

Ніжинський державний університет
імені Миколи Гоголя

Л. П. Кузьменко

ЕВОЛЮЦІЙНА БІОЛОГІЯ

Конспект лекцій

Ніжин
2020

УДК 57.01(075)
К89

Рекомендовано Вченою радою
Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя
(НДУ ім. М. Гоголя)
Протокол № 12 від 24.05.2020 р.

Рецензенти:

Кучменко Олена Борисівна – професорка кафедри біології НДУ
ім. М. Гоголя, доктор біологічних наук;

Гавій Валентина Миколаївна – доцентка кафедри біології НДУ
ім. М. Гоголя, кандидат біологічних наук

Кузьменко Л. П.

К89 Еволюційна біологія: конспект лекцій. Ніжин: НДУ ім. М. Гоголя,
2020. 138 с.

Конспект лекцій з курсу "Еволюційна біологія" призначено для студентів-біологів денної та заочної форм навчання, магістрів спеціальності біологія факультету природничо-географічних і точних наук, а також може бути використаний вчителями та учнями гімназій і ліцеїв із поглибленим вивченням біології.

УДК 57.01(075)

© Л. П. Кузьменко, 2020

© НДУ ім. М. Гоголя, 2020

ПЕРЕДМОВА

Вивчення біологічних наук сьогодні відбувається семимильними кроками, особливо це стосується еволюційної біології. Більшість людей вважають еволюцію досить повільним процесом, який відбувався колись досить давно, і добре вивчати його, напевно, потрібно, проте особливого сенсу в цьому вивченні не бачать. Варто зазначити, що, дійсно, еволюційні процеси здебільшого є досить повільними, проте не завжди. Сьогодні є велика кількість прикладів, які досить добре вивчені науковцями, коли еволюція відбувається у нас на очах, досить стрімко і не завжди так, як нам би цього хотілося.

Вивченням еволюційних процесів живих організмів на Землі займається еволюційна біологія. Це дуже важливі питання, дослідження яких завжди цікавило людей і в першу чергу науковців. Саме для полегшення студентам-біологам вивчення еволюційних процесів і виникла ідея написання цього посібника. У даному посібнику ми намагалися виділити основне, а також висвітлити сучасні досягнення в галузі еволюційної біології.

Сенсаційні відкриття відбуваються чи не кожного місяця. Саме тому в посібнику багато посилань до інтернет-джерел, де викладена найсучасніша інформація. Видання гарно ілюстроване, що допомагає сприйняттю інформації.

Пропонований посібник не виключає потреби користуватися підручниками з еволюційної біології та еволюційного вчення, проте містить певний фактичний матеріал, який мало або й зовсім не висвітлений у вітчизняній літературі. Історичний аспект у даному посібнику майже не висвітлюється, тому для ознайомлення з питаннями історичного характеру пропонуємо звернутися до підручників "Дарвінізм" та посібника "Історія розвитку еволюційних ідей у біології" (автор Л. П. Кузьменко).

Усі побажання та зауваження щодо посібника просимо надсилати на електронну адресу: kuzmenko.lp2017@gmail.com.

"Ніщо в біології не має сенсу, окрім як у світлі еволюції."

Феодосій Добжанський

ЛЕКЦІЯ 1. Еволюційна біологія сьогодні

1. Що вивчає еволюційна біологія, еволюція серед нас.
2. Коротка історична довідка розвитку еволюційних ідей у біології.

1. Що вивчає еволюційна біологія, еволюція серед нас

Ви, напевно, знаєте, що впродовж останніх шістдесяти років біологія розвивається дуже стрімкими темпами. Чергова революція в біології розпочалася у 50–60-х рр. ХХ ст., коли після тривалих зусиль вчені нарешті збагнули матеріальну природу спадковості. Розшифрування структури ДНК і генетичного коду спочатку науковці сприйняли, як розкриття Головної Таємниці Життя, справжню перемогу. В певному сенсі все так і було, проте історія біології показала, що це далеко не остаточні відповіді на запитання, як сподівалися. Так, таємні двері відчинені, але за ними ще більші лабіринти невідомого, і за кожним поворотом – нові таємниці та загадки. Потік нових відкриттів вражає. Теоретики не встигають осмислити нові факти просто тому, що вони дуже стрімко накопичуються. Багато відкриттів виявилися неочікуваними і для вчених. Цілісного розуміння феномену Життя поки немає, єдиної теорії також. Проте і сказати, що ми повністю заблукали у лабіринті знань, теж не можна. Просто експериментаторів теоретикам поки що наздогнати не до снаги. Проте з часом це буде обов'язково.

Найважливіші події в історії біології:

- 1859 р. Теорія еволюції шляхом природного добору.
- 1900–1910 рр. Класична генетика, хромосомна теорія спадковості. Спочатку генетика розвивалася, як "неслухняна донька біології".
- 1930-ті рр. Протиріччя між генетикою і дарвінізмом успішно розв'язане. Сформувалася генетична, вона ж синтетична теорія еволюції (СТЕ).
- 1950–1960-ті рр. Відкриття матеріальної природи спадковості та мінливості: структура ДНК, реплікація, транскрипція, трансляція, генетичний код.

Біологічна еволюція – це історичний процес адаптивних перетворень живої природи на різних рівнях її організації, що характеризується незворотністю і загальною прогресивною спрямованістю.

Скоріше за все, еволюція – це процес у цілому закономірний і визначений, проте в деталях – випадковий. Передбачити хід еволюції можна лише у загальних рисах. У еволюції відсутні чіткі закони, як в математиці чи фізиці. У неї є лише набір закономірностей і правил, кожне з яких має безліч винятків. Найважливішими закономірностями біологічної еволюції є наступні "правила":

- ❖ ***Загальна спрямованість від простого до складного.*** Хоча до цього часу збереглися і процвітають такі примітивні форми життя, як бактерії, ніхто не буде заперечувати, що в біосфері йде поступова поява та накопичення все більш складних організмів. Часто ускладнення організації є вигідним, оскільки веде до підвищення інтенсивності обміну речовин. Це дозволяє більш складним організмам займати домінуюче положення в угрупованнях, витісняючи примітивних предків у менш привабливі ніші. Саме тому вигляд біосфери визначається, в основному, високоорганізованими тваринами і рослинами. І це незважаючи на те, що і за чисельністю, і за масою бактерії явно переважають. Ріст біорізноманіття в цілому має адаптивний, тобто накопичувальний характер, нове, як правило, додається до старого, а не витісняє його.
- ❖ ***Зростання стійкості і пристосованості живих систем.*** Усі еволюційні лінії, існують сьогодні, в процесі свого розвитку пройшли низку екологічних криз, катастроф і масових вимирань. Ті групи, які не змогли пристосуватися до умов, що змінюються, давно вимерли. Стійкі, пластичні лінії поступово накопичувалися в біосфері. Це підкреслює той факт, що з часом середня тривалість існування видів, родів, родин неухильно зростала. Тому сьогодні біосферу населяють найбільш стійкі і пластичні форми життя з тих, що будь-коли існували.
- ❖ ***Зростання ефективності і безвідходності біогеохімічного колообігу.*** Зі зростанням складності і досконалості організмів та їх угруповань неминуче зростає ефективність глобального колообігу речовин, у якому біосфера відіграє найважливішу роль і який визначає "обличчя" нашої планети. Наприклад, найскладніше і найдосконаліше угруповання – тропічний ліс – не лише досить швидко "прокручує" через себе величезну кількість речовин і енергії, а й практично не продукує ніяких відходів. Там не формується навіть підстилка з листя та інших відмерлих частин рослин – усе досить швидко переробляється грибами, бактеріями, безхребетними і повертається до колообігу. Інакше функціонували давні кам'яновугільні ліси. Через недосконалу структуру угруповання величезна маса відмерлої деревини накопичувалася, формуючи поклади кам'яного вугілля. В результаті, так необхідний для життя вуглець незворотно виводився з глобального колообігу. Зростання безвідходності помітне і в еволюції організмів. У вищих рослин і тварин постійно зростає тривалість життя, розвивається турбота про нащадків, що дозволяє знизити рівень народжуваності, тобто призводить до меншої загибелі нащадків.

Еволюція серед нас.

Однією з цікавих еволюційних подій сучасності є виникнення стійкості до отрути у миші хатньої. Найбільш розповсюдженою отрутою для усіх мишей, окрім миші алжирської, є варфарин. Батьківщиною миші алжирської є Північна Африка. Вона у природі ніколи не перетиналася з мишею хатньою, однак разом із різноманітними товарами вона потрапила до Європи, де обидва види гібридизувалися. Ця подія стала надзвичайно вдалою для миші хатньої, оскільки дала їй можливість отримати гени стійкості до мишачої отрути. Цей випадок належить до гібридаційних еволюційних подій.

Жук кукурудзяний західний отримав нові гени шляхом класичного дарвінівського процесу добору. Причому часом відліку цього еволюційного процесу слід вважати середину 1990-х рр., коли у США розпочали широкомасштабне впровадження трансгенної кукурудзи. У геном кукурудзи було введено бактеріальний ген, який відповідальний за синтез bt-токсину, смертельного для комах. Ця біотехнологія виявилася настільки прогресивною, що цілком усунула проблему ушкодження кукурудзи цим жуком. Однак цій комасі знадобилося 15 років, аби розвинути стійкість до дії bt-токсину. Воістину стрімка еволюція!

У 1935 р. ропуху агу завезли в Австралію для боротьби з місцевим жуком, який шкодив плантаціям цукрової тростини. Проте, не зустрівши природних ворогів, ага почала швидко розмножуватися та надзвичайно швидко розповсюджуватися, знищуючи місцеві види безхребетних. Згодом вчені помітили, що ропухи змінилися – еволюціонували: вони стали прудкішими, більш витривалими, у них видовжилися кінцівки, але попри те у них зросла смертність.

Еволюціонує також поведінка собак у ритмі великого мегаполісу. Собаки, випрошуючи їжу, з легкістю розпізнають людей, які потенційно можуть їх підгодувати, й уникають тих, хто може досить агресивно поставитися до них. Проте найбільш вражаючою є здатність московських собак користуватися метро! Собаки добре знають усі станції в межах їх території, утримуючи в мозку план надземної частини території та зіставляючи його з підземкою. Таким чином, вони з легкістю переміщаються в межах володінь своєї зграї, використовуючи поїзди метрополітену.

Гадаєте, еволюція відбувається десь там, далеко в природі? Ви глибоко помиляєтеся! Еволюція йде у нас самих! Цікавий випадок адаптації до дії радіації виявлено у людей. Дослідження стосувалося лікарів-рентгенологів. Виявилось, що в їх крові наявний вищий за норму рівень пероксиду водню, а це ознака потенційного розвитку онкологічного захворювання. Проте дослідження виявило, що у відповідь на надмірний рівень пероксиду сформувалася адаптація – надлишкова продукція антиоксиданту глутадіону, який відповідає за захист клітин. Таким

чином, людський організм розвинув механізми на радіаційну загрозу в роботі лікарів, активувавши клітинні механізми захисту.

У 2018 р. подружжя Грант в результаті своїх 40-річних досліджень на Галапагоських островах зареєстрували гібридне видоутворення нового виду в'юрка. На острів Дафна випадково залетів молодий самець з іншого острова (за 100 км), він спарувався з самкою місцевого виду в'юрків, один з синів мав нащадків з самкою місцевого виду, і це дало початок новому виду. Далі в'юрки спарювалися з особинами свого виду. У нащадків з'явилися нові морфологічні особливості: форма і розміри дзьоба, власна шлюбна пісня, і вони зайняли власну екологічну нішу, що свідчить про швидкі темпи еволюції.

