібних генів під час імпринтингу. Крім того, ця гіпотеза не може пояснити геномного імпринтингу в організмів із неінвазивною плацентою, наприклад у овець.

Родинна теорія геномного імпринтингу. Найбільше визнання має так звана «родинна теорія» (англ. kinship theory, див. також родинний добір) або теорія конфлікту, яка стверджує, що це явище є наслідком «еволюційної битви статей». Імпринтинг характерний переважно для плацентарних ссавців та квіткових рослин, в більшій мірі імпринтингу зазнають гени необхідні для ембріонального розвитку. Припускається, що геном батька більше «зацікавлений» у тому, щоб ембріони росли великими (адже кожна особина намагається поширити свої гени, а великі і здорові діти матимуть більше шансів на виживання), геном матері більше «зацікавлений» у тому, щоб зародки не виростили надто великими, бо це може негативно позначитись на здоров'ї самої самиці. Тому в батьківському геномі ген, що відповідає за ріст увімкнутий, а в материнському – вимкнутий.

Критика родинної теорії. Родинна теорія геномного імпринтингу зазнала критики як стосовно її теоретичної побудови, так і стосовно її застосування для пояснення конкретних феноменів.

Одним із аргументів, що можуть дати підстави сумніватись у логічній цілісності родинної теорії, є те що вона побудована, головним чином, на основі обрахунків у галузі теорії ігор, в той час як обрахунки популяційної генетики передбачають іншу поведінку алелів генів. Крім того, виникають труднощі із поясненням деяких явищ: наприклад дослідження однобатьківських дисомій (англ. uniparental disomy, UPD), всупереч передбаченням родинної теорії показують, що більшість батьківських UPDs мають результатом зменшений розмір потомства або не мають на нього ніякого впливу. Також деякі автори вказують на те, що згідно із логікою теорії конфлікту, ефекти імпринтингу мали б зникати після того, як потомство стає незалежним від матері, проте цього не спостерігається.

Загалом еволюційне пояснення геномного імпринтингу є полем для активних наукових суперечок, але родинна теорія є найбільш визнаною.

5.3. Додаткові елементарні еволюційні фактори

5.3.1. Дрейф генів – це випадкові ненаправлені зміни частот алелів в популяціях.

Чим менше популяція, тим більша ймовірність **флуктуації** – випадкової зміни частот алелів. У надмалих популяціях за зовсім випадкових причин мутантний алель може зайняти місце нормального алеля, тобто відбувається випадкова фіксація мутантного алеля.

Генетичний дрейф, дрейф генів або **алельний дрейф** являють собою зміну відносної частоти, з якою певний варіант гену (алель) знаходиться в популяції, що є наслідком того, що алелі у нащадків є випадковим набором алелей батьків та через вплив випадковості на виживання та розмноження. Через генетичний дрейф варіації гену можуть повністю зникнути, зменшуючи таким чином генетичну розмаїтість.

Генетичний дрейф є одним з механізмів еволюції, що викликає зміни частот алелей з часом. На відміну від природного відбору, що приводить до виникнення великого числа алелей через їх невеликий внесок, зміни, зумовлені генетичним дрейфом, а не тиском навколишнього середовища, можуть бути корисними, нейтральними або шкідливими.

Ефект генетичного дрейфу найбільший у невеликих популяціях та найменший у великих популяціях. Його відносна важливість у процесі еволюції, порівняно з природним відбором, залишається суперечливою. Один із засновників синтетичної теорії еволюції, Роналд Фішер, в 1930-х роках дійшов висновку, що генетичний дрейф відіграє невелику роль, і цей погляд домінував кілька десятиліть. Проте в 1968 році популяційний генетик Мотоо Кімуру навів дані з нейтральної теорії молекулярної еволюції, за якими генетичний дрейф відіграє дуже важливу роль на рівні з природним відбором.

Ефект Болдуїна. Окремим випадком дрейфу генів є ефект Болдуїна – зміна частот алелів в популяції. **«Ефект Болдуїна» або еволюція Болдуїна** – теорія американського психолога і філософа Джеймса Болдуїна¹⁰, яка розглядає співвідношення між вродженою (інстинктивною) поведінкою і здатністю навчатися. Болдуїн запропонував механізм, згідно з яким епігенетичні фактори впливають на формування генома не менш ефективно, ніж дія природного відбору. Зокрема, поведінкові рішення і стереотипи, що приймаються людьми і передаються від покоління до покоління у вигляді культурних практик і традицій, слід розглядати найважливішим фактором, що формує людський геном.

Якщо неспадкова зміна (наприклад, зміна поведінки в результаті навчання) виявляється корисною, то більше потомства будуть залишати більше особин з кращою спадковою схильністю до такої зміни (здатні швидше і краще навчитися такій поведінці). Можуть виробитися: а) вроджене вміння (інстинкт): навик

¹⁰ Болдуїн Джеймс (1861 – 1934) – американський психолог, філософ, соціолог. Один із засновників психології особистості та соціальної психології в США. Основним завданням психології вважав вивчення індивідуальних відмінностей. Прагнув внести в психологію принцип еволюціонізму. Вніс великий вклад в розробку проблем дитячої психології, розглядаючи розвиток психіки дитини з позицій біогенетичного закону.

«записується» в геном, б) морфологічні адаптації, що полегшують дану поведінку. Прикладом може служити толерантність до лактози. Тривала традиція вирощування і відбору тварин, що дають більше молока, привела до того, що серед людей отримали перевагу ті, хто краще міг перетравлювати лактозу. Даний приклад ілюструє прямо-зворотний зв'язок між поведінкою і генами: вихідна здатність засвоювати лактозу, веде до відбору людиною тварин, здатних давати більше молока і як результат, відбувається широке поширення генів, що дозволяють засвоювати лактозу.

Ефект Болдуїна поверхнево схожий із «спадкуванням результатів тренування органів» (ламаркізм), але це не «ламарківський» механізм. Він діє через зміну спрямованості відбору, через відбір випадкових спадкових відхилень, тобто «за Дарвіном», а не «по Ламарку». Відбувається не пряме успадкування ознаки, придбаної протягом життя, а відбір за здатністю швидше її набувати. А також відбір за виробленням додаткових адаптацій, що підвищують пристосованість при наявності даної ознаки.

5.3.2. Популяційні хвилі

Популяційних хвилями (хвилями життя, хвилями чисельності) називають коливання чисельності природних популяцій. Вони забезпечують прояв ефекту Болдуїна в часі.

Популяційні хвилі або хвилі життя – періодичні або неперіодичні коливання чисельності особин організмів у природних популяціях. Даний термін вперше був введений біологом С. С. Четвериковим¹¹ у 1905 р.

Дане явище поширюється на будь-які види рослин і тварин, включаючи мікроорганізми. Періодичні коливання чисельності можуть бути сезонними або несезонними – повторюваними через різні часові проміжки. Сезонні коливання чисельності найбільш характерні для короткоживучих організмів (комах, мікроорганізмів тощо). Період коливань чисельності у білок – 8-11 років, у

¹¹ Четвериков Сергій Сергійович (1880 – 1959) – видатний радянський генетик, ентомолог, дослідник еволюційної біології.

мишоподібних гризунів – близько 4-10 років, білана капустиного – 10-12 років, північноамериканського зайця-біляка і рисі на півночі Канади – 9-10 років, сарани – близько 11 років. Часто популяційні хвилі супроводжуються коливаннями ареалу самих популяцій.

Причини коливань зазвичай можуть мати екологічну природу. Наприклад, розміри популяцій «жертви» (зайця) збільшуються при зниженні популяції «хижака» (лисиці, рисі, вовка). При цьому, збільшення кормових ресурсів сприяє росту чисельності хижаків, що, в свою ж чергу, інтенсифікує винищення жертв.

Прийнято розрізняти великі і малі хвилі життя. Перші можуть досягати більшого розміру навіть у порівняно великих тварин, що швидко розмножуються. Наприклад, чисельність зайця-біляка в деякі роки може зростати в 1000 і навіть 2500 разів. У плодючих видів дрібного розміру дана амплітуда незрівнянно більша, наприклад у окремих комах вона досягає 10 тисяч раз, чисельність хрущів може збільшуватися в мільйон разів, сибірського шовкопряда – в 12 мільйонів разів.

Спалахи чисельності організмів низки видів, які спостерігаються в ряді регіонів світу, можуть бути зумовленими діяльністю людини. В XIX–XX століттях прикладами цього є популяції хатніх горобців у Північній Америці, кроликів в Австралії, канадської елодеї в Євразії. В даний час також зросли розміри популяцій мухи хатньої, які знаходять кормову базу у вигляді харчових відходів поблизу поселень людини. Навпаки, чисельність популяцій хатніх горобців скорочується в містах внаслідок припинення широкого використання коней.

Популяційні хвилі є ефективним фактором подолання генетичної інертності природних популяцій. Хвилі життя мають велике еволюційне значення, будучи одним з чотирьох еволюційних чинників поряд з ізоляцією, мутаціями і природним відбором.

При різкому скороченні чисельності популяції серед нечисленних індивідів, які випадково залишилися живими, можуть бути рідкісні генотипи.

Надалі відновлення чисельності зазвичай відбувається за рахунок цих особин, що веде до зміни частот генів, а значить, генофонду популяції, яка пережила катастрофічне скорочення чисельності. Таким чином, популяційні хвилі можуть бути постачальниками еволюційного матеріалу і в той же час небезпечними для виживання малочисельних популяцій.

5.3.3. Ізоляція

Ізоляція в генетиці популяцій – це процес виникнення будь-яких бар'єрів, що порушують вільне схрещування та потік генів. Ізоляція є елементарним еволюційним фактором, який діє на мікроеволюційному рівні та приводить до видоутворення.

У залежності від природи ізолюючих бар'єрів виділяють два способи ізоляції: географічна та репродуктивна.

Географічна ізоляція – відокремлення певної популяції від інших популяцій того ж виду будь-якою географічною перепоною. Подібна ізоляція може виникнути в результаті зміни географічних умов в межах ареалу виду або при розселенні особин за межі популяції, коли «популяції засновників» можуть закріпитись у деяких відокремлених районах зі сприятливими для них умовами зовнішнього середовища. Географічна ізоляція – один з важливих факторів видоутворення, оскільки вона перешкоджає схрещуванню і, тим самим, обміну генетичною інформацією між відокремленими популяціями, що призводить до виникнення нових підвидів.

Репродуктивна (біологічна) ізоляція приводить до порушення вільного схрещування або утворенню стерильного (або нежиттєздатного) потомства. Даний тип ізоляції може мати різні форми: екологічну, сезонну, етологічну, генетичну, морфо-функціональну. Згадані форми можуть бути незалежними одна від одної та можуть поєднуватися у будь-якій комбінації. Однак саме генетичну форму ізоляції вважають однією з найважливіших форм репродуктивної ізоляції при видоутворенні, оскільки інші форми репродуктивної ізоляції в результаті

ведуть до виникнення незалежних генофондів двох популяцій. Виникненню репродуктивної ізоляції часто сприяє тривала географічна ізоляція.

Лише за рахунок ізоляції малих і надмалих популяцій шанси на фенотипові прояви мутації в найближчих поколіннях зростуть в тисячі разів. Ізоляція сприяє прояву ефекту Болдуїна в просторі.

5.3.4. Ефект пляшкового горла та ефект засновника

Ефект пляшкового горла (або «ефект шийки пляшки» англ. Population bottleneck) – скорочення чисельності популяції або виду, що супроводжується посиленням генетичного дрейфу, оскільки інтенсивність генетичного дрейфу перебуває у зворотній пропорційній відношенні до чисельності популяції. В результаті таких подій відбувається також збільшення частоти інбридингу через зменшення множини потенційних партнерів для розмноження.

Особливим випадком генетичного ефекту горловини популяції є «ефект засновника», коли невелика група в репродуктивному плані відокремлюється від ядра популяції.

При сильному зниженні чисельності популяції, яке відбувається періодично (у зв'язку з щорічним настанням сезону, несприятливого для підтримки чисельності популяції) або аперіодично (напр. в результаті катастроф), створюються умови для випадкового варіювання частот алелей в популяції – дрейфу генів.

Ефект засновника, або принцип засновника – це явище зниження та зміщення генетичного різноманіття при заселенні невеликою кількістю представників даного виду нової географічної території. Є варіантом дрейфу генів. При такому заселенні невелика кількість вихідних особин, які мають частоти алелів генів (або інших генетичних маркерів), що відхиляються від характерних для виду в середньому, дають початок новим популяціям. В утворених популяціях частоти алелей будуть так само зміщені, як і у вихідній групі особин. Цим принципом пояснюють фенотипову одноманітність дрібних ізольованих популяцій.

Ефект засновника має велике значення для філогенетики популяцій – вивчення ступеня спорідненості між популяціями та шляхів розселення видів. Зокрема, при розселенні *Drosophila melanogaster* (вид, який має афротропічне походження) у Євразію, відбулася втрата багатьох варіантів хромосомних інверсій, мікросателітних та ізоферментних маркерів.

Ефект засновника має також значення для оцінки шляхів розселення стародавніх людей, а також ступеня спорідненості між сучасними популяціями або народами.

Американські біологи поселили на сім маленьких острівців Багамського архіпелагу по парі ящірок з сусіднього великого острова і чотири роки спостерігали за еволюцією їхніх нащадків. Усі сім популяцій швидко пристосувалися до місцевих умов, що проявилось в укороченні кінцівок. Однак відмінності між ящірками з різних островів, які спостерігалися до кінця експерименту, визначалися не природними умовами на островах, а генетичним спадком пари засновників. Експеримент показав, що «ефект засновника» може вносити помітний вклад у різноманітність острівних популяцій навіть на тлі швидкої спрямованої еволюції під дією відбору.

Ефект засновника являє собою окремий випадок спільної дії ізоляції і популяційних хвиль.

Популяція в період становлення може складатися з небагатьох аллогамних особин, потомства однієї заплідненої самки і навіть однієї автогамної особини. Тоді через об'єктивні помилки вибірки частота мутантного алеля може виявитися дуже високою.

ВИСНОВКИ

1. Завдяки спільній дії різних елементарних еволюційних факторів малоймовірні події протягом тривалого еволюційного часу стають цілком реальними.

2. У малих і надмалих популяціях число різних мутантних генів менше, ніж у великих популяціях, але частоти окремих мутантних алелів можуть бути досить високими.

Питання для самоконтролю

1. Обґрунтуйте долю мутантного алеля в популяціях диплобїонтів.
2. Поясніть суть теорії накопичення мутацій.
3. Обґрунтуйте, яким чином рекомбінація дає змогу уникнути храповика Мюллера?
4. Які недоліки родинної теорії геномного імпринтингу покладені в основу її критики?
5. Дайте визначення поняттю мейотичний дрейф.
6. Поясніть суть ефекту Болдуїна.
7. Поясніть еволюційне значення популяційних хвиль.
8. Обґрунтуйте значення ізоляції, як елементарного еволюційного фактора, для видоутворення.
9. Поясніть, чому ефект засновника має велике значення для філогенетики популяцій.
10. Що спільного між ефектом засновника, впливом ізоляції і популяційних хвиль?

6. ПРИРОДНИЙ ВІДБІР

Природний відбір – це сукупність біологічних процесів, що забезпечують диференціальне виживання і диференціальне відтворення генотипів.

Природний відбір – це виживання найбільш пристосованих у боротьбі за існування організмів, здатних залишити численне потомство; процес, завдяки якому сприятливі спадкові характеристики стають загальнішими в наступних поколіннях популяції організмів, що розмножуються, а несприятливі спадкові

характеристики стають менш загальними. Природний відбір діє на фенотип, або зовнішні характеристики організму, так що індивідууми із сприятливими фенотипами вірогідніше виживуть і розмножаться, ніж індивідууми з менш сприятливими фенотипами. Якщо цей фенотип має генетичну основу, тоді генотип, пов'язаний із сприятливим фенотипом, стане поширенішим в наступному поколінні. Через якийсь час, цей процес може привести до адаптації організмів до певної екологічної ніші і, кінець кінцем, може привести до виникнення нових видів.

Природний добір – одна з найважливіших концепцій сучасної біології. Термін був введений Ч. Дарвіном в його інноваційній книзі 1859 року «Походження видів» у якому природний відбір був описаний аналогічно селекції (штучному відбору), процесу, у якому для розмноження систематично відбираються тварини із рисами, корисними для людини. Поняття природного добору спочатку розвивалося у відсутності дійсної теорії спадковості; за часів Дарвіна сучасна генетика ще не була відома. Хоча Грегор Мендель, отець сучасної генетики, був сучасником Дарвіна, його робота не була відома до початку ХХ-го століття. Об'єднання традиційної дарвінівської еволюції з подальшими відкриттями в класичній і молекулярній генетиці привели до виникнення Синтетичної теорії еволюції. Хоча були запропоновані й інші механізми молекулярної еволюції, що приводять до виникнення біорізноманіття, наприклад, Теорія нейтральної еволюції Моту Кімура, природний добір є головним механізмом адаптивної еволюції.

6.1. Основні форми природного відбору

6.1.1. Рушійний відбір – є вихідною формою відбору та проявляється у вигляді стійкої і, певною мірою, спрямованої зміни частоти алеля (генотипу, фенотипу) в популяції.

У ході рушійного відбору підвищується середня пристосованість популяції (але не обов'язково всіх її членів!).

Рушійний відбір приводить до появи в популяції *транзитивного* (*перехідного*) *поліморфізму*. **Поліморфізм** – це одночасне співіснування в

популяції двох і більше алелів одного гена, двох і більше генотипів або фенотипів.

Рушійний добір відбувається за умови повільних змін умов довкілля у певному напрямку або під час пристосувань організмів до нових умов у разі розширення ареалу. У цьому випадку особини з ознаками, які відхиляються в певний бік від середнього значення, отримують переваги; інші варіації ознаки (її відхилення у протилежний бік від середнього значення) піддаються елімінації. У результаті в популяції від покоління до покоління відбувається зсув середньої величини ознаки в певному напрямку – змінюється норма реакції. Таким чином, рушійний добір проявляється у вигляді стійкої та, певною мірою, спрямованої зміни частот алелей (генотипів, фенотипів) в популяції. У той же час тиск рушійного відбору повинен відповідати пристосувальним можливостям популяції і швидкості мутаційних змін (в іншому випадку тиск середовища може призвести до вимирання).

Генетичною основою рушійного добору є спадкова мінливість популяції, а екологічні причини – зміна умов довкілля.

На відміну від стабілізуючого добору, зміни частот поєднання різних алелей і закріплення нових мутацій в генофонді швидко відбивається на фенотиповому вигляді популяції (рис. 6.1).



Рис. 6.1. Рушійний відбір:

зліва – норма реакції до початку дії природного добору (зображений стрілочкою); справа – наслідок дії рушійного добору – зміщення норми реакції

Виділяють наступні різновиди рушійного добору.

Спрямований – полягає у виживанні і розмноженні адаптивних відхилень від норми в тривалих і односпрямованих змінах зовнішнього середовища.

Транзитивний (перехідний) – полягає у виживанні і більш інтенсивному розмноженні особин спочатку нечисленної форми, яка отримує перевагу над численною. Діє стрибкоподібно.

Приклади. Явище індустріального меланізму у комах. Являє собою різке підвищення частки меланістичних (що мають темне забарвлення) особин в тих популяціях комах (наприклад, метеликів), які мешкають в промислових районах. Через промисловий вплив стовбури дерев стають значно темнішими, а також гинуть світлі лишайники, через що світлі метелики стають краще помітними для птахів, а темні – гірше. У ХХ столітті в ряді районів частка темних метеликів в деяких добре вивчених популяціях метелика березового п'ядуна (*Biston betularia*) в Англії досягла 95%, в той час як вперше темна форма цього метелика (*Morfa carbonaria*) була виявлена в 1848 році. В Англії за останні 120 років із 700 видів метеликів близько 70 змінили своє світле забарвлення на темніше.

Популяція краба *Carcinus maenas*. Після побудови молу в гавані Плімут (США) швидкість циркуляції води уповільнилася, що призвело до її більшої каламутності. При цьому замість особин крабів з широким головогрудним щитком більшого поширення набули краби з вузьким щитком. Досліди в акваріумі підтвердили припущення, що у останніх зябра більш захищені та вони краще виживають у каламутній воді.

Кінцівки тварин. Під час освоєння ґрунту як середовища існування у різних неспоріднених груп тварин кінцівки перетворилися на копальні (вовчок звичайний, жуки-гноювики, кроти тощо).

Втрата ознаки. В умовах функціональної непридатності органу (або його частини) природний добір сприяє їхній редукції. Наприклад, втрата крил у частини птахів і комах, пальців у копитних, кінцівок у змій, очей у печерних тварин, коренів і листків у рослин-паразитів. Матеріал для дії рушійного добору у даному випадку постачається різного роду мутаціями, які призводять до дезінтеграції організму і порушенню системи кореляцій.

Розвиток і поширення стійкості до антибіотиків у бактерій і стійкості до пестицидів у рослин та комах. За останні 50 років зареєстровано більше 2500 випадків адаптації комах-шкідників до різних пестицидів.

6.1.2. Стабілізуючий відбір – сумарний результат дії двох і більше напрямків рушійного відбору на користь одного гено/фенотипу або групи генотипів з подібним фенотипом. Стабілізуючий відбір спрямований на збереження генетичної та фенотипової структури популяції.

Результатом стабілізуючого відбору є збереження такого стану популяції, при якому її середня пристосованість є максимальною.

Ця форма природного добору забезпечує виживання і розповсюдження в природі переважно особин з нормальними (середніми) ознаками. Теорію стабілізуючого добору розробив український вчений І. І. Шмальгаузен. Стабілізуючий добір, нарівні з іншими формами природного добору, є важливим фактором еволюції органічного світу.

Стабілізуючий добір підтримує норму реакції популяції або виду, що раніше склалася, захищає і стабілізує їхній нормальний тип розвитку. При стабілізуючому доборі організми, ознаки яких близькі до середнього значення для даної популяції, мають більшу пристосованість до умов середовища, ніж особини з крайнім виявленням ознаки. Тому в ході стабілізуючого добору елімінуються всі крайні варіанти, що виникають внаслідок мутацій, рекомбінацій тощо. Стабілізуючий добір звужує межі мінливості; є консервативним фактором, який захищає усереднену частину популяції від будь-якої пошкоджуючої дії й зберігає її стабільність протягом тривалого часу (за незмінних умов середовища), забезпечуючи тим самим стійкість (стабільність) живої природи. Стабілізуючий добір підтримує поліморфну структуру популяції або виду. Однак слід пам'ятати, що незважаючи на відносну стабільність фенотипу під дією стабілізуючого добору, генофонд виду продовжує змінюватися за рахунок накопичення мутацій, фенотипів, прояв яких взаємно нейтралізується, а також шляхом накопичення в гетерозиготному стані рецесивних мутацій.

Стабілізуючий добір поділяється на 3 різновиди.

Каналізуючий – веде до виживання і розмноження організмів з більш стійкими механізмами онтогенезу незалежно від випадкових коливань зовнішнього середовища і дезінтегруючої дії мутацій.

Нормалізуючий (підтримуючий) – відсіває відхилення від норми і зберігає типових представників без впливу на їхню еволюцію.

Балансований (урівноважуючий) – полягає у виживанні внутрішньовидових форм не рівноцінних між собою за пристосованістю, але існуючих на одній території завдяки корисній дії їх спільного існування для виду в цілому. Цей добір підтримує поліморфізм популяції, внаслідок його користі в різних умовах.

Прикладами дії стабілізуючого добору є такі види організмів, як латимерія, гатерія та інші тварини, які зберегли незмінними ознаки далеких предків, що жили десятки мільйонів років тому. Розміри і форма квіток у ентомофільних рослин (комахоzapильних) більш стабільні, ніж у анемофільних (вітрозapильних).

Після снігопаду і сильних вітрів у Північній Америці було знайдено 136 оглушених і напівживих хатніх горобців: 72 вижили, а 64 загинули. У загиблих були дуже довгі або дуже короткі крила. Особини з середніми крилами виявилися витривалішими.

6.1.3. Дизруптивний відбір (відцентровий відбір) – сумарний результат дії двох і більше напрямків рушійного відбору на користь двох і більше рівнопристосованих гено/фенотипів або груп генотипів з подібними фенотипами.

Дизруптивний відбір призводить до появи в популяції незбалансованого (нестійкого) поліморфізму.

Дизруптивний (розриваючий) добір являє собою форму природного добору, яка проявляється у знищенні особин із середньою нормою реакції та збереженні крайніх відхилень від неї.

Дія дизруптивного добору відбувається тоді, коли умови зовнішнього середовища настільки змінились, що основна маса виду втрачає адаптивність, а переваг набувають особини з крайніми відхиленнями від середньої норми. Саме

ці відхилення і відіграють адаптивну роль у нових умовах. Кількість таких форм швидко збільшується і на базі одного виду внаслідок дивергенції формується декілька нових.

Дизруптивний добір також виникає, коли жодна з груп генотипів виду не отримує абсолютної переваги в боротьбі за існування через одночасне існування на одній території різноманітних умов. У результаті в одних умовах відбирається одна якість ознаки, в інших – інша, що веде до посилення поліморфізму в межах популяцій.

Таким чином, наслідком дії дизруптивного добору в одних випадках є утворення декількох форм з однієї вихідної; в інших – виникнення поліморфізму популяції (рис. 6.2).



Рис. 6.2. Дизруптивний відбір:

*зліва – норма реакції до початку дії добору (зображений стрілочкою);
справа – у результаті дії дизруптивного добору виникає дві нові форми
з однієї вихідної.*

Приклади. Комахи невеликих океанічних островів. Ч. Дарвін звернув увагу, що комахи – мешканці невеликих океанічних островів або добре літають, або зовсім не мають крил. Це пояснюється тим, що комахи раптовими поривами вітру зносились в море; зберігались лише ті, які або могли протидіяти вітру, або зовсім не літали. Добір у цьому напрямі привів до того, що на острові Мадейра із 550 видів жуків 200 видів – не літають.

Поліморфізм забарвлення черепашки наземного равлика *Cerpea nemoralis*. У цього виду існує декілька морф, що відрізняються за кількістю смуг на черепашках і ступенем пігментованості устя. У лісах, де ґрунт коричневого кольору, частіше зустрічаються особини з коричневим та рожевим забарвленням

черепашки. На ділянках з грубою жовтою травою переважає жовте забарвлення черепашки. Таким чином, добір у цьому випадку підтримує генетичний поліморфізм.

6.1.4. Балансувальний відбір – форма відбору, в результаті дії якого підтримується, підвищується або регулюється генетична мінливість без виникнення нових морфофізіологічних адаптацій і нових життєвих форм. Балансуючий відбір розширює адаптивні можливості популяцій в умовах коливних характеристик середовища. Балансуючим відбором створювалися, наприклад, дві форми сонечок – червона (краще переносить зимівлю і переважає взимку) і чорна (інтенсивніше розмножується влітку і тому переважає восени). Балансуючий відбір можна розглядати як початковий етап дизруптивного відбору. Термін балансуючий відбір запропонований Т. Добжанським¹².

Поява і розвиток нових адаптацій відбувається за допомогою природного відбору. Однак сам відбір здатний лише елімінувати непотрібні варіанти, а формування нових ознак відбувається за рахунок освоєння організмами специфічної екологічної ніші і пристосування до нових умов проживання. В даний час відсутні надійні дані, що свідчать про появу нових видів у результаті природного відбору. Для того щоб довести існування природного добору в природі, необхідно проводити паралельне вивчення дії відбору та біоценотичних відносин організмів. Порівняльний аналіз механізмів природного добору і закономірностей зміни структури екологічної ніші організмів дозволить з'ясувати питання про роль відбору не тільки в підвищенні поліморфізму популяції, а й у формуванні нових видів.

¹² Добжанський (Добжанський) Феодосій (Теодосій) Григорович (1900 – 1975) – визначний український і американський еволюційний біолог, генетик і зоолог. Основоположник американської популяційної генетики. Зробив великий внесок у розвиток теорії еволюції та генетики, зокрема був однією з центральних фігур у створенні сучасної синтетичної теорії еволюції.

6.2. Вторинні форми природного відбору

6.2.1. Статевий відбір – це вторинна форма природного добору, що заснована на суперництві особин однієї статі за парування з особинами протилежної статі.

Статевий відбір – окремий випадок природного відбору, що полягає у виникненні та розвитку рис, які допомагають організмам, найчастіше тваринам, отримати можливість успішно спаруватися з представниками протилежної статі. В результаті гени, що допомагають цій можливості, відбираються та починають домінувати у популяції. У своєму початковому варіанті процес був описаний Ч. Дарвіном. Його послідовник, А. Уоллес навіть піддавав сумніву щодо доцільності виділення статевого добору як окремої форми. Теорію статевого добору найбільш активно розвивав Л.Ш. Давіташвілі¹³. Зазвичай процеси, що ведуть до статевого відбору, поділяють на «бій між самцями» (у дуже рідкісних випадках між самицями), «вибір пари» самицею та «статевий конфлікт». В окремих випадках відбувається «прихований вибір самицею», коли самиця вирішує, чи дозволити спермі запліднити яйцеклітину, не показуючи це самцю. Риси, що відбираються в результаті бою між самцями включають утворення рогів та подібних структур, що часто називаються «зброєю». Риси, що відбираються в результаті відбору самицею називаються «орнаментом», найчастіше вони включають яскраве забарвлення або деякі характерні елементи морфології.

Результатом статевого відбору є формування статевого диморфізму.

Приклад: міжстатевий відбір. Найкраще зрозуміти умови, що визначають, яка стать стає більш обмеженим ресурсом, можна з принципу Бейтмана, який визначає, що стать, що вкладає більше ресурсів у нащадків, стає обмеженим ресурсом, за який змагається протилежна стать.

Одними з найбільш наочних прикладів можуть бути різниця кількості поживних речовин у зигот – яйцеклітини та сперматозоїда, та обмежена

¹³ Давіташвілі Лео Шиович (1895 – 1977) – радянський та грузинський палеонтолог, геолог, еволюціоніст.

репродуктивна здатність самок порівняно з самцями. Таким чином, статевий відбір звичайно стосується процесу вибору (обмежувальним чинником, яким звичайно є самиці) членів протилежної статі (необмеженого чинника, яким звичайно є самці).

6.2.2. Відбір родичів – відбір в колоніях, родинях і надмалих популяціях. Призводить до накопичення альтруїстичних ознак (альтруїзм – самопожертва).

Родинний добір (англ. kin selection) – добір, який сприяє виживанню близьких родичів даної особини. Такими родичами можуть бути нащадки даної особини або її сибси та інші родичі.

Автор терміну (але не самого поняття) Джон Мейнард Сміт¹⁴, 1964 р. Як приклади ознак, що виникають внаслідок родинного добору, Сміт наводив турботу про потомство, імітацію поранення, а також касти стерильних робітників у суспільних комах. Сміт і пізніші дослідники вважають родинний добір процесом, близьким до соціально-групового, та, можливо, проміжним між індивідуальним та груповим добором.

Одна з перших ідей в обґрунтуванні родинного добору була висловлена Джоном Голдейном (1892 – 1964), він стверджував, що альтруїзм може виникати, якщо він спрямований не просто на особин даного виду, даної популяції, а саме на особин, які знаходяться у родинних зв'язках, однак механізму оцінки ступеня родинних зв'язків запропоновано не було.