Вчені вивчали ізольовану популяцію метеликів на галявині у штаті Невада. В результаті постійного викошування трави метелики перейшли до харчування новим видом рослин – ланцетовидним подорожником, чисельність якого збільшилася. Проте, коли господар ділянки помер, землю продали, умови змінилися і подорожник виявився затіненим, що відповідно призвело до вимирання метеликів. Це ще один приклад швидкої еволюційної події.

2. Коротка історична довідка розвитку еволюційних ідей у біології

Час від часу людство звертало увагу на світ довкола, який спочатку здавався незмінним. Качка залишалася качкою, і було б дуже дивно, якби вона перетворилася на щось інше.

Час від часу вчені починали сперечатися з приводу сенсу усього живого. Аристотель був категорично не згоден зі своїм вчителем Платоном, який вважав суть речей постійною й обумовленою згори Великим Творцем. Аристотель заперечував такий зовнішній вплив, і вважав, що суть качки в ній самій.

Античні мислителі вважали світ незмінним. Люди бачили, як рухаються сонце, зірки. Старе вмирає, а нове народжується, але все просто повторюється знову і знову. Люди вирішили, що сенс світу – у циклічному русі.

Потім настали темні часи Середньовіччя, коли наука була цілком залежна від релігії, зокрема християнства. Студенти гаряче сперечалися про те, що мав на увазі Ісус. Судження античних греків про природу сприймалися як абсолютна істина, яка не вимагає доказів. Проте погляди на світ все ж змінилися. За Біблією, священною книгою християн, світ мав початок і йому пророчили кінець. Повернення світу до початку не передбачалося у жодній зі священних книг. Наявність у християнському світогляді розуміння початку і кінця було прогресом у порівнянні з поглядами античного світу.

Довгий час це нікого не хвилювало, люди не помічали цієї відмінності, і взагалі, у середні віки природа мало кого цікавила. Більшість людей просто виживали, мало читали, ще менше писали. Незначна кількість студентів концентрувала

свою увагу на величі Бога, і коли цікавилися природою, то лише щоб ще раз переконатися у величі Творця.

Потім, на щастя, тісні кордони середньовічної Європи звалилися і люди побачили величезний невідомий світ. Вони почали подорожувати, досліджувати і навчатися. Нові знання породили нові світоглядні ідеї.

Виявилось, що тваринний і рослинний світ Землі набагато більший і різноманітніший, ніж вважали раніше, причому кожен живий організм дивним чином пристосований до життя в певному середовищі. Почали з'являтися сумніви щодо того, як на ковчезі, побудованому Ноем, помістилися усі ці різні творіння.

Згодом відбулося відкриття нового невідомого раніше світу. Завдяки мікроскопу, винайденому *Антоні Левенгуком*, перед здивованими біологами відкрився світ мікроорганізмів, про них зовсім не згадувалося у Святому Писанні.

Далі відкриття ще одного світу – світу викопних істот. А це означало, що Земля не завжди була такою, як сьогодні.

Змінилося й уявлення про Бога. Коли раніше Бога вважали творцем, що власноруч створював кожен живу істоту на Землі, то тепер теологи розглядали Бога як першоджерело живої природи. Богу вже не варто було щодня власноруч творити. Достатньо лише одного поштовху – і природа буде розвиватися відповідно до законів божих. А це давало можливість вивчати закони її розвитку.

На початку XVIII ст. епіцентром нових ідей у біології став Париж, а саме Королівський сад, згодом його перейменують у Музей природознавства. У стінах цього закладу працювали всесвітньовідомі вчені: Жорж Бюффон, Жорж Кюв'є, Жан Батіст Ламарк, Жоффруа Сент-Ілер.

Жорж Бюффон



Жорж Луї Леклерк, відомий під ім'ям графа Бюффона, народився у 1707 р. у заможній аристократичній сім'ї. Навчався в Англії, де молодого студента вразили роботи І. Ньютона. Хоча Бюффон не був професійним біологом, він був призначений суперінтендантом Королівського саду. Нова робота захопила Бюффона. Він вирішив "ньютонізувати" біологію і зайнявся написанням "Енциклопедії природознавства" (36 томів).

В енциклопедії Бюффона відображені не лише власні ідеї, які часто радикально змінювалися, а й основні філософські течії у науці та суспільстві. У перших томах Бюффон заперечує існування видів, у природі існують лише індивіди. Він намагався привести у відповідність із законами фізики Ньютона закони біології.

У роботах Бюффона помітна тогочасна тенденція класифікувати види на основі окремих, випадково підібраних ознак. Наука того часу недалеко відійшла

від споглядальної біології Аристотеля. Бюффон гостро критикував свого сучасника шведського ботаніка Карла Ліннея. Лінней розробив свою систему класифікації видів, яку Бюффон презирливо називав номенклатурою.

У пізніх томах енциклопедії Бюффона несподівано з'явилися види без будь-яких пояснень із боку автора. Просто вже не було сенсу заперечувати зручність та наочність "номенклатурної" класифікації. У той же час Бюффон закладає основи порівняльної анатомії. Він виявляє вражаючу схожість у внутрішній будові організмів і робить висновок про існування всередині кожного організму своєрідного загального стрижня, навколо якого і відбувається ембріональний розвиток. Як і Аристотель, Бюффон передбачає існування у організмів внутрішнього коду розвитку.

Працюючи з колекційним матеріалом, привезеним мандрівниками з різних куточків світу, Бюффон помічає схожість між організмами, які живуть в однакових кліматичних умовах. Він припускає, що клімат впливає на види, примушуючи їх змінюватися подібним чином.

В еволюційних поглядах Бюффона головну роль відіграє дегенерація, або регрес. Оскільки Бог створив досконалий світ, будь-які зміни можливі лише в бік погіршення. Найкращими його прикладами були осел і мавпа, які виникли в результаті деградації коня і людини відповідно. Цілком очевидно, що це не пішло їм на користь. Еволюція, на думку Бюффона, – це виродження.

Бюффон нагадує людину, яка стає навшпиньки, щоб зазирнути за огорожу, проте так і не наважується через неї перестрибнути. Врешті він повертається до постійності видів. Види можуть змінюватися, але у незначному діапазоні. Бюффон наводить докази того, що утворення видів неможливе. По-перше, впродовж усієї історії не з'явився жоден новий вид. По-друге, відсутність проміжних форм. У природі, вважає Бюффон, мало б існувати безліч перехідних форм між існуючими видами. І останнє, у більшості випадків міжвидової гібридизації з'являлися нежиттєздатні або безплідні організми, що вказувало на безперспективність появи нових видів.

За іронією долі докази Бюффона лише стимулювали розвиток еволюційних ідей у біології. Багато запитань, поставлених Бюффоном, вимагали відповіді, і переконливі відповіді були знайдені лише згодом.

Жан Батист Ламарк

Першим, хто відкрито заявив про змінність видів, був протеже Бюффона – Жан Батист Ламарк. Він був одинадцятим дитиною у благородній, але збіднілій родині військових. Мрія дитинства Ламарка про військові подвиги, хоча і була примарною, все-таки здійснилася. Він служив у армії і брав участь у Семирічній війні. Проте після закінчення війни не захотів продовжувати службу в армії, і на

те були свої причини. Ламарк повернувся до Парижа і захопився вивченням ботаніки. Результатом ботанічних досліджень стала його робота *"Флора Франції"*. Це був перший у світі визначник рослин, побудований за принципом теза-антитеза.



Варто згадати, що і сьогодні усі визначники, і не тільки ботанічні, побудовані за цим же принципом. Цю роботу фахівці назвали згодом "даром Ламарка нації".

На дослідження Ламарка звернув увагу Ж. Бюффон і в подальшому усіляко допомагав йому. За протекцією Бюффона Ламарк отримав скромно оплачувану посаду асистента у відділі ботаніки Музею природознавства, де пропрацював 5 років. Після смерті Ж. Бюффона Ламарк втратив цю посаду. Після французької буржуазної революції, яка зазнала поразки, Ламарку запропонували працювати на кафедрі дрібних тварин, червів та комах. Конкуренції на цю посаду не було, оскільки в той час дані об'єкти вивчення не були цікавими дослідникам. У систематиці безхребетних тоді був цілковитий безлад. Ламарк з властивим йому ентузіазмом приступив до роботи. Саме він запропонував поділ тварин на безхребетних та хребетних, а також розробив класифікацію безхребетних, якою користуються і сьогодні для деяких груп тварин. Ламарк вперше звернув увагу вчених на надзвичайну важливість безхребетних у природі. Вчений викладав студентам зоологію безхребетних.

Найповніше еволюційні погляди Ламарка викладені у роботі *"Філософія зоології"*. Цікавим є той факт, що ця праця вийшла у 1809 р., у рік народження Ч. Дарвіна. В *"Філософії зоології"* автор вперше у систематичній формі виклав погляди на суть і причини еволюції. Погляди Ламарка – **це перша глибоко продумана і відносно цілісна концепція еволюції**.

Основою еволюційної концепції вченого є таке положення: просторові і тимчасові величини завжди відносні, і варто людині глибше проїнятися цією істиною, як вона стане уважнішою до своїх суджень про сталість речей у природі.

Ж. Ламарк був прихильником філософської концепції "теорія флюїдів", відповідно до якої тіла діють одне на одне через проникнення флюїдів, що призводить до зміни окремих структур тіла. Ця теорія узгоджувалася з уявленнями деїстів. Деїсти визнавали Бога першопричиною світу, але заперечували його втручання у явища природи і хід суспільних подій. Бог створив, а далі матерія розвивалася за своїми природними законами.

Ж. Б. Ламарк увійшов в історію науки як великий вчений, **що вперше зробив спробу** створити еволюційну концепцію.

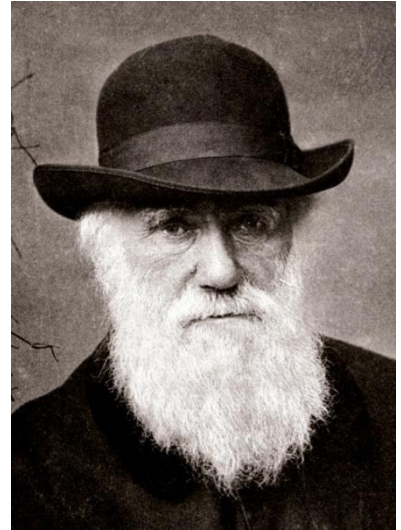
Чарльз Дарвін говорив про Ж. Ламарка: "Йому належить велика заслуга: він першим зосередив загальну увагу на ймовірності припущення, що всі зміни в органічному світі, як і в неорганічному, відбуваються на основі законів природи, а не внаслідок чудесного втручання".

Настійливо рекомендуємо прочитати:

<https://www.litmir.co/br/?b=237652&p=1> В. Корсунская "Подвиг жизни шевалье де Ламарка"

Чарльз Дарвін

Чарльз Роберт Дарвін народився 12 лютого 1809 р. у місті Шрюсбері (Англія) у сім'ї лікаря. З дитинства захоплювався вивченням природи, любив полювання. Дідом Чарльза був Еразм Дарвін – натурфілософ, лікар, поет, автор багатьох трансформістських творів. Дід помер до народження онука, і навряд чи його праці суттєво вплинули на Чарльза та його світогляд. Але ім'я діда сприяло тому, що майбутній вчений із ранніх років міг бути у товаристві відомих англійських натуралістів.