Основний внесок у розвиток даної концепції зробив Вільям Гамільтон¹⁵. У своїх ідеях щодо обґрунтування теорії родинного добору Гамільтон пов'язував альтруїстичну поведінку з наявністю у родичів ідентичних за походженням генів. Саме такий підхід був покладений в обґрунтування концепції родинного добору та її математичної моделі.

¹⁴ Сміт Джон Мейнард (1920 – 2004) – англійський еволюційний біолог і генетик. Насамперед відомий розвитком теорії ігор і її застосуванням до теорії еволюції.

¹⁵ Гамільтон Вільям (1936 – 2000) – британський еволюційний біолог. Його роботи були одними з ключових основ розвитку геноцентричного погляду на еволюцію. Гамільтона можна вважати одного із засновників соціобіології.

Альтруїстичну поведінку можна пояснити за допомогою родинного добору та правила Гамільтона.

Правила Гамільтона – правило родинного добору, згідно з яким гени, які за певних обставин зменшують шанси особини на розмноження (або пригнічують його взагалі – як у суспільних комах), можуть поширитись у популяції коли «величина внеску» (допомоги) іншим особинам для вирощування їхніх нащадків, помножена на спорідненість з цими особинами більша за «ціну допомоги». У цьому разі ця особина продукує таким чином більше копій своїх генів, ніж за рахунок витрачання всіх ресурсів на власне розмноження.

Математично це правило можна виразити так:

$$r \times B > C, \quad (6.1)$$

де C – ціна, яку платить особина за допомогу іншим особинам (середнє число власних нащадків, які особина, що допомагає, могла б продукувати, замість допомоги),

r – коефіцієнт спорідненості між альтруїстом і реципієнтом альтруїзму (наприклад r для батьків і нащадків дорівнює 0,5),

B – вигода для реципієнта від допомоги особини-альтруїста (виражається в кількості нащадків, що продукує реципієнт, внаслідок допомоги альтруїста).

6.2.3. К-відбір і r-відбір.

К-відбір – відбір на ефективність – характеризується наступними результатами: зменшення числа нащадків, повільний розвиток, пізні розмноження, тривалий репродуктивний період.

К-відбір протікає в насичених спільнотах.

r-відбір – відбір на плодючість – характеризується наступними результатами: збільшення числа нащадків, швидкий розвиток, ранні розмноження, одноразове розмноження.

r-відбір протікає в екологічному вакуумі.

Теорія r/K відбору – в екології теорія, яка визначає дві різні природні стратегії розмноження живих організмів, які при певних обставинах забезпечують оптимальну чисельність для даного виду. Теорія була розроблена в 1967 році двома американськими екологами – Робертом МакАртуром та Едвардом Вілсоном.

Згідно з теорією, природний відбір у процесі еволюції відбувається за одним з двох можливих сценаріїв або стратегій. Ці стратегії, названі r і K, математично взаємопов'язані рівнянням популяційної динаміки П'єра Франсуа Ферхюльста (англ. Verhulst equation):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (6.2)$$

де r – швидкість росту чисельності популяції (N),

K – переносимий обсяг або максимальна щільність популяції.

Простіше кажучи, організми, які дотримуються r-стратегії (так звані «опортуністичні»), прагнуть до максимально можливої швидкості росту чисельності (параметр r). Потомство таких видів з великою часткою ймовірності не доживає до зрілого віку. Організми, які дотримуються K-стратегії («рівноважні»), навпаки, перебувають в стані рівноваги зі своїми ресурсами і народжують відносно мало, проте прагнуть вкласти в потомство якомога більше. r/K відбір і стійкість до впливів зовнішнього середовища.

У нестабільному або непередбачуваному середовищі переважає r-стратегія, так як в цьому випадку ключову роль відіграє здатність до швидкого розмноження, а адаптаційні механізми, що дозволяють конкурувати з іншими організмами, зважаючи на швидкі зміни обставин не настільки важливі. Характерними рисами r-стратегії є висока плодючість, невеликі розміри, відносно короткий час життя покоління і здатність до швидкого і широкого розповсюдження. Серед організмів, які обрали r-стратегію, зустрічаються бактерії та діатомові водорості, комахи та сміттєві рослини, а також головоногі і деякі ссавці (особливо дрібні гризуни).

Якщо навколишнє середовище більш-менш постійне, то в біоценозах переважають організми з К-стратегією, тому що в цьому випадку на перше місце виходить здатність успішно конкурувати з іншими організмами в умовах обмежених ресурсів. Популяція К-стратегів, як правило, постійна і близька до максимально можливої за даних умов. Характерними рисами К-стратегії є великі розміри, відносно довга тривалість життя і малий розмір потомства, на виховання якого відводиться значна частина часу. Типовими К-стратегіями є великі тварини – слони, бегемоти, кити, а також людиноподібні мавпи та люди.

Порівняльний аналіз обох стратегій представлений у таблиці 6.1.

Таблиця 6.1 – Порівняльна характеристика r/К відбору

Характеристика	r-стратегія	К-стратегія
Чисельність популяції	Дуже мінлива, може бути більше К	Зазвичай близька до К
Оптимальний тип місцеперебування або клімату	Мінливий і (або) непередбачуваний	Більш-менш постійний, передбачуваний
Смертність	Зазвичай катастрофічна	Невелика
Розмір популяції	Мінливий в часі, нерівноважний	Відносно постійний, рівноважний
Конкуренція	Часто слабка	Зазвичай гостра
Онтогенетичні особливості	Швидкий розвиток, раннє розмноження Невеликі розміри Одноразове розмноження Багато нащадків Коротке життя (менше 1 року)	Відносно повільний розвиток Пізнє розмноження Великі розміри Багаторазове розмноження Мало нащадків Довге життя (понад 1 рік)
Здатність до розселення	Швидке і широке розселення	Повільне розселення

r/К як безперервний спектр. Незважаючи на те, що частина організмів є виключно r- або К-стратегіями, більшість все ж мають середні характеристики між цими двома крайніми протилежностями. Наприклад, у дерев

спостерігаються такі властиві К-стратегії риси, як довголіття і велика конкурентоспроможність. Проте в процесі регенерації вони виробляють тисячі плодів і поширюють їх у великому діапазоні, що притаманне r-стратегам.

Екологічна суцесія (послідовність) – послідовна необоротна й закономірна зміна одного біоценозу (фітоценозу, мікробного угруповання, біогеоценозу й т.д.) іншим на певній ділянці середовища, як правило за періодів та процесів розвитку (ідеї проф. Ю. М. Дмитрієнка). У регіонах, де відбуваються великі екологічні катаклізми, такі як наприклад у зонах виверження вулкана на о. Кракатау в Індонезії або на горі Сент-Хеленс в штаті Вашингтон, США, r- і К-стратегії відіграють дуже важливу роль в екологічній суцесії (або послідовності), яка відновлює баланс екосистеми. Як правило, основну роль тут відіграють r-організми завдяки своїй високій репродуктивності та екологічному опортунізму. Внаслідок такої стратегії флора та фауна швидко збільшують свій потенціал, і в міру відновлення рівноваги з навколишнім середовищем (в екології – клімаксне угруповання), послідовники К-стратегії поступово виходять на перший план.

6.2.4. Груповий добір (відбір) – це окремий випадок природного добору, при якому відбувається диференційоване виживання цілих популяцій, що відбувається при вимиранні інших популяцій того ж виду. З погляду генетики при груповому доборі деякий алель гену може зафіксуватися або поширитися в групі особин, даючи їй еволюційну конкурентну перевагу по відношенню до інших груп особин того ж виду.

У вузькому розумінні груповий добір діє на групи популяційної природи – деми (народ, населення), ценопопуляції, локальні популяції.

У широкому розумінні груповий добір може діяти на групи особин дуже різної природи – популяції, клони, сім'ї, соціальні групи тощо. Включає різні механізми, у тому числі і родинний добір.

Шмальгаузен І. І. (1946, 1969) показав, що вимирання цілих популяцій не веде до прогресивної еволюції тих, які вижили, оскільки у них при цьому не виробляються нові адаптації. За сприятливих обставин, вимирання тієї або іншої

популяції може сприяти утворенню хіатуса – перерви поступової мінливості ознак при припиненні потоку генів між популяціями, які межують з вимерлими. Наприклад, вимирання карасів, які мешкають у ставку, що пересох, ніяк не впливає на адаптацію карасів, які мешкають у звичайних ставках.

До аналогічного висновку в 1976 р. прийшов відомий американський мірмеколог (спеціаліст з вивчення мурашок) Е. Уілсон при питанні про те, як виникають групові адаптації.

Груповий відбір слабший за індивідуальний з таких причин:

- плодючість та смертність особин набагато більша, ніж у груп особин;
- генетична мінливість особин набагато більша, ніж у груп особин;
- кореляція між ознаками та репродуктивним успіхом особин набагато більша, ніж у груп особин.

Усі ці причини обумовлюють набагато більшу в порівнянні з груповою індивідуальну пристосованість, пластичність та адаптаційну здатність.

Питання для самоконтролю

1. Дайте визначення природному добору.
2. Охарактеризуйте різновиди рушійного добору.
3. Яким чином стабілізуючий добір впливає є норму реакції популяції або виду?
4. Охарактеризуйте різновиди стабілізуючого добору. Наведіть приклади.
5. За яких умов виникає дизруптивний добір?
6. Охарактеризуйте балансувальний відбір.
7. Дайте характеристику статевому відбору.
8. В чому полягає суть правила Гамільтона?
9. Назвіть характеристики К-відбору і г-відбору.
10. Дайте визначення груповому добору.

7. БІОЛОГІЧНИЙ ВИД. ВИДОУТВОРЕННЯ

7.1. Біологічний вид

У біології існує кілька підходів до визначення поняття «вид».

Типологічна концепція виду

В основі типологічної концепції виду лежать уявлення про існування об'єктивних відмінностей між групами особин по ряду істотних ознак, тобто ознак, характерних для одного виду і відсутніх в інших видів.

Вид – це сукупність особин, подібних між собою, що населяють певний ареал, здатних схрещуватися між собою, давати плідне потомство, схоже на батьків і відрізняються по ряду істотних ознак від інших подібних сукупностей.

Вид – це основна одиниця систематики, мінімально можливий досконалий таксон.

Вид (англ. species) – одна з головних одиниць біологічної класифікації, таксономічна категорія. Зазвичай вид є якісно відокремленою формою живих істот, основною одиницею еволюційного процесу. У випадку організмів, що розмножуються статевим шляхом, вид зазвичай визначається як група організмів, що здатні до продукування життєздатного і плодючого потомства при схрещуванні. У організмів з безстатевим розмноженням ситуація з визначенням цього поняття ускладнюється, і вид визначають на підставі схожості фенотипових ознак та гомології геномів.

Фактично всі головні концепції виду розроблені для організмів зі статевим розмноженням (насамперед, хребетні тварини і квіткові рослини), і поза цими групами концепції виду є надзвичайно хиткими і вимагають окремих групоспецифічних тлумачень (а таких груп – до 90% наявного різноманіття живих організмів). Проте, у кожному разі видове різноманіття є основним рівнем диференціації живого.

У зв'язку з різноманіттям форм диференціації живого та різноманіттям підходів до аналізу цього різноманіття розрізняють низку різних концепцій виду, серед яких можна назвати морфологічну, біологічну, філогенетичну,

ампліфікаційну, розпізнавальну, генетичну та інші. Найпопулярнішою, хоча й найбільш суперечливою, є біологічна концепція, яку ще називають репродуктивною (формування генетично диференційованих і репродуктивно ізольованих популяцій, що здатні до симпатрії і вільно схрещуються тільки всередині себе).

До кінця XVII століття відбулося накопичення відомостей про різноманіття форм тварин і рослин. Це призвело до уявлення про вид як про цілком реальну групу особин, схожих одна на одну приблизно так само, як походять один на одного члени однієї сім'ї, і відмітних від інших таких самих груп особин. Видом вважалися, наприклад, вовк, лисиця, ворона, галка, дуб, береза, пшениця, овес тощо.

Збільшення числа описаних видів вимагало стандартизації їх назв і побудови ієрархічної системи і більш великих систематичних одиниць. Основна робота в цьому напрямку – «Система природи» (1735) шведського натураліста Карла Ліннея, в цій праці закладені основи сучасної систематики тварин і рослин. Лінней об'єднав близькі види в роди, а подібні роди – в ряди і класи, запровадив для позначення виду подвійну латинську номенклатуру (так звану, бінарну номенклатуру), в якій кожен вид позначається назвою роду і наступною за нею видовою назвою. Наприкінці XVIII століття систему Ліннея прийняли більшість біологів у світі.

У першій половині XIX століття французький науковець Жорж Леопольд Кюв'є розробив поняття типів будови, після чого тип як вищий таксон, тобто вища систематична категорія, був введений в «ліннейську» систему. У цей самий час почали складатися уявлення про зміну виду в процесі розвитку живої природи. У результаті з'явилася еволюційна теорія Чарльза Дарвіна, викладена у його роботі «Походження видів шляхом природного добору» (див. також дарвінізм), яка показала необхідність при побудові природної філогенетичної системи виходити зі спадкоємності генетичного зв'язку між формами живих організмів.

До кінця XIX століття накопичено великий матеріал із внутрішньовидової географічної мінливості і введено поняття підвидів. Накопичення числа описаних видів і підвидів тварин, рослин і мікроорганізмів (до середини XX століття воно перевищило два мільйони) призвело, з одного боку, до «дроблення» виду і опису будь-яких локальних форм як виду, з другого боку, – почали «укрупнювати» вид, описуючи як вид групи або ряди географічних рас (підвидів), що утворюють сукупність явно родинних і зазвичай пов'язаних один з одним переходами форм. У результаті в систематиці з'явилися поняття «дрібних» видів – жорданонів (за ім'ям французького ботаніка Алексіса Жордана), «великих» видів — ліннеонів (за ім'ям Карла Ліннея). Серед останніх почали розрізняти монотипні і політипні види (останні складаються з ряду підвидів).

Критерії виду:

- **морфологічний** – сукупність подібностей особин виду за будовою. До нього відносять усі матеріальні структури: від хромосом до особливостей будови органів та їхніх систем.
- **фізіологічний** – подібність або відмінність у процесах життєдіяльності особин одного чи різних видів.
- **біохімічний** – особливості хімічного складу та перебігу певних біохімічних реакцій, характерні для особин певного виду.
- **географічний** – полягає в тому, що популяції кожного виду заселяють певну частину біосфери (ареал), яка відрізняється від ареалів близьких видів, і площа та контури ареалів є видовою ознакою.
- **екологічний** – охоплює всі критерії, оскільки популяції кожного виду мають свою екологічну нішу в біогеоценозі.
- **генетичний** – полягає у схожості ДНК окремих представників або груп особин.
- **історичні.**

Види, які не розрізняються за загальноприйнятими в діагностиці певної систематичної групи макроморфологічними критеріями, проте відрізняються за всіма іншими критеріями, відносяться до **видів-двійників**.

Види-двійники або види-близнюки – це загальне позначення усіх випадків виявлення двох (або більше) біологічних видів, які не розрізняються за загальноприйнятими у систематиці певної групи морфологічними (та іншими) ознаками.

Серед назв цього кола об'єктів поширені такі, як «сестринські види», «види-близнюки», «криптичні види». В англійській літературі види-двійники згадуються під назвою «sibling species», а останнім часом, після вичерпання морфологічних критеріїв для їхнього розрізнення – як «cryptic species» (криптичні види).

Формування поняття видів-двійників сталося в середині ХХ ст. після праць Е. Майра та інших еволюціоністів і набуло широкого поширення в період запровадження у практику таксономічних досліджень порівняльно-генетичних методик аналізу популяцій, зокрема вивчення хромосомних наборів.