Сім'я Дарвіна впродовж багатьох поколінь підтримувала дружні стосунки з сім'єю власника відомого у світі фарфорового заводу Веджвудів. Дідом Чарльза з боку матері був засновник цього заводу. Чарльз Дарвін одружився зі своєю кузиною Еммою Веджвуд, саме завдяки прибуткам від фарфорової фабрики Ч. Дарвін мав можливість бути незалежним і повністю присвятити себе науці.

Ч. Дарвін не був блискучим учнем у школі, але вже тоді почав подорожувати і збирати колекції. Після закінчення школи він вступив на медичний факультет Единбурзького університету (1825 р.), а згодом, за порадою батька, переходить на богословський факультет Кембриджського університету (1831 р.), де отримує ступінь бакалавра. Дарвін готується стати пастором.

Уже в юнацькому віці Дарвін мав якості, необхідні для вченого: спостережливість і здатність до узагальнення. Натуралістичну освіту він отримує самостійно, під керівництвом ботаніка Джона Генсло, геолога Адама Седжвіка.

На початку 1831 р. Ч. Дарвін здійснив разом з професором А. Седжвіком тривалу геологічну екскурсію до Північного Уельсу, де навчився розумітися на геології цілої країни.

У вересні 1831 р., за рекомендацією професора Генсло, Дарвіна було зараховано до складу екіпажу компаньйоном капітана британського військового корабля "Бігль". "Ця мандрівка була найважливішою подією у моєму житті", – писав Ч. Дарвін. З п'яти років подорожі три роки Дарвін провів на березі і двічі перетнув Південну Америку. Під час подорожі був зібраний

великий фактичний матеріал, узагальнення якого привело до висновків, що змінили його світогляд.

Після повернення на батьківщину Дарвін впродовж багатьох років опрацьовував зібраний матеріал і все більше переконувався в необхідності обґрунтування еволюційної ідеї. "Так поступово закрадалася у мою душу зневіра, і, врешті, я став зовсім невіруючим", – писав він.

Своє еволюційне вчення Ч. Дарвін створював впродовж багатьох років скрупульозного аналізу зібраних ним матеріалів, літератури і т. д. Проте вчений не поспішав публікувати роботу з еволюції. Він розумів, що ідея нова і дехто може назвати її безглуздою. Дарвін бачив і розумів спільність своїх поглядів з Ж. Ламарком, але вбачав і його помилки: прагнення до прогресу, пристосування внаслідок повільно діючої волі, бачив, що у Ламарка бракує доказів. Дарвін продовжував збирати фактичний матеріал, щоб переконливо довести свої ідеї.

Згодом Ч. Дарвін перевіряв свої еволюційні погляди на масовому матеріалі з селекції голубів. Для цього він розводив породистих голубів, порівнював отримані результати з даними інших любителів і переконався, що усі голуби мали спільного предка – скелястого голуба (*Columba livia*), а 150 сучасних порід голубів є результатом штучного добору.

Професор Лайель пропонував Дарвіну опублікувати роботу, але той відмовився. Причиною опублікування ідей Ч. Дарвіна послужила подія, яка нечасто трапляється в історії фундаментальних наук.

У 1858 р. Дарвін отримав рукопис статті свого співвітчизника – молодого вченого *Альфреда Уоллеса* під назвою "Про схильність різновидів безмежно віддалятися від їхнього первісного виду" з проханням написати рецензію. Звичайно, Дарвін дав позитивну рецензію. Автор у своїй роботі висував дуже близькі Дарвіну ідеї про боротьбу за існування і природний добір як причини еволюції, а також трактував видоутворення як розходження форм від одного предка. Згодом Ч. Дарвін написав: "Я ніколи не бачив такого вражаючого збігу, коли б Уоллес прочитав рукопис моєї роботи, він не зміг би зробити кращого короткого резюме".

За вимогою друзів Ч. Лайеля і Дж. Гукера на засіданні Ліннейвського товариства було зроблено доповіді основних положень статей Дарвіна і Уоллеса про історичний розвиток організмів, а потім опубліковано у журналі (1858 р.). Цей рік можна вважати роком народження еволюційної теорії.

Погляди Ч. Дарвіна й А. Уоллеса збігалися, крім питання штучного добору. Цей факт послужив основою для обговорення питання про пріоритет створення еволюційного вчення. Сам Уоллес писав: "Я завжди визнаю, що Дарвін почав займатися цим питанням раніше, отож виконання складного

завдання – викладення походження видів – на мою долю не випало". Пізніше Уоллес підкреслював пріоритет Ч. Дарвіна, опублікувавши у 1875 р. книгу під назвою "Дарвінізм" (звідки й пішла назва теорії).

У 1859 р. вийшла у світ робота Ч. Дарвіна "Походження видів шляхом природного добору, або збереження сприятливих порід у боротьбі за життя". Видання накладом 1250 екземплярів було продано за один день – це безпрецедентна подія в історії книгодрукування.

Статті Ч. Дарвіна й А. Уоллеса, опубліковані у журналі, не привернули належної уваги, а видана книга раптом набула такого визнання. За життя Дарвіна книга 6 разів перевидавалася.

У 1868 р. Дарвін видав другу фундаментальну працю з питань еволюції "Зміна домашніх тварин і культурних рослин". У ній описано численні породи тварин і сорти рослин, встановлено їх дикий предок, показано зміни, які відбулися з ними під дією штучного добору.

Нарешті, у 1871 р. вийшло третє фундаментальне видання Дарвіна "Походження людини і статевий добір", у якому вперше в історії була зроблена спроба науково обґрунтувати природне походження людини, вказавши низку спільних ознак з вищими мавпами та іншими ссавцями.

Маловідомо, що Дарвін був тяжкохворою людиною майже впродовж усього життя. Хвороба почала проявлятися у 27-річному віці, після повернення з мандрівки. В автобіографії Ч. Дарвін згадував: "Моє здоров'я завжди страждало від будь-якого збудження – у мене починалися напади сильного тремтіння і блювоти. Тому впродовж багатьох років я вимушений був рішуче відмовитися від усіх званих обідів. Здоров'я моє було настільки поганим, що коли помер мій батько, я не зміг бути присутнім на його похоронах".

Діагноз хвороби Дарвіна був встановлений через 125 років після його смерті. За щоденниками і скаргами було встановлено, що це хвороба Чагаса: серцево-судинна форма хвороби, яка супроводжується підвищеним серцебиттям, задишкою, болями, слабкістю. На Міжнародному конгресі, присвяченому 50-річчю відкриття хвороби Чагаса, паразитолог С. Адлер повідомив, що в Чілі, в районі міста Мендози, відкрито осередок хвороби Чагаса. Під час зупинки в Чілі, у березні 1825 р., Дарвін здійснив похід через Кордильєри і ночував у селі поблизу м. Мендози. Він писав: "Вночі я зазнав нападу великого чорного клопа з роду *Reduvius*. Було дуже неприємним його повзання по тілу. Його укуси не викликали ніякого болю, за 10 хвилин тіло комахи перетворилося на кулю".

У 1909 р. лікар Чагас описав хворобу, яку спричинюють одноклітинні джгутиконосці-трипаносоми. Переносником цієї хвороби був синантропний клоп редувій. Клоп кусає в губи, тому його називають – "цілувальний". Перебіг хвороби гострий або хронічний. У Дарвіна був хронічний.

Сьогодні небагато наукових теорій, ставлення до якої було б настільки емоційним, як до теорії еволюції. Вихід у світ славнозвісної роботи Чарльза Дарвіна "Походження видів шляхом природного добору" викликав потужну хвилю докорів та нищівної критики. Багато друзів Дарвіна стали його ворогами.

І хоча сьогодні ХХІ ст., ситуація лишається проблемною. В першу чергу для людей далеких від науки. На жаль, до цього часу християнські фундаменталісти і керівники деяких країн дозволяють собі заявляти про заборону вивчення робіт Ч. Дарвіна в школах, забуваючи, звісно, про визнання усім світом його теорії, яка перевернула науку і наші погляди на світ. До цього часу деякі люди ставлять запитання: "Невже людина походить від мавпи?"

Чому ж теорія еволюції впродовж уже багатьох років не дає спокою людям? Чому стільки далеких від науки людей вважають своїм обов'язком проклинати або захищати її? Наприклад, теорія Великого вибуху також заперечує біблійний міф про створення Всесвіту, проте ніде релігійні фундаменталісти не чіпляють листівок із закликом бойкотувати наукові заклади, у яких вивчається та викладається ця теорія.

Напевно, теорія еволюції Дарвіна, була так болісно сприйнята в суспільстві з двох причин. По-перше, люди ставляться до еволюції, як до чогось дуже вже особистого. В ній зачіпається те, що стосується кожного з нас. Загальновідомо, що наші предки колись були значно примітивніші за нас і зовсім не схожі на вінець творіння, яким багато хто себе хоче бачити. По-друге, теорія Дарвіна цілком доступна для розуміння будь-якій людині. Вона настільки проста й елегантна, що хто з нею знайомиться, може вигукнути слова, які свого часу сказав відомий вчений Томас Гекслі: "Дивно, як я сам до цього не додумався!" Чи багато Ви знаєте наукових теорій, які можуть бути такими ж зрозумілими широкому загалу? Багатьом із нас важко буде сперечатися з приводу фізичних законів Ньютона або дискутувати з приводу теорії відносності Ейнштейна лише тому, що не фахівцю важко розібратися в математичних формулюваннях.

Оскільки теорія Дарвіна на містить статистичної обробки даних (Дарвін не був сильним математиком), деякі вчені до цього часу говорять про те, що це не зовсім наукова теорія. Один із прихильників дарвінізму, Ернст Майр, описував "Походження видів" як тривалу суперечку автора з самим собою, що більше нагадує стиль адвоката, ніж чітке викладення наукових фактів. Без чітких і переконливих наукових доказів теорія еволюції Дарвіна виглядала занадто науково-популярною і відкритою для критики.

Проте, не зважаючи ні на що теорія є істинною і, безперечно, витримала і шквал критики, і перевірку часом, і банальну лайку. В цьому і є сила теорії!

Більше читайте чи перегляньте на цю тему в Інтернеті:

- <https://www.youtube.com/watch?v=G0XbA5yaOu0> *Лекція О. Маркова "Что такое эволюция и как ее изучают";*
- <http://agre.festivalnauki.ru/video/74270> *Лекція О. Маркова "Новые открытия в эволюционной биологии".*

ЛЕКЦІЯ 2. Походження життя на Землі

1. Гіпотеза креаціонізму.
2. Історія розвитку і формування гіпотези самозародження життя (абіогенезу).
3. Гіпотеза панспермії.

1. Гіпотеза креаціонізму

Наука не в стані заперечити ідею божественного сотворіння Всесвіту. За цією гіпотезою, життя виникло в результаті надприродної події у минулому. ***Віра визнає речі, які не мають наукових доказів.***

Процес божественного творіння світу розуміється як такий, що мав місце ***один раз*** і тому недоступний для спостереження. Цього досить, щоб винести це за рамки наукового дослідження. Наука займається такими явищами, які підлягають спостереженню, а тому ця гіпотеза ніколи не зможе бути ***ні доведена, ні спростована.***

2. Історія розвитку і формування гіпотези самозародження життя (абіогенезу)

Наші давні пращури навіть не підозрювали, що питання про походження живого з неживого може бути серйозною проблемою для нащадків. Для них все довкола було живим: сонце і повітря, річки і гори, море і хмари. Вчені Античності та Середньовіччя не бачили принципової різниці між живим та неживим.

Гіпотеза про самозародження життя була поширена ще у Давньому Китаї, Вавилоні, Єгипті як альтернатива креаціонізму.