Види-двійники формують криптичне різноманіття флори і фауни. Більшість випадків виявлення двійників пов'язана з аналізом мінливості «класичних» видів на рівні тонкої морфології, хромосомних наборів тощо. останнім часом криптичне різноманіття активно вивчають із застосуванням аналізу нуклеїнових послідовностей.

Вивчення криптичного різноманіття є однією з ключових задач вивчення і охорони біорізноманіття, зокрема в диверсикології (вивчення) та созології (охорона).

Значну частку криптичного різноманіття становлять алови́ди та напіввиди, тобто географічні раси, що заміщують одна одну у просторі і статус яких (окремі види чи підвиди єдиного політипного виду) часто залежить від концепції виду, яку сповідує той чи інший дослідник або дослідницька школа. На відміну від таких ситуацій, власне види-двійники, тобто види-двійники у вузькому розумінні цього поняття – це однозначно генетично різні репродуктивно ізольовані

популяції, що входять до складу однієї місцевої фауни і часто входять до складу одних і тих самих угруповань.

Для фауни хребетних тварин України оцінки криптичного різноманіття складають близько 10-20% загального складу сучасної фауни. Найвідомішими в Україні стали дослідження поліплоїдних комплексів зелених ропух та «звичайних» полівок. Складний комплекс видів-двійників описано для гризунів роду Мишаків (*Sylvaemus*). Тепер види-двійники виявлені серед найрізноманітніших груп хребетних тварин, у т.ч. риб, птахів, плазунів, ссавців. В окремих випадках дослідники виявляють надзвичайно складні напіввидові комплекси, в яких види здатні до гібридизації або навіть мають гібридне походження, проте зберігають низку видоспецифічних ознак. Таке явище описано під назвою «клептон» і виявлено, зокрема, в комплексі зелених жаб (група *Rana esculenta*).

Систематика – це наука, яка описує групи організмів, дає їм назви і класифікує їх; інакше кажучи, систематика вивчає різноманіття організмів.

Таксономія – це розділ систематики, присвячений принципам, методам і правилам класифікації.

Таксоном називається цілісна (повна) група реально існуючих організмів. *Наприклад, просто «клас» – це систематична категорія, а «клас Ссавці» і «клас Птахи» – це таксони.*

Розрізняють **досконалі і недосконалі таксони**.

Досконалі таксони – це генетично закриті системи, між якими в нормі неможливий обмін генетичним матеріалом (роди, сімейства, порядки, класи, відділи). У складі досконалого таксона всі особини володіють ознаками цього таксона.

Недосконалі таксони – це генетично відкриті системи, які в нормі можуть обмінюватися генами, наприклад, близькі підвиди, різновиди і форми. Не всі особини, а лише велика їх частина мають ознаки даного таксона.

Біологічний вид, що задовольняє критеріям виду, при цьому є:

- основною структурною одиницею в системі живих істот;

- якісним етапом в біологічній еволюції;
- основною таксономічною одиницею в біологічній класифікації.

Основні таксономічні ранги (категорії) обов'язково присутні в класифікації будь-якого організму, і є такими:

- Домен (domain)
- Царство (regnum)
- Тип (phylum) (для тварин) або Відділ (division) (для рослин, бактерій, архей та грибів)
- Клас (classis)
- Ряд (ordo) (для тварин) або Порядок (для рослин та ін.)
- Родина (familia)
- Рід (genus)
- Вид (species).

Класифікації видів

1. Класифікація видів по площі видового ареалу

а. Види-космополіти, що зустрічаються практично у всіх біогеографічних областях Землі (*кімнатна муха, сірий щур*).

б. Широкоареальні види, які населяють території цілих біогеографічних царств, областей, провінцій (*вовки, лисиці, ведмеді*).

в. Вузкоареальні види-ендеміки, обмежені в своєму поширенні невеликої географічної областю.

Розрізняють палеоендеміки і неоендеміки.

Палеоендеміки або релікти – це види з обмеженим сучасним поширенням, але в минулому ці види населяли великі території (*наприклад, гінкго в Західному та Центральному Китаї, секвойя в Каліфорнії*).

Неоендеміки – це молоді прогресивні форми, що виникають на нещодавно ізолюваних територіях – островах, гірських районах, водоймах. *Наприклад, в біоті оз. Байкал близько 75% видів-ендемиків.*

2. Класифікація видів за екологічною валентністю

а. Еврибіонтні види з широким екологічним спектром, що населяють різні місцеперебування (*сосна*). Характеризуються суцільним ареалом і більш-менш рівномірним розподілом щільності популяцій.

б. Стенобіонтні види з вузьким екологічним спектром, що населяють строго певні місцеперебування; це вузькоспеціалізовані види, симбіонти і паразити.

3. Класифікація видів за рухливістю особин

а. Малорухливі або сидячі форми з обмеженою здатністю до розселення.

б. Організми, рухливі в дорослому стані або мають личинкові стадії, здатні до розселення.

4. Монотипічні і політипічні види

а. Концепція монотипічного виду заснована на уявленні про існування єдиного *типу виду*. Монотипічний вид – це ідеальний вид для вченого-систематика. Прикладами монотипічних видів є острівні види-ендеміки або вузькоспеціалізовані (стенобіонтних) види.

б. Концепція політипічного виду заснована на уявленні про існування декількох типів виду.

Поняття виду в уніпарентальних організмів

Уніпарентальні організми – це форми, у яких відсутнє регулярне статеве розмноження з перехресним заплідненням, тобто для відтворення яких не потребує наявності двох батьків. У таких форм вид визначається як система близьких біотипів, що населяють певний простір, що займають подібні екологічні ніші і пов'язані спільністю еволюційних доль.

Такі види характерні для всіх прокаріот, багатьох нижчих еукаріот (евглена, хлорела), лишайників, рослин-апоміктів (манжетки) і навіть хребетних (деякі риби і амфібії).

7.2. Видоутворення

Видоутворення – це якісний етап еволюційного процесу. Утворенням видів завершується мікроеволюція і починається макроеволюція.

Мікроеволюцію можна розглядати як еволюцію популяцій – відкритих генетичних систем, здатних обмінюватися генетичним матеріалом, а **макроеволюцію** – як еволюцію досконалих таксонів – закритих генетичних систем, які не здатні обмінюватися генами в природних умовах. Вид займає проміжне положення між відкритими і закритими генетичними системами, тому його можна розглядати як стійку генетичну систему, що еволюціонує відносно незалежно від інших подібних систем.

В основі видоутворення лежить принцип **дивергенції**. **Дивергенція** – це розбіжність ознак організмів в ході еволюції різних груп, що виникли від одного предка.

Для початку видоутворення вихідна велика популяція повинна бути розділена на безліч малочисельних ізольованих популяцій.

Типи первинної ізоляції:

1. Просторова або географічна первинна ізоляція є універсальною для всіх видів. Тип ізоляції, що приводить до географічного або *аллопатричного видоутворення* (*алло* – різний, *патрія* – батьківщина).

2. Екологічна – тип первинної ізоляції, при якому формуються ізолюючі бар'єри у вигляді розривів між екологічними нішами. Цей тип характерний для паразитичних, вузькоспеціалізованих і малорухомих видів. Приводить до екологічного або *симпатричного видоутворення* (*сим* – разом, *патрія* – батьківщина).

3. Генетична – тип первинної ізоляції, при якому формуються ізолюючі бар'єри у вигляді хромосомних і геномних мутацій. Приводить до генетичного, або *парапатричного видоутворення* (*пара* – близько, *патрія* – батьківщина).

Еволюція ізольованих популяцій включає три групи процесів.

I. Дивергенція популяцій за безпосередньо адаптивними ознаками, які визначають (лімітують) саме існування популяції в даних умовах. При цьому в кожній популяції діє власний тиск рушійного відбору. Наприклад, в популяції, що мешкає на рівнині, зберігається тільки алель, що забезпечує зверху забарвлення, а в гірській або низькоширотних популяції - алель, що забезпечує чорне забарвлення (як засіб захисту від надлишкового ультрафіолету). Цей етап протікає порівняно легко і швидко (за десятки поколінь).

II. Якщо популяції досить малі, то в кожній з них відбувається накопичення адаптивно нейтральних мутацій. При тривалій первинній ізоляції можливе повне заміщення вихідних алелів новими варіантами, що створює передумови для виникнення міжпопуляційної посткопуляційної ізоляції (наприклад, виникають хромосомні набори або імунні системи, сумісні при схрещуванні особин з однієї популяції, але не сумісні при схрещуванні особин з різних популяцій). Дивергенція за вказаними ознаками відбувається далеко не завжди.

III. В ізольованих популяціях створюються передумови для прекопуляційної ізоляції (виникнення статевих переваг). Наприклад, в одній популяції **терміни розмноження** зміщуються на початок весни, а в іншій - на початок літа. Дивергенція за такими ознаками відбувається як під впливом ЕЕФ (тобто абсолютно випадково), так і під впливом рушійної форми добору (тобто закономірно). Цей етап видоутворення протікає порівняно швидко (за десятки і сотні поколінь) в популяціях будь-якого розміру.

Для завершення видоутворення необхідне усунення первинної ізоляції.
*Наприклад, при географічному видоутворенні зникають перепони у вигляді водних просторів, перешийків, льодовиків, пустель і т.д. Процес об'єднання раніше ізольованих популяцій іноді називають **вторинною інтеграцією.***

Заключні етапи видоутворення протікають за участю дизруптивного відбору за ознаками, що визначають прекопуляційну ізоляцію.

У результаті змішана популяція остаточно розпадається на популяції, які вже можуть вважатися популяціями різних видів.

Знову утворені симпатричні види вступають у жорсткі конкурентні відносини між собою.

Незавершене видоутворення і гібридогенез

Об'єднання ізольованих і дивергованих популяцій далеко не завжди призводить до завершення видоутворення. Якщо дивергенція популяцій по безлічі ознак зайшла настільки далеко, то вторинна інтеграція може розглядатися як процес утворення нового виду шляхом **гібридогенезу**.

При неповній репродуктивній ізоляції, при перекриванні географічних ареалів або екологічних ніш можливе утворення **гібридних зон**. **Гібридна зона** – частина еколого-географічного простору, в якій можливе утворення міжвидових гібридів (*наприклад, гібриди чорної та сірої ворони, зайця-біляка і зайця-русака, соболя і куниці, тетерева і глухаря, різних видів жаб і багато інших*). Такі міжвидові гібриди характеризуються зниженою життєздатністю і (або) зниженою плідністю.

Питання для самоконтролю

1. Порівняйте визначення поняття вид.
2. В чому полягає значення роботи Карла Ліннея «Система природи»?
3. Що в систематиці означають поняття жорданони та ліннеони?
4. Назвіть і охарактеризуйте критерії виду.
5. Які види відносять до видів-двійників?
6. Поясніть у чому полягає відмінність між досконалими і недосконалими таксонами?
7. Назвіть які класифікації видів існують?
8. Охарактеризуйте типи первинної ізоляції.
9. Які групи процесів включає еволюція ізольованих популяцій?
10. Дайте визначення поняттю вторинна інтеграція.

8. ОСНОВНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ, НАПРЯМКИ ТА МЕХАНІЗМИ МАКРОЕВОЛЮЦІЇ

8.1. Докази еволюції органічного світу

а. Палеонтологічні адресуються до різних форм викопних решток.

б. Порівняльно-морфологічні. Системи органів сучасних організмів утворюють ряд послідовних змін. *Наприклад, на сучасних організмах можна простежити зміна структури гемоглобіну.*

в. Порівняльно-ембріологічні. У ході ембріонального розвитку у зародків часто спостерігаються риси подібності з зародками предкової форм. *Наприклад, у всіх хребетних на ранніх стадіях розвитку з'являються внутрішні зябра.*

На підставі закону зародкової схожості був сформульований **біогенетичний закон Мюллера-Геккеля**: *«Онтогенез (індивідуальний розвиток) являє собою швидке і коротке повторення філогенезу (історичного розвитку)».*

8.2. Загальні закономірності (правила) еволюції (2-га половина XIX ст. – 1-ша половина XX ст.).

1. Правило незворотності еволюції: зникла ознака не може знову з'явитися в колишньому вигляді.

Наприклад, водні ссавці не відновили зябрового дихання.

2. Правило походження від неспеціалізованих предків: нова група організмів виникає від неспеціалізованих предкових форм.

Наприклад, неспеціалізовані Комахойдні дали початок всім сучасним плацентарним ссавців.

3. Правило прогресуючої спеціалізації: група, що вступила на шлях спеціалізації, в подальшому розвитку буде йти по шляху все більш глибокої спеціалізації.

4. Правило адаптивної радіації: групу, у якій з'являється безумовно прогресивна ознака або сукупність таких ознак, дає початок безлічі нових груп,

які формують безліч нових екологічних ніш і навіть виходять в інші середовища проживання.

5. Правило інтеграції біологічних систем: нові, еволюційно молоді гурти організмів вбирають у себе всі еволюційні досягнення предкової груп.

Наприклад, ссавці використовували всі еволюційні досягнення предкової форм: опорно-руховий апарат, щелепи, парні кінцівки, основні відділи центральної нервової системи, зародкові оболонки, досконалі органи виділення (тазові нирки), різноманітні похідні епідермісу тощо.

6. Правило зміни фаз: різні механізми еволюції закономірно змінюють один одного.

Наприклад, алломорфози рано чи пізно стають ароморфозами.

8.3. Напрямки макроеволюції

Біологічний прогрес – переважання народжуваності в популяціях над смертністю в них (високий потенціал виживання). Характеризується збільшенням чисельності особин, розширенням ареалу проживання, підвищенням внутрішньовидової мінливості. Результат успіху виду в боротьбі за існування.

Процес еволюції йде безперервно в напрямку максимального пристосування живих організмів до умов навколишнього середовища (тобто відбувається збільшення пристосованості нащадків в порівнянні з предками). Таке збільшення пристосованості організмів до навколишнього середовища О. Сєверцов назвав біологічним прогресом. Постійне зростання пристосованості організмів забезпечує збільшення чисельності, поширення даного виду (або групи видів) в просторі і поділ на підлеглі групи.

Критеріями біологічного прогресу є:

- збільшення чисельності особин;
- розширення ареалу;
- прогресивна диференціація – збільшення числа систематично тих груп, що складають даний таксон.

Еволюційний сенс виділених критеріїв полягає в тому, що виникнення нових пристосувань знижує елімінацію особин, в результаті середній рівень чисельності виду зростає. Стійке підвищення чисельності нащадків в порівнянні з предками призводить до збільшення щільності населення, що, в свою чергу, через загострення внутрішньовидової конкуренції викликає розширення ареалу; цьому ж сприяє і зростання пристосованості. Розширення ареалу приводить до того, що вид при розселенні стикається з новими факторами середовища, до яких необхідно пристосовуватися. Так відбувається диференціація виду, посилюється дивергенція, що веде до збільшення дочірніх таксонів. Таким чином, біологічний прогрес – це найзагальніший шлях біологічної еволюції.

Ароморфоз (морфофізіологічний прогрес) – один із шляхів біологічного прогресу, що полягає у значному ускладненні будови організмів та підвищенні загального рівня їхньої організації (термін запропонований О. Сєверцовим).

Прикладом ароморфозу може бути підвищення рівня організації ссавців у порівнянні з рептиліями: наприклад поява чотирикамерного серця, збільшення функціональних можливостей мозку, розвиток потових залоз і їх похідних та інших прогресивних рис. Інший приклад – утворення квітки у покритонасінних призвело до розвитку запилення за участі комах тощо.

Ароморфоз дає змогу розширити свої адаптаційні можливості за допомогою ідіоадаптацій.