Аристотель писав, що жаби і комахи з'являються з вологого ґрунту, інші автори (Демокріт, Емпедокл) стверджували, що у стоячих водоймах зароджуються черви і водорості, а у зіпсованому м'ясі – мухи, на підводному камінні та днищах кораблів – молюски. Потужна "животворна сила" пронизує весь світ, вона і примушує неживу матерію породжувати живу. Це вчення – віталізм – не протирічало біблійній версії космогенезу.

Ван Гельмонт (1579–1644) описав експеримент, у якому за три тижні створив мишей (рис. 1). Для цього він використав брудну сорочку, темну шафу і пшеницю. Обов'язковим компонентом у процесі виникнення мишей він вважав людський піт.

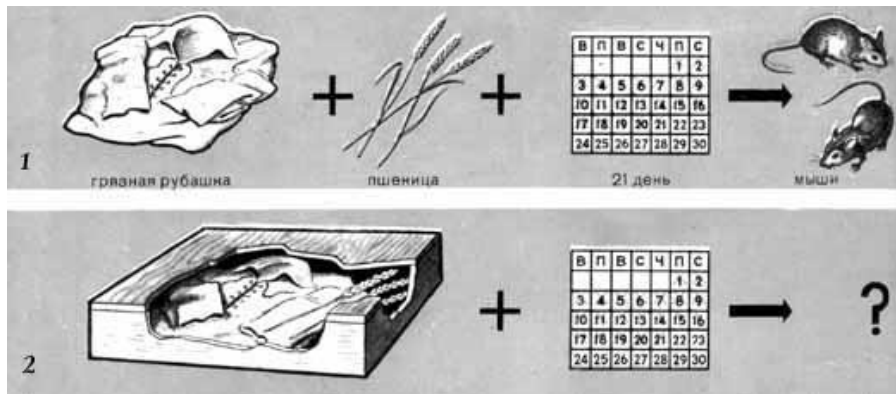


Рис. 1. Експеримент Ван Гельмонта

Першим у самозародженні живого засумнівався італієць **Франческо Реді**, стверджуючи, що живий організм походить від іншого живого організму. У 1668 р. Реді провів геніально простий дослід, який *заперечував самозародження життя*. Він помістив у скляні банки мертвих змій (рис. 2), одні банки лишалися відкритими, а інші він закрив серпанком. Відповідно в одні банки мухи залітали, відкладали яйця і розвиток личинок відбувався за сприятливих умов. А у банках, закритих серпанком, яйця мухи відкладали на серпанок і відповідно ні личинки, ні мухи не з'явилися. Так просто, вперше було експериментально доведено, що мухи не самозароджуються, а розмножуються.

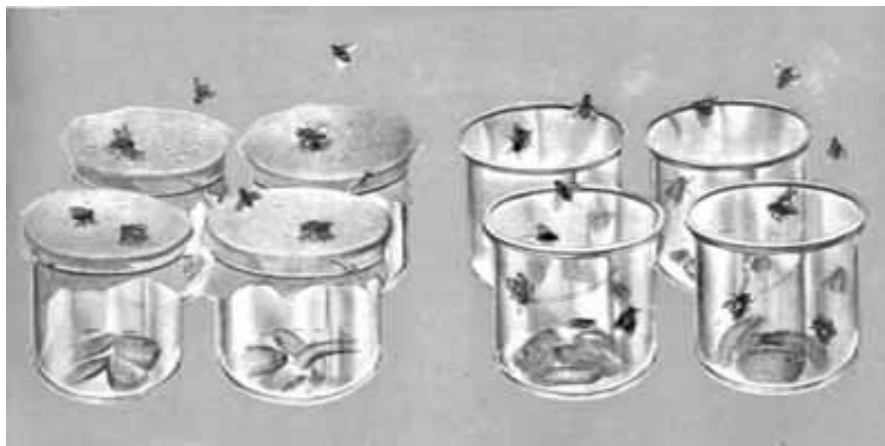


Рис. 2. Дослід Франческо Реді

У XVIII ст. теорію самозародження життя захищали віталісти: Г. Лейбніц, Ж. Бюффон, Дж. Нідхем. Допускали самозародження життя Е. Дарвін, Ж. Ламарк.

Винайдення мікроскопа відкрило мікросвіт. **Дж. Нідхем** (ірландський абат) прокип'ятив м'ясний бульйон у закритій посудині, і через деякий час там були виявлені мікроорганізми, бульйон став мутним. Здавалося, самозародження бактерій було доведено.

Проте італійський абат, математик та натураліст *Ладзаро Спалланцані* прокип'ятив м'ясний бульйон близько 1 години і запаяв витягнуте горло колби. У *запаяній колбі* мікроорганізми не виникали, бульйон не мутнів.

Віталісти висловили припущення, що тривале кип'ятіння вбиває "життєву силу", яка не може проникнути у запаяну колбу.

Наукова суперечка між абатами мала і практичну користь. Про досліди Спалланцані дізнався французький повар Ніколя Аппер. Він зовсім не розумівся на мікроорганізмах, походженні життя, віталізмі, проте гарно розумівся на м'ясних підливах і бульйонах, які Спалланцані використовував як поживне середовище. Саме в цей час Наполеон був стурбований питанням постачання армії харчами. Військова кухня вимушена була вести за собою цілі стада тварин, грабувати населення, а це, на думку воєначальника, ненадійні та незручні способи. На прохання Наполеона була оголошена премія у 12 тис. франків (досить солідна сума) тому, хто винайде спосіб тривалого зберігання продуктів харчування для військових. І Аппер вирішив її отримати. Повар використав ідею Спалланцані, приготував печеню, прокип'ятив і поклав у чисту банку та добре її закрити. *Так і були винайдені консерви, а їх винахідником вважається Ніколя Аппер.* А ми маємо пам'ятати, що люди з практичною кмітливістю з будь-якого теоретичного знання можуть мати зиск, коли, звичайно, ці знання базуються на реальних законах природи.

Суперечки навколо гіпотези самозародження життя розгорілися з новою силою після виходу у світ роботи (1859 р.) французького вченого *Ф. Пуше*. Він повторив досліди своїх попередників і наполягав на тому, що самозародження мікроорганізмів можливе.

У цьому ж році французька академія наук призначила *премію* за спробу повному висвітлити питання про походження життя. У 1862 р. премію отримав *Луї Пастер*. Він провів хитромудрий експеримент, який доводив, що ніякої життєвої сили немає, а мікроорганізми – просто розмножуються. Цей дослід (рис. 3), продемонстрований у паризькій Академії наук під час відомого диспуту з Пуше, увійшов у шкільні підручники усіх країн. Пастер запропонував не запаявати прокип'ячений бульйон, а сполучити колбу з тонкою S-подібно зігнутою трубкою з відкритим носиком. Якщо життєва сила є, то вузька трубка не завадить їй проникнути до бульйону. Якщо ж такої сили немає, то повітря з мікроорганізмами осідатиме на згині скляної тонкої трубки і бульйон залишатиметься стерильним. Опонент Пастера Ф. Пуше стверджував, що мікроорганізми у бульйоні все одно з'являться.

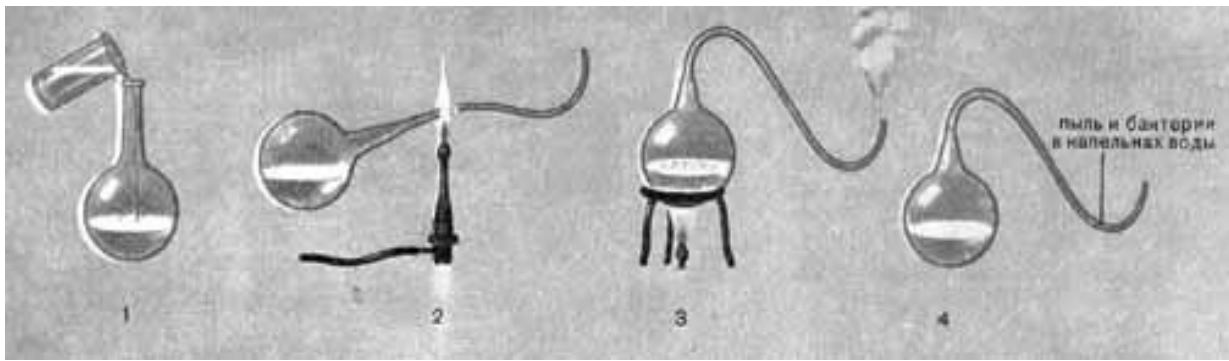


Рис. 3. Дослід Луї Пастера

Пуше на цей диспут не прийшов. І всі, відповідно, переможцем визнали Л. Пастера. Отже, науковці переконалися, що тільки живе породжує живе.

Результат диспуту задовольнив усіх, крім ... самого Л. Пастера. Річ у тім, що у хитромудрих пастерівських колбах, як не кип'яти бульйон, якими тонкими не роби трубки, мікроорганізми все-таки з'являлися. Не повинні були, проте з'являлися, і Пастер про це знав. Хоча поява мікроорганізмів суперечила здоровому глузду. Під час диспуту Пастер не зізнався у своїх сумнівах, і впродовж наступних 20 років намагався розгадати цю загадку. І розгадав. З'ясувалася що справа в мікроорганізмах, з якими працював Пуше. Це була сінна паличка, спори якої гинуть за температури 120 °С, кип'ятіння ці спори не знищує. І щоб собі довести власну перемогу, Пастеру довелося винайти автоклав, апарат для стерилізації з великим тиском і температурою. Отже, результатом історичного диспуту між Пуше і Пастером було не тільки доведення відсутності життєвої сили, а й винайдення автоклаву. Про користь першого можна сперечатися, а ось автоклавом люди користуються і сьогодні.

Невід'ємна властивість науки – створювати собі проблеми. З віталізмом було покінчено, проте усі дивіденди дісталися не науці, а церкві. Живе не може самозароджуватися. Прекрасно. То як же виникло життя? Одне з двох: або життя існувало вічно (цю точку зору поділяв згодом В. І. Вернадський), або створене Богом (так вважав і сам Л. Пастер). Уявити собі вічність важкувато, а ось ідея божественного творіння проста і зрозуміла кожному.

Нелегке завдання постало перед вченими: не можна не визнавати правоту Л. Пастера, проте і використовувати надприродні сили для пояснення природних процесів не хотілося. І тому, після спростування гіпотези самозародження, вченим довго і наполегливо довелось доводити можливість самозародження життя, не тут і не зараз, а дуже давно, і не впродовж години-другої, а за мільйони років на первісній Землі.

Результати блискучих дослідів Л. Пастера завдали поглядам про самозародження, здавалося б, смертельного удару, проте у 20–30-х рр. ХХ ст. наука знову повернулася до ідеї самозародження з урахуванням критики абіогенезу у ХІХ ст.

Самовільне зародження життя неможливе у сучасних умовах, проте воно могло відбутися у далекому минулому, коли умови на Землі були іншими.

Радянський біохімік **Олександр Опарін** у 1924 р. опублікував роботу "Походження життя". Виходячи з теоретичних міркувань, академік виділив такі основні етапи абіогенного синтезу:

1 етап – утворення білків;

2 етап – утворення коацерватів, це ще не живі істоти, а їх попередники – пробіонти (лише ззовні схожі з живими істотами);

3 етап – еволюція надмолекулярних систем: утворення ферментів → утворення АДФ і АТФ → утворення мембран → розвиток координованих механізмів відтворення за матричним принципом (редуплікація).