Вищою формою ароморфоза є **епіморфоз**. Епіморфоз – це такий ароморфоз, який дозволяє організмам не підкорятися вимогам середовища проживання, а опанувати місцем існування, перетворити це середовище відповідно до своїх потреб. Епіморфоз – це унікальне явище в історії органічного світу Землі, досягнуте людиною. В основі епіморфоз лежить розвиток кори великих півкуль головного мозку у людини. В результаті відбувається зміна форми хребта, зміна будова таза і кінцівок, положення голови та інших ознак, пов'язаних з прямоходінням. Перераховані ознаки забезпечують можливість колективної праці з використанням знарядь праці, що і дозволило людині опанувати місцем існування.

І.І. Шмальгаузен вважав епіморфоз переходом від біологічної еволюції до соціальної.

Аллогенез – еволюційний напрям, що супроводжується придбанням ідіоадаптацій або алломорфозів. Аллогенез виражається в адаптивних перетвореннях (при зміні середовищ існування, наприклад, наземної на водну) – алломорфозах або ідіоадаптацій. При аллогенезі одні органи прогресивно розвиваються і диференціюються, інші – втрачають функціональне значення і редукуються; при цьому відбувається гармонійне перетворення всіх стадій онтогенезу. **Ідіоадаптація** – один із шляхів досягнення біологічного прогресу, що супроводжується певними змінами в будові організмів, не порушуючи загального рівня їхньої організації, є пристосуванням до конкретних умов існування. Прикладами ідіоадаптації у тварин можуть служити особливості будови кінцівок (наприклад, у крота, копитних, ластоногих), особливості дзьоба (у хижих птахів, куликів, папуг), пристосування придонних риб (у скатів, камбалових), захисне забарвлення комах тощо. Прикладами ідіоадаптації у рослин можуть бути різноманітні пристосування до запилення, поширення плодів і насіння тощо.

Теломорфози – це ознаки вузької спеціалізації. Теломорфози пов'язані з переходом від загального середовища до більш обмеженого. Прикладами теломорфозів можуть служити адаптивні комплекси спеціалізованих організмів (кроти, мурахоїди, хамелеони).

Гіперморфоз – це гіпертрофовані (надлишково розвинені) ознаки. Прикладами гіперморфоз може служити загальний гігантизм (гігантські динозаври, печерний ведмідь, вусаті кити, слони) або непропорційний розвиток органів (ікла шаблезубих кішок, ікла Бабірусса, роги ірландського торф'яного оленя).

Біологічний регрес – це еволюційний рух, при якому відбувається скорочення ареалу проживання; зменшення чисельності особин через непристосованість до середовища проживання; зниження числа видів груп через тиск інших видів, вимирання виду. Палеонтологія довела, що багато видів в

минулому повністю зникли. Якщо при біологічному прогресі деякі види розвиваються і широко поширюються по всій земній кулі, то при біологічному регресі види зникають, не зумівши пристосуватися до умов навколишнього середовища.

Причини біологічного регресу: зникнення здатності організмів пристосовуватися до змін умов навколишнього середовища. До біологічного регресу схильні:

- організми-паразити.
- тварини, що ведуть нерухомий спосіб життя.
- тварини, що живуть під землею або в печерах.

Приклади дегенерації організмів, які перейшли до паразитичного способу життя.

Приклади регресу у тварин. У тварин-паразитів (плоскі черви) редукуються органи чуття, травна система, спрощується нервова система. Замість цього у них розвиваються різні необхідні пристосування-присоски, причепки, що сприяють утриманню у кишечнику хазяїна. Самка паразитичних ракоподібних (вусоногі – саккуліна) зовсім втратила ознаки членистоногих. Вона виконує тільки одну функцію – відкладання яєць. Бичачий цип'як паразитує в кишечнику людини 18-20 років, виробляючи близько 11 млрд яєць. Захищеність яйця тілом хазяїна забезпечує високу плодючість і процвітання черв'яків.

Приклади регресу у рослин. Регрес у рослин тісно пов'язаний з паразитичним способом життя. Наприклад, вовчок соняшниковий – рослина-паразит, що існує на корінні соняшника, конопель, конюшини. Стебла у неї темнуватого забарвлення, лускоподібне листя позбавлене хлорофілу, тому за допомогою присосок вони вбуравлюються в тіло інших рослин і висмоктують їх поживні речовини. Інша рослина-паразит – повитиця. Зустрічається скрізь: уздовж доріг, по городах. Червонуваті і жовті ниткоподібні стебла обвивають дикі і культурні рослини. У повитиці редуковані коріння і листя. Замість коренів з'являються специфічні органи – присоски, якими вона впроваджується в стебло

рослини і всмоктує необхідні поживні речовини (сік). Рослини-паразити міцно прикріплюються до рослини-хазяїна і насилу відокремлюються від хазяїна.

Приклади дегенерації у організмів, що ведуть нерухомий спосіб життя.

У тварин, що ведуть нерухомий спосіб життя, орган руху діє тільки в період личинкової стадії, хорда редукована. Наприклад, єдиний представник окремого типу брахіата – погонофора – мешкає на дні моря, веде нерухомий спосіб життя. У погонофори є мозок і серце, але рот і шлунок редуковані, органами дихання є щупальця. Через нерухомий спосіб життя вони не схожі на тварин. У внутрішній частині щупалець є довгі тонкі волоски, які забезпечені кровоносними судинами. У воді волоски виходять з трубки, і до них прикріплюються мікроорганізми. Коли останніх стає багато, погонофори зтягують волоски всередину. Під впливом ферментів дрібні організми перетравлюються і вбираються внутрішніми виростами. Зародковий кишечник у зародка погонофори доводить наявність органів травлення у предків. Через проходження процесу травлення поза організмом органи травлення погонофор редукувалися.

Приклади дегенерації тварин, що живуть під землею або в печерах. У печерах колишньої Югославії та Південної Австрії мешкає протей з класу земноводних, схожий на тритона. Крім легенів по обидва боки голови у нього є зовнішні зябра. У воді протей дихають зябрами, на суші – легенями. Мешканці вод і глибоких печер, вони мають змієподібну форму, прозорі, безбарвні, без пігментів. У дорослих особин очі прикриває шкіра, а у личинок є зародкові очі.

У квіткових рослин, які перейшли у водне середовище, листові пластинки стали вузькими, ниткоподібними, провідні тканини перестали розвиватися. Зникли продихи, не змінилися тільки квіти (жовтець водяний, ряска, роголисник).

Генетичною основою еволюційних змін, що ведуть до спрощення рівня організації, є мутації. Наприклад, якщо збереглися недорозвинені органи – рудименти, альбінізм (відсутність пігментів) та інші мутації – не зникають в процесі еволюції, то зустрічаються вони у всіх членів даної популяції.

Катагенез – напрям еволюції, що супроводжується спрощенням організації. Має прояв у вигляді катаморфозу або загальної дегенерації. Катаморфоз передусім пов'язаний із втратою ароморфозів, що були набуті предками. Наглядним прикладом є ендопаразити, у яких основні функції забезпечення їжею та захисту від ворогів на себе покладає господар, залишаючи тим самим можливість паразитам виконувати репродуктивну функцію. Перехід до сидячого способу життя і пасивного харчування (наприклад, в асцидій) також може призводити до катагенезу. Іноді поняття катагенез та катаморфоз ототожнюють.

У багатьох організмів спостерігається втрата дорослого стану. Це явище називається **педоморфоз (педогенез)**. Наприклад, у деяких хвостатих амфібій (протеї, сирени), дорослі стадії онтогенезу повністю втрачені. З педоморфозом тісно пов'язане явище **неотенії** – здатності до розмноження на ранніх (личинкових) стадіях онтогенезу за рахунок раннього розвитку статевих залоз. Можлива і зворотна ситуація – збереження в дорослому стані окремих ознак (тканин, органів, систем органів), характерних для більш ранніх стадій онтогенезу; це явище називається **феталізацією**. Прикладом феталізації служить збереження в скелеті дорослих земноводних великих кількостей хрящової тканини, яка характерна для ембріонального стану. У той же час, більшість тканин, органів і систем органів у земноводних розвивається нормально, тобто не відбувається істотного порушення інтегрованих процесів онтогенезу.

Взаємозв'язок між напрямками біологічної еволюції. В еволюції органічного світу виділяють три напрямки:

- ароморфоз – підвищення рівня організації живих організмів;
- ідіоадаптація – пристосування живих організмів до умов навколишнього середовища без принципової перебудови їхньої біологічної організації;
- дегенерація – спрощення рівня організації живих організмів, що призводить до біологічного регресу.

Зв'язок між ароморфозом, ідіоадаптацією і дегенерацією в еволюції органічного світу неоднаковий. Ароморфоз у порівнянні з ідіоадаптацією відбувається рідше, але саме він знаменує новий етап у розвитку органічного світу. Ароморфоз призводить до виникнення нових високоорганізованих систематичних груп, які займають інше середовище проживання і пристосовуються до умов існування. Навіть еволюція іде шляхом ідіоадаптації, іноді і дегенерації, які забезпечують організмам обживання нового для них середовища проживання.

Правило зміни фаз, розроблене О. Северцовим та І. Шмальгаузенем, говорить, що різні напрями еволюційного процесу та шляхи досягнення біологічного прогресу закономірно змінюють один одного в ході еволюції.

Ароморфози спочатку формуються як приватні алломорфози і катаморфоз. Наприклад, основні ароморфози плацентарних ссавців представляють собою накопичення приватних ознак: збільшені півкулі переднього мозку з розвиненою сірою корою (неопалліум), чотирикамерне серце, редукція правої дуги аорти, перетворення підвіска, квадратної і зчленівної кісток в слухові кісточки, поява вовняного покриву, молочних залоз, диференційованих зубів в альвеолах, передротової порожнини, плаценети.

Кожна з цих ознак окремо не забезпечує істотного підвищення рівня організації. Тільки разом узяті вони стають ароморфозами, які забезпечують відносну незалежність від кліматичних умов і необмежене розширення харчової бази. У цих умовах біологічний прогрес досягається шляхом арогенезу.

Ароморфози призводять до можливості освоєння нових середовищ існування. Це приводить до адаптивної радіації і формування адаптивних зон за допомогою алломорфозов. У цих умовах біологічний прогрес досягається шляхом аллогенеза.

Подальша конкуренція призводить до появи приватних пристосувань - теломорфозов і гіперморфоз.

У більшості випадків, спеціалізація призводить до втрати еволюційної пластичності: прогрес змінюється стабілізацією, а при швидких і

великомасштабних змінах середовища проживання – біологічним регресом. Однак спеціалізовані ознаки не завжди є теломорфними. При їх накопиченні вони можуть набути характеру ароморфозів. Тоді еволюційний цикл починається спочатку.

Принцип циклічності. Різними еволюціоністами неодноразово зазначалося, що філогенетичні перетворення найрізноманітніших ознак носять циклічний характер.

Питання для самоконтролю

1. Які існують докази еволюції органічного світу?
2. Сформулюйте біогенетичний закон Мюллера-Геккеля.
3. Назвіть загальні правила еволюції.
4. Які критерії свідчать про біологічний прогрес?
5. Дайте визначення ароморфозам.
6. Прикладами ідіоадаптації у тварин
7. Дайте визначення біологічному регресу.
8. Поясніть, що таке катагенез.
9. В чому полягає взаємозв'язок між напрямками біологічної еволюції?
10. Якими вченими розроблено правило зміни фаз?

9. ЕВОЛЮЦІЯ ОНТОГЕНЕЗУ, ОРГАНІВ ТА ФУНКЦІЙ

9.1. Сутність онтогенезу і філогенезу. Біогенетичний закон

Онтогенез – це індивідуальний розвиток організму, в ході якого відбувається перетворення його морфо-фізіологічних, фізіолого-біохімічних і цитогенетичних ознак. Онтогенез включає дві групи процесів: морфогенез і відтворення (репродукцію): в результаті морфогенезу формується репродуктивно зріла особина. Онтогенез характеризується стійкістю – гомеорезом. *Гомеорез* – це стабілізований потік подій, який являє собою процес реалізації генетичної програми будови, розвитку і функціонування організму.

З точки зору еволюції розглядаються наступні моменти онтогенезу:

- ембріональні адаптації;
- філембріогенез;
- автономізація онтогенезу;
- ембріонізація онтогенезу.

Основні атрибути онтогенезу:

- Вихідна запрограмованість процесів. Наявність унікальної незмінною генетичної програми розвитку, сформованої внаслідок мейозу і запліднення
- Незворотність онтогенезу. При реалізації генетичної програми неможливе повернення до попередніх стадій
- Поглиблення спеціалізації: у міру розвитку зменшується ймовірність зміни траєкторії онтогенезу
- Адаптивний характер: поліваріантність онтогенезу забезпечує можливість пристосування до різних умов
- Нерівномірність темпів: швидкість процесів росту і розвитку змінюється.
- Цілісність і спадкоємність окремих етапів. Ознаки, що з'являються на більш пізніх стадіях, базуються на ознаках, що проявляються на ранніх стадіях
- Наявність циклічності: існує циклічність старіння і омолодження
- Наявність критичних періодів, пов'язаних з вибором шляху в вузлових точках (точках біфуркації) або з подоланням енергетичних порогів.

Основні типи онтогенезу

1. Онтогенез організмів з безстатевим розмноженням і / або при зиготному мейозі (прокаріоти і деякі еукаріоти).

2. Онтогенез організмів з чергуванням ядерних фаз при споровому мейозі (більшість рослин і грибів).

3. Онтогенез організмів з чергуванням статевого і безстатевого розмноження без зміни ядерних фаз. Метагенез – чергування поколінь у кишковопорожнинних. Гетерогонія – чергування партеногенетичного і амфіміктичного поколінь у черв'яків, деяких членистоногих і нижчих хордових.

4. Онтогенез з наявністю личинкових і проміжних стадій: від первинно-личинкового анаморфозу до повного метаморфоза. При нестачі поживних речовин в яйці личинкові стадії дозволяють завершити морфогенез, а також в ряді випадків забезпечують розселення особин.

5. Онтогенез з випаданням окремих стадій. Втрата личинкових стадій і / або стадій безстатевого розмноження: прісноводні гідри, олігохети, більшість червононогих молюсків. Втрата кінцевих стадій і розмноження на ранніх етапах онтогенезу: неотенія.

Таким чином, існує безліч основних типів онтогенезу і ще більше число похідних типів. В теорії еволюції зазвичай розглядається онтогенез на прикладі квіткових рослин і хребетних тварин.

Філогенез – історичний розвиток як окремих видів і систематичних груп організмів, так і органічного світу в цілому. Філогенез взаємозв'язаний з онтогенезом. Філогенез – послідовність подій еволюційного розвитку виду або таксономічної групи організмів. Вивчає філогенез і класифікує організми на його основі філогенетика.

Виділяють такі *форми філогенезу*:

- *дивергенція* (розходження ознак і властивостей спочатку у близьких груп організмів у ході еволюції);
- *конвергенція* (еволюційний процес, що приводить до формування комплексу схожих ознак у представників неспоріднених (немонофілетичних) груп);
- *паралелізм* (незалежний розвиток подібних ознак в еволюції близькоспоріднених груп організмів).

Вперше *взаємозв'язок онтогенезу та філогенезу* був виявлений на початку XIX століття. Ч. Дарвін сформулював **закон зародкової схожості**: на ранніх

стадіях ембріогенезу зародки різних видів подібні між собою. Ф. Мюллер¹⁶ (1886) сформулював **принцип рекапітуляції**: ознаки дорослих предків, так чи інакше, повторюються в ембріогенезі їх нащадків. Е. Геккель (1866) сформулював **біогенетичний закон: онтогенез є швидке і коротке повторення філогенезу**. Геккель вважав, що філогенез ускладнюється за рахунок подовження онтогенезу шляхом додавання нових стадій: вже наявні стадії розвитку не змінюються, а лише скорочуються по тривалості. У ХХ столітті було введено поняття *репетиції* – повторення предкової ознак не для цілих стадій онтогенезу, а лише для окремих органів. У даний час прийнято наступне формулювання **біогенетичного закону: в онтогенезі можлива часткова репетиція окремих ознак і процесів, що існували в онтогенезі предкової форм**.

9.2. Ембріональні адаптації. Модуси філембріогенезу. Автономізація і ембріонізація онтогенезу

Ембріональні (ембріонально-личинкові) адаптації

Ембріональним розвитком називаються ранні стадії онтогенезу, які протікають під захистом яєчних оболонок, зародкових оболонок або материнського організму.

У тварин існують такі **типи ембріонального розвитку**:

1. *Первинно-личинковий* – тип ембріонального розвитку, при якому личинка здатна до самостійного існування, наприклад, планула (кишковопорожнинні), трохофора (поліхети), амфібії. Первинно-личинковий тип розвитку пов'язаний з багатоетапністю онтогенезу.

2. *Неличинковий яйцекладний* – тип ембріонального розвитку, при якому проходження ранніх етапів гісто- і морфогенезу відбувається під захистом яєчних оболонок (комахи з прямим розвитком).

¹⁶ Мюллер Фердинанд (1825 – 1896) – німецький натураліст, ботанік, географ, доклав багато сил до вивчення природи Австралії.

3. *Вторинно-личинковий*. – тип ембріонального розвитку, який характеризується різноманітністю вторинних типів личинок, наприклад, личинки комах з повним перетворенням виникають у зв'язку статево-віковою диференціацією екологічних ніш. Окремо виділяються личинки-паразити.

4. *Внутрішньоутробний розвиток і живородіння*: яйцеживонародження (більшість нематод, скорпіони, риби, плазуни) та справжнє живородіння (ссавці).

Незалежно від типу ембріонального розвитку, зародки і личинки повинні мати певні пристосування (адаптації), що забезпечують можливість його розвитку.

Філембріогенез – еволюційні зміни ходу індивідуального розвитку організмів. Первинність онтогенетичних змін по відношенню до філогенетичних (еволюційних) змін. Нашадки не відрізнялися б від предків при відсутності філембріогенезів. За допомогою філембріогенезу може змінюватися хід онтогенезу як цілісного організму, так і окремих органів, тканин і клітин. Шляхом філембріогенезу відбуваються філогенетичні зміни як дорослого організму, так і проміжних стадій його розвитку.

Існує кілька *модусів (способів) філембріогенезу*. Найважливіші:

- *анаболія* (зміна кінцевих стадій розвитку);
- *девіація* (зміна на середніх стадіях);
- *архаллаксис* (зміна первинних стадій).

Модуси філембріогенеза розрізняються: за часом виникнення, за характером еволюційних перетворень.

За допомогою модусів філембріогенез може відбуватися як прогресивний розвиток (шляхом ускладнення будови і функцій організмів), так і як регресивний (шляхом спрощення будови і функцій організмів внаслідок пристосування їх до нових, менш різноманітних умов існування) (наприклад, при паразитизмі).

Автономізація онтогенезу – це процес підвищення незалежності онтогенезу від умов зовнішнього середовища: екзогенні фактори розвитку заміщуються ендогенними. Наприклад, у хвостатих амфібій метаморфоз

визначається, значною мірою, факторами зовнішнього середовища (метаморфоз можна затримати зниженням температури), а у безхвостих – зміною концентрації тироксину (гормону щитовидної залози), яка підвищується під впливом тиреотропного гормону гіпофіза.

Автономізація онтогенезу тісно пов'язана з каналізацією розвитку і вдосконаленням механізмів гомеореації.

Автономізація онтогенезу базується на *системі кореляцій і координацій*.

Кореляції – це взаємозалежності між частинами організму, що розвивається, які забезпечують його сталий розвиток. В ході еволюції відбувається зміна кореляцій таким чином, що формуються нові **координації** – узгоджені зміни між частинами організму з точки зору філогенезу. Координації забезпечують формування адаптивних комплексів. Таким чином, автономізація онтогенезу тісно пов'язана з підвищенням рівня організації групи організмів, а кореляції між органами в онтогенезі тісно пов'язані з координаціями між органами в філогенезі.

Процес автономізації тісно пов'язаний з **ембріонізацією онтогенезу**. **Ембріонізація** – здатність проходити значну частину зародкового розвитку під захистом материнського організму або зародкових оболонок, що виникає в ході еволюції.

Філогенетичне перетворення органів і функцій

Кожен орган нерозривно пов'язаний з виконанням певних функцій. Тому філогенетичне (еволюційне) перетворення органів і функцій являє собою єдиний процес.

Функціональні зміни органів засновані на їх початковій мультифункціональності. Наприклад, крила летючих мишей виконують функції польоту, терморегуляції, дотику, синтезу вітаміну D, уловлювання видобутку.

Розрізняють такі модуси філогенетичних перетворень органів і функцій.

Кількісні функціональні зміни органів

1. *Розширення функцій*. Наприклад, вуха у слона служить додатково органом терморегуляції; кровоносна система виконує функцію терморегуляції і захисну функцію.

2. *Звуження функцій*. Наприклад, кінцівки коня втратили хапальні функції. Звуження функцій часто пов'язано з їх іммобілізацією – втрати функцій в зв'язку з редукцією органу.

3. *Інтенсифікація функцій*. Наприклад, збільшення переднього мозку привело до формування другої сигнальної системи; розвиток вовняного покриву забезпечило і терморегуляцію, і захист від фізико-хімічних пошкоджень. Інтенсифікація функцій часто пов'язана з їх активацією – перетворенням пасивного органу в активний. Приклади: втяжні кігті котячих, рухливі щелепи змії, використання метаболічної води мешканцями степів і пустель.

Якісні функціональні зміни органів

1. *Зміна функцій при спеціалізації органу* – еволюційне перетворення органу, при якому одна з другорядних функцій стає більш важливою, ніж колишня головна функція. Наприклад, під'язикова дуга вісцерального черепа хребетних послідовно змінила наступні функції: опорно-захисна функція другої пари зябрових дуг у предків риб, участь в утворенні бризгальця у нижчих риб (скати, осетрові, лопатонос), опора для зябрової кришки у кісткових риб, передача звукових коливань і ковтання у наземних хребетних.

2. *Поділ функцій*. Наприклад, кінцівки членистоногих виконують функції ходіння, захоплення і подрібнення їжі, дихання та інші; суцільний хвостовий плавець у водних хребетних диференціюється на рульові спинний і анальний плавець і на руховий хвостовий плавець.

3. *Фіксація функцій*. Наприклад, перехід від стопоходіння до пальцеходіння в ході природного відбору і заміщення неспадкових змін спадковими.

Субституція – заміщення в процесі еволюції одного органу іншим, який займає собою таке становище в організмі і виконує біологічно рівноцінну

функцію. В цьому випадку відбувається редукція органу, заміщення, і прогресивний розвиток нового органу. Наприклад, у хордових осьовий скелет – хорда – заміщається спочатку хрящовим, потім кістковим хребтом. У кактусів листя (фотосинтезуючі органи) заміщені стеблами.

Кладогенез. Дивергентна еволюція

Поняття макроеволюції включає два аспекти:

1. Еволюцію груп або надвидових таксонів.
2. Еволюційні перетворення ознак чи еволюція організації одиначної особини.

Основними механізмами макроеволюції є: *кладогенез, анагенез і синтезогенез.*

Кладогенез – це механізм еволюції, заснований на *дивергенції* ізольованих груп. Після виникнення повної репродуктивної ізоляції між групами, що еволюціонують, процес дивергенції стає незворотнім. У результаті дивергенції утворюються гомологічні органи – подібні за походженням, але здатні виконувати різні функції.

Розрізняють такі **критерії гомології**:

1. Критерій положення – дві структури є гомологічними, якщо вони займають подібне становище по відношенню до інших органів. *Наприклад, спинний мозок гомологічний у всіх хордових.*

2. Критерій спеціальних якостей – подібні структури є гомологічними, якщо вони за структурою і розвитком збігаються за багатьма своїми якостями. *Наприклад, гліколіз, цикл Кребса, фотосинтез протікають за загальними законами у всіх організмів.*

3. Критерій безперервності систем – навіть несхожі структури є гомологічними, якщо у філогенезі або онтогенезі простежується ряд переходів. *Наприклад, луски хрящових і костистих риб є гомологічними.*

Принцип монофілії. При дивергентній еволюції особливого значення набуває принцип монофілії, згідно якому всі таксони аналізованої групи мають спільного предка.

Група, яка відділяється від однієї групи того ж таксономічного рангу, називається *монофілетичною*. *Клас Ссавців вважається монофілетичним, оскільки спільним предком всіх підкласів Ссавців є клас Рептилії.*

Кладистика (філогенетична систематика)

Кладистика (від дав.-гр. κλάδος (kládos) – гілка) – спеціальний підхід до біологічної класифікації, в рамках якого організми класифікують ґрунтуючись на порядку, у якому вони відгалужувались від еволюційного дерева, незважаючи на їхню морфологічну подібність. Засновником та автором найбільшого внеску в дисципліну є німецький ентомолог Віллі Генніг¹⁷, котрий називав її «філогенетичною систематикою», хоча зараз останній термін має ширше значення. Зараз кладистика все більше розглядається як основний підхід до біологічної класифікації, і всі сучасні класифікаційні системи тією або іншою мірою включають інформацію, отриману за допомогою цього підходу.

Результатом кладистичного аналізу походження таксону є спеціальні діаграми, що називаються «кладограмами», які віддзеркалюють гіпотетичні філогенетичні зв'язки. Кладистичний аналіз може ґрунтуватись на матеріалі різного обсягу, доступному для конкретного дослідника. Наприклад, стосовно викопних організмів, як правило, доступні тільки морфологічні дані, тоді як для сучасних тварин використовується також аналіз послідовностей ДНК (так звані «молекулярні дані») та біохімічні дані (рис. 9.1).

¹⁷ Хенніг Віллі (1913 – 1976) – німецький ентомолог, творець кладистики. На його ідеях, викладених в роботах 1950-1960-х років, заснований кладистичний аналіз – основа більшості прийнятих в даний час біологічних класифікацій.

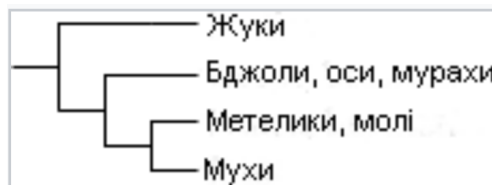


Рис. 9.1. Клатограма, що показує взаємовідносини між різними групами комах

У клатограмі всі таксони розташовані на кінцях гілок, і кожне розгалуження є дихотомічним (двійковим). Два таксони, розділені одним розгалуженням, називаються *сестринськими таксонами* або *сестринськими групами*. Кожна частина загального дерева, незалежно від того, налічує вона один або кілька тисяч таксонів, називається «*клада*». Клада включає всі таксони, які мають спільного унікального предка (такого, що не є попередником ніякого більше організму в діаграмі). Кожна клада характеризується набором ознак, притаманних її членам, але відсутніх у предків. Ці ознаки класи називаються «*синапоморфії*» (спільні риси). Наприклад, затверділа передня пара крил (надкрила) є синапоморфіями жуків, а кільцеве листоутворення (або розвертання вайїв) є синапоморфією папоротей.

При побудові філогенетичних систем виникають вузлові точки (точки біфуркації), в яких *парафілетичний* (вихідний або предковий) таксон розділяється на два *голофілетичних* (дочірніх) таксонів. Наприклад, клас *Рептилії* – *парафілетический* таксон, який дав початок двом *голофілетическим* таксонам – класу *Птахи* і класу *Ссавці*. Послідовність онтогенезів між двома точками біфуркації називається *філум*.

Наявність вузлових точок є необхідним з точки зору теорії *сальтаціонної еволюції*, тобто еволюції шляхом стрибків – різких змін ознак.

Сучасним прикладом клатогенезу є еволюційні події на Гавайських островах. Організми потрапляють на ці острови з допомогою океанічних течій та вітрів. Більшість видів на цих островах є ендеміками (не зустрічаються більше ніде у світі) за рахунок процесу еволюційної дивергенції.

Анагенез і стасигенез. Конвергенція. Паралелізм

Анагенез – це еволюція, що заснована на поступовому перетворенні однієї групи в іншу без збільшення числа груп. Така еволюція називається **філетичною** і припускає плавну еволюцію шляхом поступового накопичення ознак – принцип **градуалізму**. Наприклад, *Безщелепні* → *Хрящові риби* → *Кісткові риби* → *Амфібії* → *Рептилії*.

Конвергенція – це виникнення схожих рис організації при початковій різній основі.

При конвергенції виникають **аналогічні ознаки**, тобто ознаки, зовні подібні, але виникають на різній генетичній основі. У цьому випадку утворюються **аналогічні органи**, тобто органи, що мають подібну будову і подібні функції, але різне походження.

Приклади аналогічних органів (ознак): крила комах і крила птахів.

Принцип поліфілії – походження даної групи від різних предків. *Приклади збірних груп: амфібії (Хвостаті, Безногі та Безхвості).*

Паралелізм – процес розвитку в одному напрямку двох і більше спочатку дивергованих груп.

Приклади паралелізму: зовнішня схожість сумчастих і плацентарних ссавців.

Термін «анагенез» було запропоновано американським палеонтологом А. Хайатом в 1866 році для позначення початкової стадії розвитку великих систематичних груп органічного світу. Для цієї стадії характерно виникнення нового типу організації і розквіт групи. В 1947 році австрійський біолог Б. Ренш терміном «анагенез» позначив появу нових органів і вдосконалення структурних типів у ході еволюції великих груп організмів. Він протиставив анагенезу процес галуження філогенетичного дерева на одному рівні (див. кладогенез).

Соціальний анагенез. Було запропоновано розглядати соціальний анагенез/ароморфоз по відношенню до соціальної еволюції як універсальна або дуже поширена інновація, яка збільшила складність, адаптивність, інтегрованість і зв'язаність соціальних систем.

Синтезогенез

Через недосконалість ізолюючих механізмів на ранніх етапах еволюції навіть таксони високих рангів могли обмінюватися генами. У результаті *латерального (горизонтального)* перенесення генів могли синтезуватися нові великі таксони. Таке утворення таксонів називається *синтезогенез*, а еволюція, пов'язана з регулярним обміном генами між таксонами, називається *сітчастою еволюцією*.

Механізми синтезогенезу.

1. *Трансдукція* – перенесення генетичного матеріалу за допомогою вірусів.

2. *Симбіогенез* – утворення синтетичних клітин.

2.1. Симбіогенез на основі *гологамії*; *гологамія* – це злиття недиференційованих клітин (не гамет), найбільш примітивна форма статевого процесу.

2.2. Симбіогенез на основі незавершеного травлення. У сучасних організмів не знайдений.

2.3. Симбіогенез на основі взаємного паразитизму. У сучасних організмів не знайдений.

3. *Гібридогенез* при статевому розмноженні (вторинна інтерградація).

Приклад: походження сучасних водоростей. Жоден із сучасних відділів водоростей не може вважатися предком іншого відділу, що вказує на сітчастий характер еволюції водоростей шляхом симбіогенезу.

Питання для самоконтролю

1. Дайте визначення онтогенезу і назвіть основні типи онтогенезу.
2. Назвіть форми філогенезу.
3. Сформулюйте біогенетичний закон за Е. Геккелем і наведіть сучасне формулювання цього закону.
4. Дайте визначення ембріональному розвитку і назвіть його типи.
5. Дайте визначення філембріогенезу і назвіть його модуси.
6. На чому базується автономізація онтогенезу?

7. Назвіть кількісні та якісні функціональні зміни органів.
8. Назвіть основні механізми макроеволюції.
9. Які критерії гомології існують?
10. Дайте визначення анагенезу, стасигенезу, конвергенції, паралелізму.