Системи з вдало працюючою послідовністю нуклеотидів у нуклеїновій кислоті можна вважати живими. Отже, виникнення здатних до самовідтворення білково-нуклеїново-ліпоїдних відкритих систем і стало межею переходу від неживого до живого, до якісно нової форми існування матерії, яку ми називаємо життям.

На думку Опаріна, в океанах поступово накопичилися органічні речовини і утворився "первісний бульйон". У такому "бульйоні" могло виникнути життя.

Думки Опаріна у 1929 р. підхопив і розвинув англійський вчений Дж. Холдейн. Але його погляди, у той же час, суттєво відрізнялися від поглядів радянського біохіміка. Холдейн допускав існування життя до виникнення перших живих клітин. Перші живі об'єкти – це великі молекули, які були синтезовані при дії сонячного світла і здатні до розмноження за сприятливих умов. За Холдейном життя, напевно, протягом багатьох мільйонів років знаходилося на вірусній стадії, перш ніж сформувалися перші клітини. Тобто до виникнення живих клітин життя існувало на доклітинному рівні. Ідея доклітинної форми життя підтримується багатьма вченими (Меллер, Прінгл, Ігнатов).

Варто зазначити, що поява великої кількості робіт, присвячених питанню походження життя на Землі, викликала інтерес у вчених різних спеціальностей, які з позицій накопичених у своїй галузі знань, піддали суворій критиці основні положення вищезгаданих теорій і гіпотез. Це дало можливість виявити сильні і слабкі сторони хімічної еволюції органічних речовин, а також всебічно оцінити її роль у вирішенні проблеми походження життя на Землі.

У 1953 р. **Стенлі Міллер** зайнявся експериментальною перевіркою гіпотези О. Опаріна. Він змодельовав умови, які могли бути на первісній землі, використавши для цього систему колб та трубок (рис. 4). Електроди генерували електричні розряди, імітуючи блискавки, вода підігрівалася. Примітивна атмосфера, вважають фахівці, не містила вільного кисню, а складалася з різних газів: сполук

нітрогену, метану, чадного газу, водяної пари. Через цю суміш газів і пропускалися електричні розряди.

В результаті експерименту були отримані прості жирні кислоти, сечовина, оцтова і мурашина кислота та декілька *амінокислот*, у тому числі – гліцин і аланін.

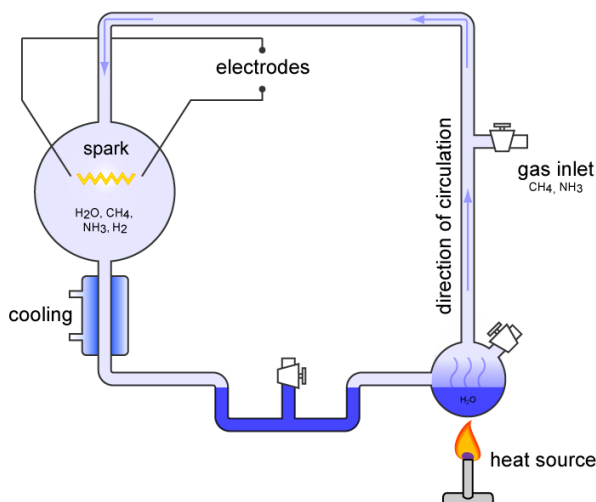


Рис. 4. Модель дослідження Стенлі Міллера

У досліді С. Міллера не було CO_2 , без нього реакція йде краще, проте з CO_2 вона теж відбувається. Важко абсолютно точно вказати склад первісної атмосфери Землі.

Нові дослідження заперечують теорію "первісного бульйону" як джерела життя. У новаторському дослідженні, оприлюдненому в "*BioEssays*", стверджується, що початок раннього життя дала хімічна енергія Землі з гідротермальних джерел на кшталт тих, які сьогодні активно вивчаються на дні океанів. Раніше їх аналоги могли бути і на поверхні Землі.

Ймовірніше за все, колискою життя і були гідротермальні джерела на поверхні Землі. Раніше вчені вважали, що, напевно, зародження життя могло відбуватися у "чорних курцях". Цю гіпотезу так і називали гіпотезою "залізного світу". Річ у тім, що в "чорних курцях" виділяються сульфіди заліза, купруму, ніколу (FeS , CuS , NiS).

Після того як були відкриті "білі курці", більш переконливою стала гіпотеза "цинкового світу". Вона активно розробляється з 2009 р. російським біохіміком Арменом Мулкіджаняном. Температура там нижча і виділяються сульфіди цинку та мангану (ZnS , MnS). Сульфід цинку здатен до абіогенного фотосинтезу за умови наявності ультрафіолетового випромінювання.

Більшість рибозимів потребують сполук мангану, а не заліза. Найдревніші білки активно працюють за наявності сполук цинку, більш сучасні – сполук заліза. Ще одним доказом на користь "цинкового світу" є той факт, що співвідношення

окремих йонів у цитоплазмі живих клітин відрізняється від їх вмісту у морській воді, а склад крові ближчий до морської води. Наприклад, калію та цинку багато в живих клітинах і мало у морській воді, а натрію, навпаки, багато в морській воді і мало в цитоплазмі. Склад крові значно ближчий до морської води, що, ймовірно, є свідченням того, що кров з'явилася пізніше.

Геохіміки сьогодні з'ясували, що найбільш сприятливі умови для існування перших живих організмів на кшталт LUCA (останній загальний універсальний предок, що встановлено за допомогою геномного аналізу Архей і Бактерій) були у наземних геотермальних джерелах (А. Биков). А це свідчить про те, що дідусь Дарвін мав рацію правий, говорячи про виникнення життя у невеликих теплих ставках. Сьогодні такі геотермальні джерела є, наприклад, долина гейзерів на Камчатці тощо. Проте в сучасних термальних джерелах шалена кислотність, тобто умови для життя тут нестерпні. Але ця висока кислотність обумовлена процесами окислення. А як ми знаємо, первісна атмосфера не містила кисню, отже, умови були інші. Геохіміки роблять ще один цікавий висновок, що перші живі організми з'явилися разом з появою на Землі атмосфери і гідросфери!

Отже, наземні геотермальні поля є найбільш ймовірною колискою життя на Землі.

Теорія РНК-світу

Загальноприйнятого визначення життя немає (у біології взагалі важко з визначеннями). Проте дві основні властивості життя загальновідомі:

- наявність спадкової інформації;
- активне виконання функцій, спрямованих на самопідтримку та розмноження, а також енергію, необхідну для виконання усієї цієї роботи.

Усе живе на Землі справляється з перерахованими вище завданнями за допомогою 3-х складних органічних сполук: ДНК, РНК і білків.

ДНК – зберігає спадкову інформацію;

білки – виконують активну роботу;

РНК – посередник між ДНК і білками.

На перший погляд РНК – третя зайва. Проте організмів без РНК у природі немає. Постає запитання: яка з трьох молекул з'явилася першою?

У 80-х рр. ХХ ст. вчені відкрили **рибозими** – молекули РНК з каталітичними властивостями (функціями, які виконують білки). З'ясувалося, що РНК може виконувати обидві життєво важливі функції: збереження інформації, а також активну роботу. Стало зрозумілим, що можливим є живий організм без ДНК і білків, де усі функції виконуватиме РНК. Так з'явилася теорія РНК-світу, за якою перші живі істоти були РНК-організмами, без білків і ДНК.

Вперше ідея про можливість зародження життя не на основі білків, а на основі РНК була висловлена **Олександром Річем** у 1962 р., згодом підтримана

Карлом Воезом у 1967, але виразності набула лише у 1986 р. завдяки працям **Вальтера Гілберта**.

Основними положеннями цієї гіпотези є здатність РНК, так само як і ДНК, кодувати, зберігати та передавати генетичну інформацію. Згідно з гіпотезою світу РНК, коацервати захоплювали короткі ланцюги РНК, які накопичувалися всередині них, а також синтезувались у навколишньому середовищі. Властивість РНК до спонтанного самовідтворення без участі білкових каталізаторів дає усі підстави вважати, що добіологічні "клітини" були концентратами РНК.

Проте самі молекули РНК не є стабільними і піддаються розкладу навіть водою, тому природній добір ішов шляхом стабілізації РНК за допомогою амінокислот. Водночас комплекси з амінокислотами та короткими ланцюгами білків – пептидів, надавали РНК вищих каталітичних властивостей. Спершу білки, по суті, "висіли" на молекулах РНК, але в ході еволюції відокремилися, виконуючи функцію структурних елементів та ферментів, – це був шлях розвитку білок-синтетичного апарату і переходу до "білкового життя".

У теорії багато проблем. Одна з них – рибозими малоефективні у порівнянні з білковими аналогами. У багатьох випадках це не принципово. Принциповою спочатку була нездатність рибозим каталізувати синтез власних копій. Проте сьогодні відомі рибозими, які здатні до "саморозмноження". Вони здебільшого каталізують розмноження один одного, а далі інші рибозими мають здатність "зшивати" ці короткі фрагменти. Сьогодні відомі цілі угруповання працюючих рибозимів, що ще раз підтверджує неогоїстичність еволюції.

Далі РНК-організми навчилися синтезувати амінокислотні полімери, а потім білки, які стали універсальними помічниками. Звідки у РНК-організмів здатність синтезувати білки?

Для того щоб це зрозуміти, пригадаємо будову рибосом. Рибосоми у всіх живих істот – від бактерії до людини – мають схожу будову. Оскільки рибосоми відіграють важливу роль у синтезі білка, питання про походження синтезу білка зводиться до питання походження рибосом.

У 2009 р. канадські біохіміки розгадали і цю загадку. Вони вивчали головну частину рибосоми – 23 sr-РНК, яка є основою великої субодиниці рибосоми (рис. 5).

Вчені видалили, не пошкоджуючи структуру окремих частин, спочатку сині блоки, потім червоні, жовті, зелені, рожеві, фіолетові і, нарешті, білі та сірі. В результаті залишився "нерозібраним" центр транспептидації (РТС), який складається з 2-х симетричних частин, показаних *синіми і червоними лініями*.

Можливість послідовної розборки молекули без ушкодження основних частин – факт нетривіальний. Це свідчить, що 23S-рРНК, при, здавалося б, такій складній будові, влаштована на основі простого принципу. Її блочна

структура говорить про те, що вона могла досить швидко розвиватися в ході еволюції з проторибосоми під дією мутацій і добору. Отже, висхідною функціональною молекулою "проторибосою", з якої починалася еволюція рибосом, міг бути каталітичний центр молекули 23S-рРНК.

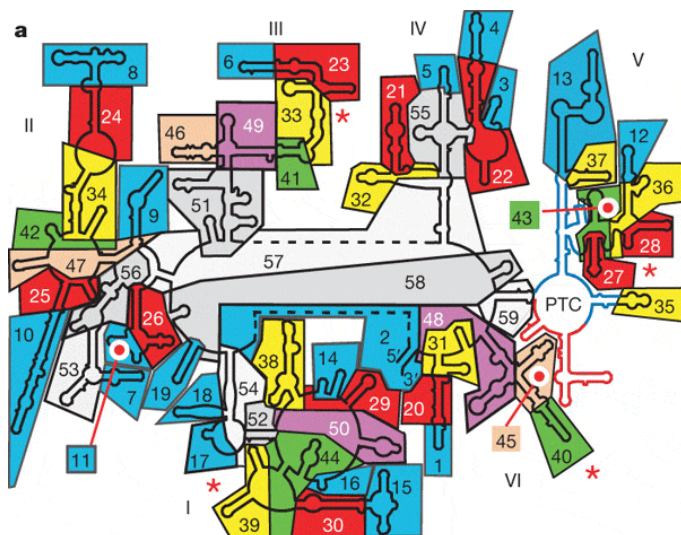


Рис. 5. Структура молекули 23s-рРНК як тривимірна головоломка: схема зборки / розборки

Наступним важливим етапом вдосконалення РНК-організмів було виникнення ДНК. Молекули ДНК більш стійкі, ніж РНК, і тому є надійнішими у збереженні інформації. Платою за стабільність стала неможливість згортатися у складні тримірні структури та виконувати будь-які активні дії.