10. РОЗВИТОК ОРГАНІЧНОГО СВІТУ ЗЕМЛІ

Існує дві основних концепції виникнення життя на Землі: концепція абіогенезу і концепція біогенезу. Ідеї абіогенезу виходять з того, що життя виникає тим чи іншим шляхом з неживої матерії. Концепції біогенезу виходять з принципу «все живе – від живого», тобто життя існує стільки, скільки існує наш світ.

Абіогенез – це концепція виникнення живого з неживого в процесі еволюції. У наш геологічний час абіогенез неможливий через відсутність фізико-хімічних його передумов та неминучого знищення виникаючих форм сучасними живими організмами. Іншими словами, **абіогенез** – це утворення органічних сполук, характерних для живої природи, поза організмів і без участі ферментів, в результаті хімічних реакцій між неорганічними речовинами (в звичних умовах або екстремальних ситуаціях, наприклад, в жерлах вулканів тощо). В ході такої взаємодії можуть виникати складні органічні сполуки, часом дуже токсичні.

Хімічна еволюція чи пребіотична еволюція – перший етап еволюції життя, в ході якого органічні, пребіотичні речовини виникли з неорганічних молекул під впливом зовнішніх енергетичних і селекційних факторів та при розгортанні процесів самоорганізації, властивих всім складним системам, до складу яких входить більшість вуглецевмісних молекул.

Також цими термінами позначається теорія виникнення і розвитку тих молекул, які мають принципове значення для виникнення і розвитку живої речовини.

Генобіоз і голобіоз. Залежно від того, що вважається первинним, розрізняють два методологічних підходи до питання виникнення життя:

Генобіоз – методологічний підхід у питанні походження життя, заснований на переконанні в первинності молекулярної системи з властивостями первинного генетичного коду.

Голобіоз – методологічний підхід у питанні походження життя, заснований на ідеї первинності структур, наділених здатністю до елементарного обміну речовин за участю ферментного механізму.

Світ РНК як попередник сучасного життя. До ХХІ століття теорія Опаріна-Холдейна, що припускає початкове виникнення білків, практично поступилася місцем більш сучасною. Поштовхом до її розробки стало відкриття рибозимів – молекул РНК, що володіють ферментативною активністю і тому здатних поєднувати в собі функції, які в справжніх клітинах в основному виконують окремо білки і ДНК, тобто каталізування біохімічних реакцій і зберігання спадкової інформації. Таким чином, передбачається, що перші живі істоти були РНК-організмами без білків і ДНК, а прообразом їх міг стати автокаталітичний цикл, утворений тими самими рибозимами, здатними каталізувати синтез своїх власних копій.

Світ поліароматичних вуглеводнів як попередник світу РНК. Гіпотеза світу поліароматичних вуглеводнів намагається відповісти на питання, як виникли перші РНК, пропонуючи варіант хімічної еволюції від поліциклічних ароматичних вуглеводнів до РНК-подібних ланцюжків.

Біогенез – концепція про утворення живими організмами у процесі життєдіяльності хімічних речовин або матеріалів. Також біогенезом у ХІХ сторіччі називали уявлення, що протистояло концепції постійного утворення мікроорганізмів з неживої речовини під дією життєвої сили.

Еволюція органічного світу

Розвиток органічного світу безпосередньо пов'язаний із еволюцією фізико-географічного середовища Землі, яка, в свою чергу, багато в чому визначалась

причинами тектонічного характеру. Тому епохи найбільших орогеній (тектонічна складчаста структура) зберігаються в часі з великими змінами у складі органічного світу – проходили масові вимирання древніх форм, з'являлись нові, більш адаптовані до тих змін, які відбулися в фізико-географічному середовищі. З цих причин етапи еволюції органічного світу відповідають великим геохронологічним підрозділам, останні були виділені геологами на основі значних змін у складі органічного світу.

Становлення життя на Землі відбувалося в докембрії. Деякі автори навіть виділяють для цього часу 4 переломних рубежі в еволюції організмів:

- 1) поява першої органічної речовини в океанах (чи у внутрішньоматерикових водоймах) – 4 млрд. років тому;
- 2) поява перших живих організмів (прокаріотів) – 3,8 млрд. років;
- 3) поява у водоростей примітивного фотосинтезу – 3 млрд. років;
- 4) поява еукаріотів, поділ організмів на рослини і тварини – 1,4-1,5 млрд. років.

Ці дві гілки живого світу зв'язані між собою в єдину енергетичну систему і еволюція їх була взаємообумовленою. Проаналізуємо коротко основні етапи їх розвитку.

Рослинний світ. Родовід рослин починається із морських водоростей. Рештки їх знаходять у найдавніших породах архею. Продукти життєдіяльності синьозелених водоростей (ціанофітів) – строматоліти – відомі в породах, вік яких перевищує 3 млрд. років.

Ціанофіти були особливо поширеними в архейських і протерозойських морях, у яких вони тонкою плівкою покривали величезні простори морського дна і, можливо, узбереж. Розквіт їх припадає на рифей. З архею відомі також і бактерії, які у протерозої стали найчисленнішою групою організмів і приймали активну участь в породоутворенні (осадові залізні руди).

Водорості зіграли виключно важливу роль в еволюції складу протерозойської атмосфери – завдяки процесам фотосинтезу поступово зменшувалась частка вуглекислого газу і зростала кількість кисню. Наслідком

таких процесів було формування захисного озонового екрану Землі і вибух життя у морях раннього палеозою.

У кембрії та ордовіку рослинний світ представляли водорості: прикріплені до дна зелені і бурі водорості, планктонні синьо-зелені та золотисті водорості. Однак уже в силурі на прибережних заболочених ділянках материків, чи на мілководді почали селитись своєрідні спорові рослини – псилофіти, – перші наземні мешканці. Походять вони від бурих (за іншими даними – від зелених) водоростей і стали предковою формою для трьох типів рослин: плауноподібних, членистостеблових і папоротеподібних, розвиток яких припав уже на пізній палеозой.

Існує також думка, що першопоселенцями суші могли бути так звані нематофіти, нащадки бурих водоростей, витіснені у силурі досконалішими псилофітами. Так чи інакше, вихід рослин на сушу – можливо найголовніша подія в біосфері раннього палеозою. Заселення рослинами і бактеріями узбереж морських та внутрішніх водойм спричинило, по-перше, подальше збільшення вмісту кисню у атмосфері, а, по-друге, дало початок формуванню в кінці силуру перших ґрунтів. Таласофітна ера розвитку рослин у пізньому силурі змінилася палеофітною.

Пізній палеозой – це час завоювання континентів рослинами, час буйного розквіту флори. У девоні заболочені приморські низовини заселяються псилофітами, які до кінця періоду вимирають. Поряд із псилофітами існували вже всі основні групи спорових рослин – папоротеподібні, плауни, членистостеблові, у пізньому девоні з'являються і перші насінні рослини (голонасінні). У девонських рослин формуються коренева система, стебло, листя. Еволюція іде від трав'янистих форм через кущисті до деревоподібних у кінці періоду. На Землі з'являються перші ліси. У зв'язку з переважною більшістю у них древніх папоротей флору пізнього девону іменують археоптерисовою.

Виключно сприятливі умови для розвитку рослинності склались у кам'яновугільному періоді. Величезні простори континентів покриваються у ранньому карбоні вологими тропічними лісами. Переважають гігантські

плауноподібні – лепідодендрони, сигілярії; трав'янисті та деревоподібні членистостеблові – клинолистникові і каламітові; деревоподібні папороті і примітивні голонасінні – птеридосперміди. З останніх, зокрема, відомий р.*Glossopteris*.

Флору раннього карбону називають антропофітовою, тому що основу склали рослини-вуглеутворювачі. В середині карбону ліси поширювались уже на внутрішні частини континентів, заселяли вододіли. Проявляється вперше в історії Землі досить чітка термічна диференціація рослинності. Виділяють три флористичні області: тунгуська або північна помірна, в якій переважала так звана кордаїтова тайга; гондванська або південна помірна, де були поширені насінні папороті (глосоптерієва флора), кордаїди, трав'янисті хвощі і вестфальська або волога тропічна з лісами із гігантських плаунів, каламітів, папоротей тощо.

Буйний розквіт рослинності у пізньому палеозої (особливо у карбоні) спричинив різке збільшення вмісту кисню та зменшення вуглекислоти в атмосфері, що, в свою чергу, призвело до вибуху у розвитку тваринного світу у карбоні і пермі. Посилене споживання атмосферного CO₂ рослинами у ранньому карбоні та витрати його у морській воді на побудову черепашок моллюсків і на формування карбонатних відкладів могло бути однією із важливих причин загального похолодання і виникнення наземного зледеніння у пізньому карбоні.

У пермському періоді загальна аридизація призводить до поступового витіснення із тропіків вологолюбивої флори плаунів, хвощів і папоротей голонасінними – хвойними, гінкговими, цикадовими. Ліси кам'яновугільного періоду змінюються дрібними і рідкими оазисами в долинах річок. Протягом пермі-тріасу голонасінні завойовують всі кліматичні зони планети, при цьому найстійкішою виявилась рослинність помірних зон, де тривалий час разом розвивалися голонасінні та релікти кордаїтових, глосоптерієвих тощо.

У мезозої настає мезофітна ера розвитку рослин – ера панування голонасінних. Особливого поширення набувають гінкгові, а також цикадові, бенетитові, хвойні. Бенетитові вимерли в кінці крейди. Вважають, що у

юрському періоді у них міг бути спільний предок із покритонасінними. Для ранньої та середньої юри у Євразії виділяють три флористичні області: Сибірську або зону хвойно-гінкгових лісів; Перехідну або зону змішаних цикадофіто-хвойно-гінкгових лісів і Південну або тропічну і субтропічну – зону максимального розвитку цикадових, теплолюбивих папоротей, бенетитових, хвощових.

У кінці юрського періоду появляються перші покритонасінні рослини, з другої половини крейди вони займають вже домінуюче становище серед наземних рослин (кайнофітна ера розвитку рослин).

У крейдовому періоді серед покритонасінних відомі магнолії, лаври, платани, евкаліпти, дуби і ін.

У морях крейдового періоду особливого поширення набувають також деякі водорості, зокрема золотисті, які брали участь у формуванні карбонатних осадків (писальна крейда і ін.).

У кайнозої в рослинному світі переважають покритонасінні, які складають більше 90% всіх рослин. У палеогені домінує деревна рослинність, але вже в олігоцені у зв'язку із зміною кліматичних умов, починає розповсюджуватись трав'яниста рослинність. В палеогеновій флорі Євразії виділяють тропічну полтавську флору вічнозелених лісів, в яких поширені були пальми, бананові, сандалові, хлібні дерева, а також лаври, мірти, кипариси, секвойї, араукарії і ін. і тургайську помірно-теплу флору, де розвивались листопадні форми – каштан, бук, клен, береза, липа, магнолія, з хвойних – тис, ялина, піхта, кедр, сосна. В кінці палеогену склад обох флор різко збіднів, посилилась роль хвойних, розширилися ареали розселення таких дерев як береза, вільха, тополя. У зв'язку із похолоданням в помірному поясі формується рослинність савано-степів та лісостепів.

У неогені трави розселились по всій планеті (велике остепніння рівнин). Розквіту досягає злакова рослинність, що сприяло швидкій еволюції копитних. В кінці неогену із представників тургайської флори сформувалася рослинність тайги, лісотундри і тундри.

Протягом антропогену завершувалося формування сучасної широтної зональності і вертикальної поясності рослинного світу.

Тваринний світ. Перші достовірно встановлені представники тваринного світу протерозою відомі під загальною назвою едіакарська фауна і знайдені в південній Австралії у пісковиках з віком 650-700 млн. років. Аналоги відомі також із інших захоронень планети. Представлені вони медузоподібними, кільчастими червами, безпанцирними трилобітами і петанолами (кишковопорожнинні). Характерною особливістю цієї фауни є повна відсутність будь-яких скелетних мінеральних утворень, тому у викопному стані зустрічаються лише відбитки чи зліпки. Вважають, що едіакарська фауна, хоча й була попередником скелетної фауни, прямого продовження в палеозойській ері не мала і можливо була побічною віткою еволюції організмів. У протерозойських морях розвивались також губки, корали, погонофори, примітивні голкошкірі, гідроїдні поліпи.

Як уже відмічалось, в морях кембрію відбувся справжній “біологічний вибух”. Появилися майже всі відомі типи безхребетних. Якщо у венді нараховувалось декілька десятків видів тварин, то у кембрії їх уже біля 2 тисяч, а в силурі – понад 15 тисяч.

Організми заселяють мілководні ділянки морів та внутрішніх водойм. Дуже важливою подією у біосфері на початку палеозою була поява величезної кількості організмів із твердим зовнішнім чи внутрішнім скелетом – кремнієвим, фосфатним, карбонатним або хітиновим, що пов’язують із зменшенням концентрації вуглекислоти у морській воді. Широко розповсюджуються такі скелетні тварини, як трилобіти, брахіоподи, гастроподи, губки, археоціати, радіолярії і ін. З’явилися перші представники наутилоїдей. В ордовику з’явилися і дістали широкий розвиток граптоліти – напівхордові колоніальні морські тварини із зовнішнім хітиновим скелетом.

Останні їх представники дожили до раннього карбону. Провідну роль серед морських безхребетних в ордовику і силурі відігравали наутилоїдеї. Великими хижаками були ракоскорпіони, відомі з кембрію.

У силурі відомі також перші безхребетні – мешканці суші. Це були павукоподібні тварини, близькі за будовою до нинішніх скорпіонів та багатоніжки, які заселяли прибережні ділянки водойм разом із бактеріями та псилофітами. З раннього ордовіку в морях з'являються і перші хребетні – безщелепні рибоподібні тварини, покриті кістяними лусками, які вимерли до кінця девону. З силуру відомі і перші щелепороті риби – акантоди та панцирні або пластиношкірі риби.

Девонський період називають віком риб. Панівною групою серед останніх були панцирні риби, багато з яких вимерли до кінця періоду. Крім цього, значне поширення мали хрящові риби – акули, скати, а також дводихаючі та кистопері. Існує думка, що саме останні у пізньому девоні дали початок амфібіям. Із амфібій, які дістали розповсюдження у карбоні та пермі, відомі стегоцефали, вимерлі до кінця палеозою, а також батрахозаври (жабоящери), які могли бути предками рептилій. Появі рептилій сприяло погіршення кліматичних умов у пізньому карбоні. Протягом пермського періоду відбувалося поступове витіснення ними амфібій. З верхньо-карбонових відкладів відомі рештки перших рептилій – котилозаврів. Вважається, що вони були тією групою організмів, яка дала в майбутньому дуже велику різноманітність форм. У пермі розвивались також інші групи рептилій – черепахи, звірозубі ящери.

Серед морських безхребетних у пізньому палеозої важливе значення мали брахіоподи, корали, найпростіші, головоногі молюски (гоніатити і цератити). На суші поширені були комахи. Сильна аридизація ландшафтів пізньої пермі і тріасу привела до вимирання багатьох груп організмів – деяких брахіопод, наутилоїдей, гоніатитів, табулят і чотирипроменевих коралів, фузулінід серед найпростіших, частини риб, амфібій. Появились нові чисельні групи тварин – амоніти та белемніти, двостулкові, шестипроменеві корали, кісткові риби, наземні, повітряні та водні форми рептилій. Останні переживають у мезозої розквіт. Предковою формою трьох перерахованих віток рептилій вважаються тріасові текодонти – нащадки котилозаврів. Особливо важливу роль серед мезозойських рептилій відігравали динозаври – дуже різноманітна група тварин, які, як і

більшість великих рептилій, вимерли у другій половині крейди. В тріасі вимирають звірозубі рептилії, давши початок першим примітивним ссавцям. Із юрського періоду відомі перші представники древніх птахів – археоптерикс, також нащадок текодонтів. У крейді жили уже нові птахи – іхтіорніс та гесперорніс.