Спочатку ДНК, скоріше за все, була на кшталт неактивної фази в життєвому циклі колонії РНК, і лише згодом вона стала основним носієм спадкової інформації.

Взаємовигідне співробітництво РНК і білків, можливо, складалося поступово. Спочатку синтез білків був не строго специфічним, послідовність амінокислот могла відтворюватися не точно, а приблизно. Оскільки точність у даному випадку підвищувала життєздатність організмів, природній добір сприяв виробленню усе більш точних методів синтезу. Справа закінчилася виникненням універсальної системи точного синтезу будь-якого пептиду. Це і був генетичний код разом із рибосомами "сучасного" типу.

З'ясувалося, що РНК може виконувати обидві життєво важливі функції. Отже, можливим є живий організм без ДНК і білків, де усі функції виконуватиме РНК.

Ще 15–20 років тому вважали РНК другорядною, сьогодні відомо, що РНК є активним учасником багатьох життєвих процесів. Постійно відкриваються нові функціональні молекули РНК та їх нові "ролі".

Одним із відголосків епохи РНК-світу є РНК-перемикачі, які вперше були відкриті у 2002 р. **Рональдом Брейкером** з колегами з Йельського університету.

Робота гена починається з транскрипції (створення молекули м-РНК на матриці ДНК). Транскрибується не тільки та частина ДНК, яка кодує білок, а й ділянка перед нею (тут і розташовуються РНК-перемикачі). РНК-перемикач – це послідовність нуклеотидів, які після транскрипції згортаються у складні тривимірні структури (рис. 6). Головне – РНК-перемикач транскрибується першим. Він лишається активним і після закінчення транскрипції, це дозволяє їм перервати транскрипцію, фактично вимикати та вмикати гени. РНК-перемикачі поширені у всіх трьох надцарствах живої природи – у бактерій, архей та еукаріотів. Найрізноманітніші вони у бактерій.

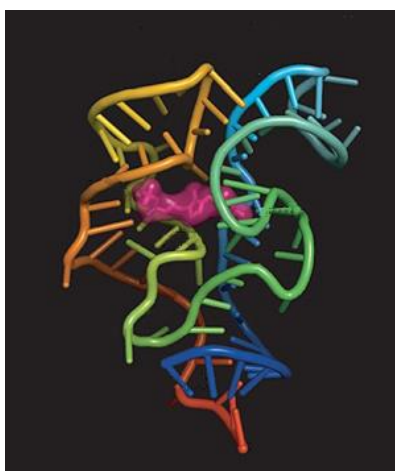


Рис. 6. Тривимірна структура РНК-перемикача

Вже першовідкривачам РНК-перемикачів було зрозуміло, що вони мають справу з чимось дуже древнім. РНК-перемикачі активно реагують на зміни навколишнього середовища. Людина з гарною уявою може побачити у всіх фарбах – ген, який зчитується, починає ворушитися, сприймати сигнали навколишнього середовища, реагувати на них і втручатися у роботу процесу зчитування: не читай мене більше!

Отже, існування РНК-перемикачів є вагомим доказом на користь гіпотези РНК-світу. Недаремно більшість біологів вважають одним із найвагоміших досягнень у біології кінця ХХ ст. – теорію РНК-світу.

На більшість запитань щодо походження життя на Землі сьогодні відповіді у науковців є, хоча ще декілька десятиків років тому більшість вважали, що ніхто і ніколи цього не знатиме. На щастя, це не так.

3. Гіпотеза панспермії

Єдиним виходом із ситуації була поява нової гіпотези, яка б пояснювала походження життя по-іншому. Саме такою і стала гіпотеза панспермії. Панспермія (з грецької "пан" – спільність, "сперма" – сім'я) – гіпотеза про вічність життя у Всесвіті.

Вперше гіпотезу панспермії висунув німецький хімік **Ю. Лібих**, який штучно синтезував сечовину. За гіпотезою панспермії, життя існує вічно у Всесвіті та переноситься з планети на планету. Прихильником цієї гіпотези був перший президент Академії наук України **В. Вернадський**.

Особливо активно розробляв гіпотезу панспермії шведський вчений хімік і фізик **С. Арреніус** (лауреат Нобелівської премії у галузі хімії, 1903 р. за теорію електролітичної дисоціації). Він вважав можливим перенесення спор мікроорганізмів світловим потоком.

Причина схильності хіміків до гіпотези панспермії у тому, що багато ферментів живих організмів містять речовину *молібден*, якого на землі мало, а у космосі є цілі молібденові зірки.

У 1969 р. в Австралії поблизу міста Мурчисон впав метеорит. Американські та європейські дослідники вивчили і запевнили, що до складу цього метеориту входять урацил та ксантин, азотисті основи, які є в РНК та ДНК живих організмів. Дослідники вважають, що ці речовини неземного походження.

Фахівці американського космічного агентства знайшли амінокислоту гліцин, яку організми використовують для синтезу білкових молекул, у пилу хвоста комети Вільда-2, що було зібрано в ході спеціальної місії *Nassa stardust*. Під час місії спеціальний космічний апарат займався збором космічного пилу. Місія Stardust була запущена в 1997 р., у 2004 р. космічний зонд Stardust зблизився з кометою Вільда-2, пролетівши через її хвіст. Під час польоту зонд зібрав часточки матерії в спеціальній контейнер і повернувся на Землю в січні 2006 р.

Гіпотеза панспермії не дає відповіді на запитання, як виникло життя. Вона просто переносить вирішення цього питання, і воно лишається відкритим. Добре, життя на Землю було занесено з Космосу. А як воно виникло там? Відповіді немає.

Більше читайте чи перегляньте на цю тему в Інтернеті:

- <http://www.nkj.ru/archive/articles/4770/Вначале была РНК? В поисках молекулы первожизни. Наука и жизнь. 5 ноября 2015 г.;>
- <https://postnauka.ru/video/11620;>
- <https://www.youtube.com/watch?v=awdhwbjdvxc> А. Марков. Происхождение жизни 2016;
- https://www.youtube.com/watch?v=_kurhhуcybe. А. Марков Происхождение жизни 2018;
- <http://postnauka.ru/video/10757> Лекція О.Маркова "Добиологическая эволюция";

- <https://www.youtube.com/watch?v=yIAOzdXEbaA&t=1105s> Лекція К. Єськова "Происхождение жизни на Земле" 2016 г.;
- https://www.youtube.com/watch?v=Mzr8_Ну4rac Лекція А. Мулкіджаняна "Происхождение жизни";
- <https://www.youtube.com/watch?v=z93dB3CtQE&t=1s> Лекція А. Ю. Бикова "Происхождение жизни, цинковый мир".

ЛЕКЦІЯ 3. Історія розвитку органічного світу на Землі

1. Геохронологічна шкала Землі.
2. Характеристика основних етапів розвитку життя на Землі.

1. Геохронологічна шкала Землі

Раніше геологічну історію Землі поділяли на 2 еони: *криптозой* (грецьке "криптос" – прихований, зое – життя) тривалість близько 3,4 млрд років і *фанерозой* (грецьке "фанерос" – явний) тривалість 570 млн років, які в свою чергу включають ери, періоди, епохи, віки.

Сьогодні, в результаті більш досконалого вивчення, вчені виділяють 4 еони (по Gradstein et al., 2004): *катархейський, архейський, протерозойський, фанерозойський*. Сьогодні міжнародна геохронологічна шкала виглядає так:

Еон	Ера (період)
Фанерозойський	Кайнозойська (<i>неоген, неоген, антропоген</i>)
	Мезозойська (<i>тріас, юра, крейда</i>)
	Палеозойська (<i>кембрій, ордовік, силур, девон, карбон, перм</i>)
Протерозойський	Неопротерозойська
	Мезопротерозойська
	Палеопротерозойська
Архейський	Неоархейська
	Мезоархейська
	Палеоархейська
	Еоархейська
Катархейський (Гадей)	

Виділення цих підрозділів пов'язано з подіями, які відбувалися на Землі і впливали на окреслення морів і материків, горотворчі процеси, зміни клімату тощо. Зміни умов навколишнього середовища позначилися на еволюції органічного світу на Землі. Існує низка способів визначення абсолютного віку верхніх шарів Землі. Найбільш розповсюдженим є метод датування за періодом радіоактивного розпаду урану, що перетворюється на свинець, запропонований П. Кюрі і Е. Резерфордом. Співвідношення урану і свинцю у породі визначає вік породи. За 100 млн років з 1кг урану лишається 985 г урану і утворюється 13 г свинцю і 2 г гелію. Точність цього методу складає декілька мільйонів років. Вік більш молодих порід визначають за вмістом радіоактивного вуглецю. З моменту смерті організму за кожні 5360 років його концентрація зменшується у 2 рази. Облік ізотопів кисню, що входять до складу CaCO₃ (раковини молюсків), дозволяє визначити навіть температуру води, у якій жив вимерлий

вид, і т. д. Є колагеновий метод для визначення віку решток людини: чим менше колагену, тим більший вік решток.

Вивчаючи напрямок магнітних ліній, пов'язаних з положенням магнітних поясів у момент застигання розплавлених порід, можна встановити розташування материків відносно полюсів у різні віки. Сучасні методи дослідження дозволяють більш точно відновити і вивчити історію Землі.

2. Характеристика основних етапів розвитку життя на Землі

Катархейський еон.

Сьогодні вважають, що близько 4,6 млрд років тому виникла Земля. Катархей тривав ≈ 600 млн р. Земля була абіогенною, ймовірно вже була літосфера і гідросфера. Катархейських порід сьогодні знайдено небагато. Відомі кристали цирконію (віком 4,25 млрд років), ізотопи вуглецю, що входять до його складу, можливо, органічного походження.

Архейський еон тривав близько 1,4 млрд років. Основними характеристиками еону є: зародження життя, поява прокаріот. Панування бактерій та ціанобактерій, поява зелених водоростей.

Одні біологи вважають, що сучасне різноманіття життя на планеті походить від одного висхідного виду – універсального предка ЛУКИ (LUCA), перекладається як останній загальний універсальний предок (ОЗУП), інші, серед них і видатний мікробіолог Г. Заварзін, з цим не згодні.

Строматоліти – викопні скам'янілі рештки ціано-бактеріальних матів (рис. 7). Назва походить від грец. слів "підстилка" та "камінь", буквально: кам'яна підстилка, кам'яний прошарок.



Рис. 7. Строматоліт

Важливим моментом у розвитку життя було *виникнення фотосинтезу*. Ця подія відбулася приблизно 2,5–2,7 млрд років тому. Винахідниками фотосинтезу були ціанобактерії.

Протерозойський еон

Основні події:

- ✚ Розвиток нижчих рослин.
- ✚ Поява евкаріотів, багатоклітинних організмів.
- ✚ Поява кишковопорожнинних, членистоногих, голкошкірих.

Походження евкаріотів

Виникнення евкаріотів – це наступний важливий етап після фотосинтезу (1,6–1,3 млрд років тому).

Концепції походження евкаріотів:

1. **Аутогенна** – передбачає поступову диференціацію прокаріотичної клітини, у ході якої розвинувся мембранний комплекс, згодом її локальні вп'ячування всередину клітини утворили внутрішньоклітинні мембрани. На основі диференціації мембранного комплексу оформилися клітинні органоїди. *Попередниками евкаріотів була одна група прокаріотичних організмів, яка саме – вказати зараз неможливо.* Сьогодні дана концепція має лише історичний інтерес.

2. **Симбіогенна** – отримала популярність у 1967–1971 рр. після виходу у світ робіт біолога з Бостонського університету *Лінн Саган Маргуліс*, яка обґрунтувала утворення евкаріотів у результаті симбіозу різних прокаріотичних організмів.

Маргуліс запропонувала наступну модель симбіотичного виникнення евкаріотів: родоначальником усіх форм життя був невеликий гетеротрофний амебоїдний організм, ще не здатний дихати киснем. Ці гіпотетичні організми поглинули, не вбиваючи, дрібніші аеробні бактерії, які у тілі своїх господарів перетворилися на мітохондрії (*I етап симбіогенезу*).

Спірохетоподібні бактерії сприяли утворенню справжнього ядра, джгутикового та мітотичного апаратів – таким чином виникли найпростіші евкаріотичні організми, що дали початок царствам Тварини і Гриби (*II етап симбіогенезу*).

Останнім етапом еволюції евкаріотів був симбіоз із фотосинтетиками на кшталт примітивних ціаней, які перетворилися на фотосинтезуючі пластиди і відкрили своїм господарям шлях до автотрофного типу живлення (*III етап симбіогенезу*). Цей останній етап дав початок царству Рослини.

Таким чином, **усі евкаріоти є щонайменше двоеномними організмами.**

Сьогодні теорія симбіогенезу загально визнана. Вона підтверджена настільки, наскільки можна підтвердити теорію, що стосується великомасштабної еволюції. Проте наукові концепції, на відміну від релігійних догм, ніколи не залишаються статичними. Природно, що загальна картина симбіогенезу виглядає для нас сьогодні не зовсім так, а місцями і зовсім не так, як вважала Л. С. Маргуліс 50 років тому. І це нормально, враховуючи шалену швидкість розвитку біології. Нові факти, які на той час були невідомі автору, внесли низку коректив.

Сучасна поправка до теорії полягає в тому, що становлення еукаріотів не було загальною тенденцією, яка охоплює багато еволюційних гілок (так вважала Л. Маргуліс), а *унікальною подією*, а саме злиття клітин архей і протеобактерії. В результаті утворилася складна клітина з мітохондріями, яка і стала першою еукаріотичною клітиною. Подальші симбіотичні події, наприклад, захоплення ціанобактерій, дійсно відбувалися багато разів.

Л. Маргуліс наполягала на симбіотичному походженні не тільки мітохондрій і хлоропластів, а й джгутиків. Вона вважала, що предками джгутиків були спірально закручені бактерії, схожі на сучасних спірохет. Проте ця гіпотеза не отримала молекулярно-біологічних підтверджень, і сьогодні її ніхто не підтримує.

Л. Маргуліс вважала, що оскільки мітохондрії – нащадки бактерій, то рано чи пізно біологи навчатися культивувати їх у поживному середовищі поза еукаріотичною клітиною, як мікроорганізми. Якби таке вдалося, це було б ідеальним доказом теорії симбіогенезу. Проте насправді сучасні мітохондрії принципово не здатні до самостійного виживання, тому що більша частина їх генів у ході еволюції мігрували у клітинне ядро і вбудувалися там у геном еукаріотичного "господаря". Тепер білкові продукти цих генів синтезуються за межами мітохондрій, а потім надходять до них за допомогою особливих транспортних систем, що є в еукаріотичній клітині. Гени, які лишилися в мітохондрії, малочисельні, їх не вистачає для життєзабезпечення. Просто раніше цього ніхто не знав.

Дані порівняльної геноміки дозволяють припустити, що пороговою подією, що призвела до виникнення еукаріотів, було об'єднання двох клітин – архейної (скоріше за все з локіархеот) і бактеріальної (протеобактерії). Дійсно, мітохондрії – нащадки протеобактерій, і вони точно проникли як симбіонти у клітину архей, бо примітивні еукаріоти не дуже далеко відійшли від архей. Правда, як саме це відбулося, сьогодні до кінця невідомо.

У 2019 р. відомий американський біолог У. Мартін з колегою Ю. Брюкнер точно підрахували, який відсоток в еукаріотів білок-кодуючих генів архейного та бактеріального походження. Вони порівняли, використовуючи сучасні бази даних, повні геноми 5443 видів бактерій, 212 видів архей і 150 видів еукаріотів. Нерівномірність виборок була врахована при статистичній обробці. В цілому було опрацьовано генні послідовності, що кодують 19 млн бактеріальних і архейних білків і 3,4 млн еукаріотичних білків. Висновок: 44 % білок-кодуючих генів еукаріотів мають архейне походження, а 56 % – бактеріальне. Бактеріальних генів на 12 % більше. Проте це співвідношення не є однаковим для всіх груп еукаріотів.

Що стосується походження ядра, то однозначної відповіді на сьогодні вчені не мають. Скоріше за все, утворення ядра є результатом симбіозу з вірусом!

Варто підкреслити, що все це лише припущення. Загадка походження мітохондрій, не говорячи вже про походження ядра, до цього часу не розгадана.

У чому, без сумніву, Л. Маргуліс має рацію, так це в тому, що еукаріоти в цілому схильні до захоплення ендосимбіонтів.

Сьогодні відомо багато прикладів симбіотичних взаємовідносин у рослин і тварин: бактерії-ризобії живуть на корінні сої, фіксують атмосферний азот, отримуючи в свою чергу комфортні умови життя та всі необхідні поживні речовини. Ці приклади є беззаперечними доказами на користь симбіогенної концепції.

Не так давно палеонтологи з'ясували, що вихід рослин на сушу був би неможливий без симбіозу їх з грибами, у них була справжня мікориза. Скоріше за все, без симбіотичних взаємин рослини не змогли б вийти на сушу.

Кальмар *Euprymna scolopes* використовує здатних до свічення симбіотичних бактерій для відлякування хижаків. Кальмар здатен регулювати силу свічення.

Японські дослідники з'ясували (2006 р.), що більшість родин клопів не можуть жити без симбіотичних бактерій у кишківнику. Самки клопів, відкладаючи яйця, у кожен кладку поміщають певну кількість так званих "симбіотичних капсул" – це вкриті оболонкою кульки з бактерій-симбіонтів. Личинки, з'явившись на світ, одразу поїдають ці "пігулки", і бактерії потрапляють у задній відділ середньої кишки. Після цього відбуваються дивні речі: середня кишка перетискається посередині, і передня частина кишківника перетворюється на сліпий мішок, без виходу. Їжа перестає надходити в ту частину кишківника, де знаходяться бактерії. Харчуються клопи, в основному соком рослин. Вчені з'ясували, що без симбіонтів ці тварини нормально не живуть. Дорослі клопи *Megacopta*, що виростили без симбіонтів, відрізняються дрібними розмірами, блідим забарвленням і не здатні розмножуватися (рис. 8).



Рис. 8. Клопи роду *Megacopta*

Фантастичний випадок потрійного симбіозу описали американські біологи у 2007 р., працюючи в Йеллоустонському парку. Рослина *Dichanthelium lanuginosum*, близька родичка проса, прекрасно росте на ґрунті, нагрітому до +65 °С, проте гине (справа) в тих же умовах, якщо її позбавити симбіотичного

гриба *Curvularia protuberata* (рис. 9). Детально вивчивши симбіотичну систему, вчені виявили і третій обов'язковий компонент системи – РНК-вмісний вірус, що живе у клітинах гриба. Згодом з'ясувалося, що коли гриб "вилікувати" від вірусу, рослина втрачає термостійкість. Таким чином, для термостійкості необхідні усі три компоненти: рослина, гриб і вірус.



Рис. 9. Термостійка трава та віруси, необхідні для термостійкості симбіотичного комплексу під електронним мікроскопом

Ще більш фантастичний випадок симбіозу описали у 2006 р. дослідники з Німеччини та США. Вчені з'ясували, що у виду *Olavis algarvensis*, представника кільчастих червів, відсутня не тільки травна, а й видільна система (рис. 10)! У тілі черва є чотири види симбіотичних мікроорганізмів, два з яких відносяться до групи гамма-протеобактерій, а два інші – до дельта-протеобактерій. Перші синтезують органіку з CO₂, другі – відновлюють сульфат до сульфіда. Таким чином, відходи перших є їжею для других, і навпаки!!!

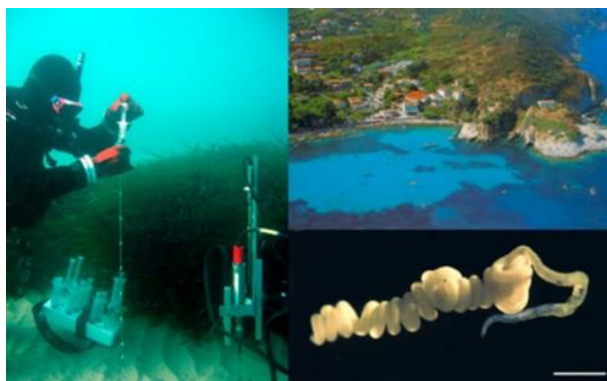


Рис. 10. Унікальний морський черв Olavis algarvensis

Бактеріальні симбіонти живуть під зовнішньою оболонкою (кутикулою) черва. Можливо, основна вигода, яку бактерії отримують від черва, в тому, що він рухливий і може пересуватися туди, де умови середовища найбільш сприятливі для усієї компанії. Отже, п'ять організмів утворили єдиний "суперорганізм", здатний жити у найрізноманітніших умовах.

Без співпраці, кооперації, симбіозу не може існувати жодна жива система. Навіть для найжорстокіших людських колективів (ізолюваних, карцерних) притаманні певні союзи, альянси, угруповання. В біології необхідність кооперації і симбіозу є очевидною. Тому еволюція – це постійний пошук компромісів.

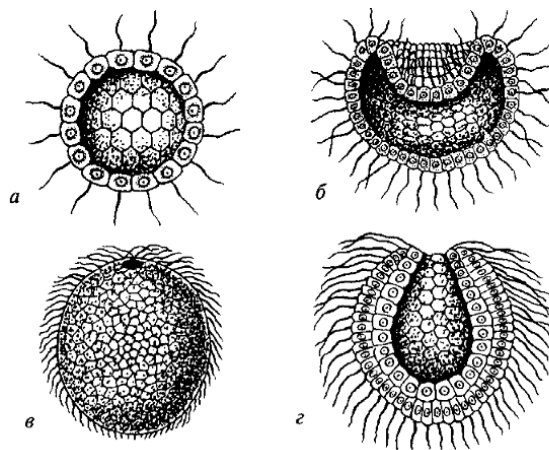
Походження багатоклітинних організмів

Напевно, 700–900 млн років тому на Землі з'явилися перші багатоклітинні організми. У рослин виникнення багатоклітинності, скоріше за все, йшло на основі диференціації стрічкоподібних колоній. У тварин активний спосіб життя вимагав більш досконалої та складної диференціації організму.