Із ссавців протягом мезозою розвивались терії (примітивні ссавці), невеликі тваринки, які у крейді дали початок еутеріям (плацентарним ссавцям), розвиток яких у кайнозої призвів до формування сучасної фауни ссавців. Терії дали також початок метатеріям, представники яких, сумчасті, відомі з крейди.

У кінці крейдового періоду відбулася криза фауни. Вимирає величезна кількість родів і видів, як наземних, так і морських тварин (амоніти, белемніти, багато брахіопод, динозаври, морські та літаючі ящери і ін.). Разом з тим, в морях крейдового періоду дуже широкий розвиток дістали найпростіші та золотисті водорості, завдяки їм проходило нагромадження потужних товщ карбонатів, що могло бути причиною різкого зменшення вмісту CO₂ у атмосфері, і, як наслідок погіршення умов існування, зміни флори голонасінних покритонасінними. Зміна характеру рослинності, можливо, негативно вплинула на умови існування трав'янистих ящерів.

У палеогені серед морських безхребетних широко поширювались теплолюбиві форамініфери – нумуліти, шестипроменеві корали, губки, голкошкірі. Кайнозой – час розквіту двостулкових та черевоногих молюсків, кісткових риб.

Ссавці у палеогені проходять стадію еволюційного вибуху і розселяються у різних фізико-географічних зонах. На ізольованих континентах (Австралія, Південна Америка) розвивалась фауна архаїчних форм, зокрема сумчасті. В Євразії у палеогені розвивалась спочатку бронтотерієва фауна заболочених низовин та вологих лісів, потім індрикотерієва фауна саван і болотистих ландшафтів.

У міоцені розвивалась анхітерієва фауна лісових і саванних форм. Її складали предки коней, носорогів, свиней, оленів, антилоп, мавп і ін. Із середини

неогену швидко прогресувала гіпаріонова фауна відкритих степових просторів та лісостепів. У складі переважали антилопи, верблюди, жирафи, страуси, однопалі коні.

У міоцені північної півкулі виділяють дві зоогеографічні провінції: північноамериканську і євразійську. У першій було багато ендемічних видів, копитні, не було хоботних, мавп, мало хижих форм. У другій – навпаки, переважали хоботні, носороги, примати, хижаки. В кінці міоцену по сухопутному мосту (суша Берінгія) відбувалося змішування фаун обох континентів.

У палеогені появляються і інтенсивно еволюціонують на протязі всього кайнозою примати. Наслідком їх еволюції була поява гомінід-предків сучасної людини.

Антропогенез.

Антропогенез – процес походження і розвиток усіх видів роду Люди (*Ното*), розглянуті в біологічному (біологічна еволюція людини), психічному і соціокультурному плані. Також антропогенезом називають розділ антропології, що висвітлює питання про місце людини серед організмів, час і місце її виникнення, про первісний суспільний розвиток людей, про фактори олюднення безпосередніх предків людини – двоногих мавп.

Загалом нараховується десятки наукових гіпотез і теорій про походження людини.

Гіпотеза статевого добору Ч. Дарвіна. В основі уявлень про антропогенез лежить симіальна (від лат. *simia* – мавпа) гіпотеза походження людини від високорозвинених мавпоподібних предків третинного періоду, уперше докладно розроблена і аргументована Ч. Дарвіном (1871). Згодом було отримано багато нових палеонтологічних і етологічних (пов'язаних з вивченням поведінки приматів) даних, а також дані в області порівняльної біохімії, імунології, молекулярній біології і генетики, що підтвердили цю гіпотезу. Друга половина ХХ століття в антропології ознаменувалася інформаційним вибухом у результаті різкого збільшення числа знахідок викопних попередників людини в

Африці і Євразії. Починаючи з 1960-х років, в антропології широко впроваджуються нові, насамперед, радіовуглецеві методи датування кісткових залишків і геологічних порід, що їх містять, а також методи молекулярної біології, що дозволяють установити приблизний час походження сучасних видів приматів і людини від загального предка і визначити ступінь прямої спорідненості сучасних і викопних форм за особливостями будови їхніх молекул (ДНК, білків).

Культурологічні теорії. Полягають в тому, що основою антропогенезу і соціогенезу є насамперед культура, що формується у соціокультурному середовищі, яка не передається у спадок, а набувається завдяки вихованню і навчанню у дитячому віці. Розвиток культури не пов'язаний з біологічним розвитком.

Трудова теорія Ф. Енгельса¹⁸. У праці «Походження родини, приватної власності та держави» (1884) Енгельс чітко сформулював ідею, що трудова діяльність первісної людини, особливо колективна, впливала на розвиток мозку, кисті руки, на прямоходіння і соціальні стосунки. Теорія виражена у формулі: «праця створила саму людину».

Синтетична еволюційна теорія. Походження людини і суспільства включає дані і чинники усіх перерахованих гіпотез і природничих наук (географії, геології, кліматології, сейсмології, палеонтології та ін. та гуманітарних дисциплін (антропології, археології, історії, етнології, культурологія тощо). У комплексі цих наук викристалізовується ідея еволюційного розвитку біологічної основи людини і соціального становлення суспільства.

Знайдено скелети представників роду *Homo* віком близько 2 млн років, за даними археології найдавніші скелети сучасної людини *H. sapiens* мають вік близько 200 тис. років, аналіз генетиків дає наступні цифри по чоловічій лінії (Y-хромосоми) – 338 тис. р., по жіночій (мітохондральна ДНК) – 200 тис. р.

¹⁸ Енгельс Фрідріх (1820 – 1895) – німецький підприємець, політичний діяч, філософ, історик, публіцист.

Найдавніші сліди трудової діяльності датуються 2,5-2,8 млн років (знаряддя з Ефіопії). Нові дані генетиків говорять про те, що спільний предок сучасної людини і шимпанзе існував 6 млн років тому, а предок людини і неандертальця – 700 тис. р. тому.

Рушійні сили антропогенезу

Біологічні чинники

- Деревний спосіб життя сприяв розвитку зорового аналізатора (стереоскопічний і кольоровий зір) та вдосконаленню руки, що позитивно вплинуло на розвиток кори півкуль і маніпулювання, здатність захоплювати предмети й діяти за їхньою допомогою.

- Відбулися зміни гортані і ротового апарату.

- З'явилася здатність до прямоходіння, яка звільнила передні кінцівки для складнішого маніпулювання.

- Збільшився об'єм головного мозку, дуже розвинулися великі півкулі й кора – матеріальний носій вищої нервової діяльності.

Усі ці прогресивні зміни в будові відбулися на основі спадковості, мінливості, боротьби за існування й природного добору, під впливом соціальних чинників.

Соціальні чинники

- Основним чинником історичного розвитку людини є праця.

- Рука – не тільки орган праці, але і її продукт.

- У процесі суспільно-трудової діяльності виникли свідомість і мова.

- На зміну біологічній еволюції прийшла соціальна. Саме праця й життя в суспільстві дали людині важливу перевагу в боротьбі за існування.

- Трудові навички, мова й свідомість у спадок не передаються, усі вони розвиваються в процесі виховання людини.

Поява *Homo sapiens*. Найдавніші представники виду *Homo sapiens* з'явилися в результаті еволюції 400-250 тис. років тому (табл. 10.1). Панівною в наші дні гіпотезою походження людей є африканська, згідно з якою наш вид

з'явився в Африці і звідти поширився по всьому світу, заміщаючи існували популяції *Homo erectus* і неандертальців. Альтернативна гіпотеза називається мультирегіональною. Дані сучасної генетики підтримують африканську теорію.

Таблиця 10.1 – Порівняльна характеристика видів роду *Homo*

Види	Епоха (млн років назад)	Ареал	Середній зріст (м)	Маса тіла (кг)	Об'єм головного мозку (см ³)
<i>H. habilis</i> (Людина уміла)	2,2 – 1,6	Африка	1,0 – 1,5	33 – 55	660
<i>H. erectus</i> (Людина прямоходяча)	2 – 0,03	Африка, Евразія (Ява, Китай, Кавказ)	1,8	60	850 (ранні підвиди) – 1100 (пізні підвиди)
<i>H. rudolfensis</i> (Людина рудольфійська)	1,9	Кенія			
<i>H. georgicus</i> (Людина грузинська)	1,8	Грузія			600
<i>H. ergaster</i> (Людина працююча)	1,9 – 1,4	Південна і Східна Африка	1,9		700–850
<i>H. antecessor</i> (Людина- попередник)	1,2 – 0,8	Іспанія	1,75	90	1000
<i>H. cepranensis</i> (Людина з Чепрано)	0,9 – 0,8	Італія			1000
<i>H. heidelbergensis</i> (Гейдельберзька людина)	0,6 – 0,25	Європа, Африка, Китай	1,8	60	1100–1400
<i>H. neanderthalensis</i> (Неандерталець)	0,35 – 0,03	Європа, Західна Азія	1,6	55 – 70 (кремезні)	1200–1700
<i>H. rhodesiensis</i> (Родезійська людина)	0,3 – 0,12	Замбія			1300
<i>H. sapiens sapiens</i> (Людина розумна)	0,2 – до тепер	всюди	1,4 – 1,9	50 – 100	1000–1850
<i>H. sapiens idaltu</i> (Людина розумна найстаріша)	0,16 – 0,15	Ефіопія			1450
<i>H. floresiensis</i> (Людина флореська)	0,10 – 0,012	Індонезія	1	25	400

Найдавніші люди сучасного типу в культурному відношенні нічим не перевершували сучасних їм ранніх неандертальців з Європи. У тих і інших були приблизно однакові середньопалеолітичні кам'яні знаряддя.

Порівняння поліморфізмів мітохондріальної ДНК і датування скам'янілостей дозволяють зробити висновок, що *Homo sapiens* відбувається з Африки, де близько 200 тис. років тому жив останній загальний предок нині живих людей по жіночій лінії.

Походження рас

Раса – у фізичній антропології біологічний таксон виду «людина розумна», який відповідає підвиду тварин (породам). Визначається за фенотипом і генотипом. Традиційне фенотипове визначення раси характеризуються спільними спадковими фізичними ознаками (формою черепа; меншою мірою зростом, кольором очей та пігментацією волосся).

В цілому, раси сформувалися в епоху пізнього палеоліту (30-40 тисяч років тому), однак їх диференціювання тривала аж до неоліту (10 тисяч років тому). Походження рас пов'язано з розселенням людства по всій Землі. Приблизно 40-50 тис. років тому рівень Світового океану був на 200 м нижче сучасного. Це призводило до формування сухопутних мостів.

Новітнє визначення за генотипом трактує термін раса як сукупність певних генетичних показників, які притаманні тій чи іншій популяції. Традиційно виділяються *три великі раси: негроїдна, європеїдна і монголоїдна*. Деякі дослідники виділяють також і *австралоїдну*.

Соціальний дарвінізм – ідеологія суспільства, яка прагне застосовувати біологічні поняття дарвінізму або еволюційну теорію соціології в політиці, часто з припущенням, що конфлікт між групами в суспільстві призводить до соціального прогресу: боротьба за існування і природний добір – головна рушійна сила суспільного розвитку.

Згідно з ідеологією, закономірності природного добору і боротьби за виживання, виявлені Ч. Дарвіном в природі, поширюються на відносини в

людському суспільстві: панування правлячих класів виправдовувалося їхньою біологічною перевагою. Ця ідеологія спонукала до ідей євгеніки¹⁹, наукового расизму, імперіалізму, фашизму, нацизму, і боротьби між національними або расовими групами.

Назва «соціальний дарвінізм» є сучасною назвою, даною різним теоріям суспільства, які виникли в Англії і Сполучених Штатах в 1870-х роках, які, як стверджується, прагнули застосувати біологічні поняття в соціології та політиці. Термін соціал-дарвінізм отримав широке вживання при використанні в 1944 році виступаючи проти цих більш ранніх концепцій. Сьогодні, у зв'язку з негативними конотаціями теорії соціального дарвінізму, особливо після звірств Другої світової війни, мало хто називає себе соціальним дарвіністом, і термін здебільшого розглядається як принизливий.

Еволюція людини в майбутньому. Вважається, що в умовах сучасного суспільства (в першу чергу високого рівня розвитку медицини) вплив на еволюцію людини таких чинників, як природний відбір, хвиль чисельності та ізоляції, значно знизилося. Незмінним залишилося лише вплив мутаційного процесу. Передбачається, що у майбутньому не слід очікувати істотної зміни біологічного вигляду людини, і єдиний напрямок еволюції, в якому людина буде продовжувати еволюціонувати, це шлях з придбання резистентності до хвороб, які до сих пір призводять до летального результату.

Постлюдина – гіпотетичне зображення майбутньої людини, яка відмовилася від звичного людського вигляду в результаті впровадження передових технологій (інформатика, біотехнології, медицина). Активно використовується в науковій фантастиці. У деяких вченнях розроблявся образ досконалої людини, яка поступово повинна була позбутися таких рис, як емоції, старіння і незнання. З популяризацією поняття еволюції в 1859 році прийшло розуміння, що людина, можливо, не вершина розвитку живих істот, а проміжна

¹⁹ Євгеніка (від грец. Εὐγενής - «хорошого роду, благородний») – вчення про селекцію стосовно людини, а також про шляхи поліпшення його спадкових властивостей. Вчення було покликане боротися з явищами виродження в людському генофонді.

ланка. Ф. Ніцше²⁰ так висловив цю думку: як від мавпи походить людина, так з людини повинна відбутися надлюдина.

Питання для самоконтролю

1. В чому суть концепції абіогенезу?
2. Поясніть суть методологічних підходів генобіозу і голобіозу.
3. В чому суть концепції біогенезу?
4. Назвіть основні етапи еволюції рослинного світу.
5. Назвіть основні етапи еволюції тваринного світу.
6. Охарактеризуйте наукові гіпотези і теорії про походження людини.
7. Назвіть рушійні сили антропогенезу.
8. Яка існує гіпотеза щодо появи *Homo sapiens* ?
9. Чим характеризується традиційне фенотипове визначення раси?
10. В чому полягає еволюція людини в майбутньому?

²⁰ Ніцше Фрідріх Вільгельм (1844 – 1900) – відомий німецький філософ, психолог і класичний філолог, представник ірраціоналізму.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Голиченков В.А., Иванов Е.А., Никерясова Е.Н. Эмбриология. – М., Академия, 2004.
2. Биология (в 2-х томах) / Под ред. Ярыгина В.Н. – М., Высшая школа, 2000.
3. Гистология / Под ред. Афанасьева Ю.И., Юриной Н.А. – М., Медицина, 2002.
4. Хрисанфова Е.Н., Перевозчиков И.В., Антропология. – М., Высш. шк., 2002.
5. Хитров И.К., Саркисов Д.С., Пальцев М.А. Руководство по общей патологии человека. – М., Медицина, 1999.
6. Светлов П.Г. Теория критических периодов развития и ее значение для понимания принципов действия среды на онтогенез / П.Г. Светлов // Вопр. цитологии и общей физиологии. – М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1966. – С. 263-274.
7. Афанасьев Ю.И., Юрина Н.А., Котовский Е.Ф. и др. Гистология, цитология и эмбриология. – М.: Медицина, 2002.
8. Белоусов Л.В. Введение в общую эмбриологию. – М.: Медицина, 1980.
9. Гилберт С. Биология развития, тт. 1–3. М., 1993, 1994, 1995
10. Голиченков В.А. Биология развития. – М., Изд-во МГУ, 1991.
11. Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. – М., Изд-во МГУ, 1987.
12. Гойда Е.А. Биофизические аспекты раннего онтогенеза животных. – К.: Наукова Думка, 1993.
13. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – М.: Мир, 1986.