Теорії походження багатоклітинних:

1. Теорія гастрей

Автором теорії гастрей є Ернст Геккель (1872 р.). Базується вона на біогенетичному законі Геккеля-Мюллера. Згідно з його поглядами, гастрей нагадувала одну зі стадій зародкового розвитку багатоклітинних організмів – гастралу і мала вигляд видовженого мішкоподібного тіла з двошаровою стінкою та центральною порожниною, яка відкривалася назовні бластопором (первинним ротом) (рис. 11). Гастрей виникла з бластеї (одношаровий кулястий організм) шляхом інвагінації. Так відбувається процес гастрюляції у деяких сучасних кишковопорожнинних. Ця теорія недоказова, оскільки не існує сьогодні достатніх підстав вважати інвагінацію первинним способом гастрюляції.



*Рис. 11. Ранні стадії онтогенезу коралового поліпа *Мопохенія*
а – бластула, б – гастрюляція, в–г – гастрала (зовнішній вигляд і поздовжній розріз)*

2. Теорія фагоцители

У 1886 р. Ілля Мечников звернув увагу на те, що у примітивних кишковопорожнинних гастрюляція йде не шляхом інвагінації (як у високоорганізованих), а шляхом міграції деяких клітин із одношарової стінки тіла всередину. Такий спосіб є простішим (рис. 12).

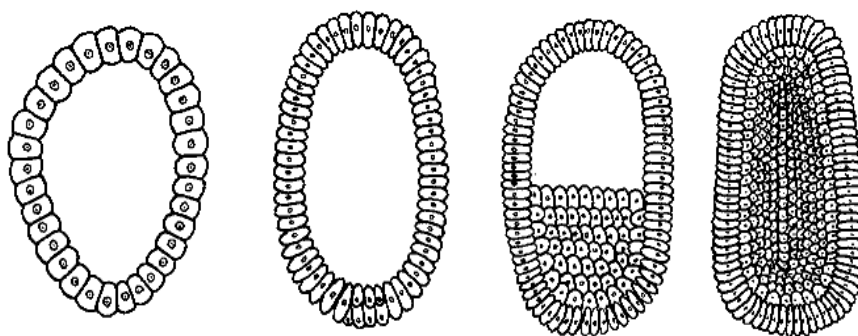


Рис. 12. Гастреляція зародка гідроїдного поліна

Клітини одношарової стінки, захопивши їжу, мігрували для її перетравлення всередину, в порожнину колонії. Ці клітини утворили внутрішнє скупчення – фагоцитобласт, функція якого - забезпечення організму їжею. Ця гіпотетична стадія еволюції була названа фагоцителою, що відповідає будові личинок деяких кишковопорожнинних.

Важливі дані для розуміння ранніх етапів еволюції *Metazoa* були отримані при вивченні вкрай примітивного багатоклітинного – трихоплекса, знайденого у Червоному морі Ф. Шульце ще у 1883 р., але детально вивченого у 70-х рр. ХХ ст. К. Греллом та О. Івановим. За даними Іванова, *трихоплекс є живою моделлю фагоцителли*, що зміцнює позиції Мечникова (рис. 13).

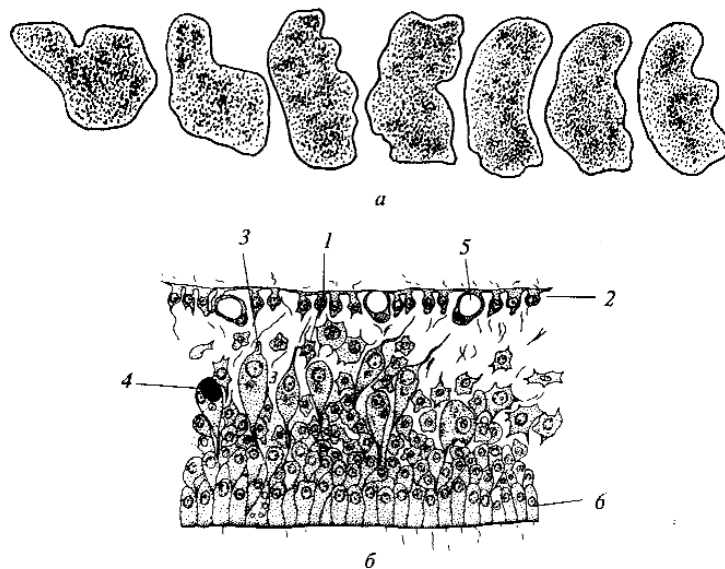


Рис. 13. Трихоплекс: а – зміни форми тіла однієї особини, б – розріз

3. Нова гіпотеза

Схожою до вибуху бомби стала публікація групи американських біологів (Alegado et al., 2012), які відкрили фактор виникнення багатоклітинності у тварин. Їх дослідження було сконцентроване на одноклітинних комірцевих джгутиконосцях – сальпінгеці розетковій, яка є одним із найближчих родичів тварин (рис. 14).

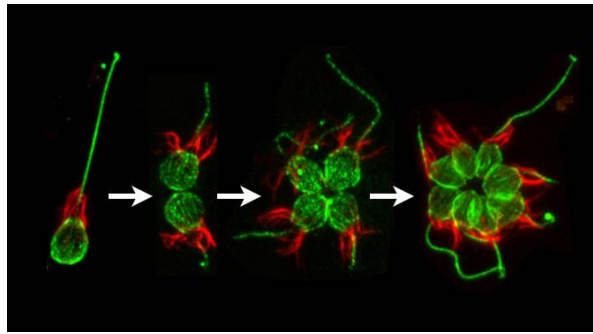


Рис. 14. Сальпінгека розеткова

Вчені виявили, що сальпінгека може перебувати у двох життєвих формах: одно- та багатоклітинній. Фактором, що спонукає цього джгутиконосця утворювати багатоклітинні агрегації є сульфоліпіди, що виробляються дрібними бактеріями альгоріфагусами махіпонгійськими.

Вчені висунули та обґрунтували гіпотезу про те, що виникнення багатоклітинності у далекому минулому могло бути спричинене взаємодією одноклітинних організмів із бактеріями. Проте дана гіпотеза потребує подальшого вивчення.

Найбільш багата пізньопротерозойська фауна виявлена в Центральній Австралії в районі Едіакари, вивчав її М. Глесснер. Він вважає, що ця фауна містить декілька десятків різноманітних багатоклітинних, які відносяться до різних типів (кишковопорожнинні, залишки плоских і кільчастих черв'яків, можливі предки членистоногих, голкошкірих), а також викопних організмів невідомої таксономічної належності. *Усі представники едіакарської фауни позбавлені твердого скелету.*

Сьогодні відома низка гіпотез, які пояснюють **причини кембрійського видоутворення.**

1. Вчені припускають, що причиною появи великої кількості викопних решток була зміна *гідрохімічного режиму водойм*, що сприяла утворенню скелету, зокрема посилене відкладання фосфоритів у морських осадах раннього кембрію. Проте таке припущення не узгоджується з тим, як збільшення вмісту фосфору могло сприяти утворенню кремнієвої раковини чи хітинового покриву (складається з азотовмісних полісахаридів). Отже, навряд чи це видоутворення можна пов'язати лише з процесом скелетинізації організмів.

2. На початку 1980-х рр. було виявлено у середньокембрійських сланцях Берджест (Канада) близько 120 родів, серед яких м'якотілі, напівхордові і хордові, а також загадкові організми, наприклад, хижак завдовжки до 2 м із дивним зовнішнім виглядом (рис. 15, 16, 17). У 1994 р. залишки викопної фауни, близької за складом до попередньої, були знайдені у нижньокембрійських відкладах Південного Китаю.



Рис. 15. Реконструкція хижака *Anomalocaris*



Рис. 16. *Wiwaxia* – молюск чи кільчастий черв?



Рис. 17. *Marrella* – вид, що не відноситься до жодної з відомих груп членистоногих

Для пояснення цих змін деякі вчені, зокрема Отто Шиндевольф, намагалися використати "вибух мутацій", викликаний якимись катастрофічними змінами зовнішніх умов. Причину "мутаційного вибуху" О. Шиндевольф бачив у підвищенні рівня жорсткої космічної радіації в результаті вибуху наднової зірки на досить близькій відстані від Сонця. При цьому виникали великі мутації, які й призводили до виникнення нових організмів.

3. *Гіпотеза Л. Беркнера і Л. Маршалла.* Суть гіпотези: зміна складу атмосфери, а саме вмісту O_2 . У сучасній атмосфері O_2 складає 21 %, парціальний тиск 159 мм рт. ст. Коли вміст O_2 досяг 0,01 від сучасного, так звана *точка Пастера*,

яка відповідає парціальному тиску 1,59 мм рт. ст., в організмів вперше з'явилася можливість використовувати для задоволення своїх енергетичних потреб аеробну дисиміляцію. Іншими словами, після досягнення точки Пастера стало можливим дихання, яке у 14 разів ефективніше бродіння. *Це був важливий переломний момент у розвитку життя.*

Раніше "кембрійський вибух" виглядав як несподівана поява багатьох різноманітних скелетних організмів. Згодом з'ясувалося, що вибух не був таким вже і вибухоподібним. Сьогодні відомо, що предки багатьох кембрійських тварин жили і раніше, проте не мали скелету.

Для того щоб мати карбонатний скелет, недостатньо лише одних сприятливих умов навколишнього середовища. *Мали бути спеціальні гени і ферменти*, за допомогою яких тварини могли б контролювати утворення кристалів карбонату кальцію в потрібних місцях і в належній кількості.

Важливу роль у формуванні скелету відіграють ферменти *карбоангідрози*, які приблизно у мільйон разів прискорюють реакцію перетворення у воді CO₂ на гідрокарбонат: $CO_2 + H_2O \rightarrow HCO_3 + H$.

Карбоангідрози мають значне поширення, зокрема й у прокаріот. Окрім біомінералізації, вони виконують багато інших функцій. Біологи з Німеччини та Австралії (2007 р.) детально вивчили дію скелетоутворюючих ферментів у примітивної архайчної губки астроклери. Це справжній "живий викопний організм", представники роду існують більше 200 млн років (рис. 18).

Вчені виділили зі скелету губки органічну фракцію, а з неї – всі білки. Більшість білків виявилися карбоангідразами. Вчені визначили їх амінокислотну послідовність → геном → відповідні гени. Це дозволило, порівнюючи між собою нуклеотидні послідовності генів карбоангідраз примітивної губки і вищих тварин, чий геноми вже прочитані, реконструювати еволюцію цих білків у тварин.



Рис. 18. Примітивна архайчна губка Астроклери

Вчені дійшли висновку, що численні й різноманітні карбоангідрози тварин походять від одного предкового білка, який був у давнього спільного предка тварин. У різних еволюційних лініях ген висхідної карбоангідрози неодноразово зазнавав дуплікацій, так виникли нові різні варіанти карбоангідроз.

"Спільний давній предок тварин" жив задовго до кембрійських подій. Отже, тварини були добре підготовані (*преадаптовані*) до розвитку мінерального скелету. У них із самого початку були ферменти, здатні значно прискорювати утворення карбонату кальцію. Докембрійськими тваринами вони, напевно, використовувалися з іншою метою. Проте, коли умови змінилися, вони почали виконувати іншу функцію.

Зовсім нещодавно було з'ясовано, що у губок є частина комплексу так званих постсинаптичних білків, які у високоорганізованих тварин беруть участь у "прийомі сигналу". У губок немає нервових клітин. Навіщо їм ці білки?

Скоріше за все, вони беруть участь у обміні сигналів між клітинами. У тварин може бути відсутня нервова система, але інформація між клітинами якимось чином поширюється. Це ще один приклад того, що більшість еволюційних новацій виникають не на порожньому місці, а збираються з "підручного матеріалу", причому часто для радикальної зміни функції якогось білка достатньо невеликих генетичних змін.

Фанерозойський еон

Палеозойська ера

1. *Кембрій*. Клімат помірний, материки без гір. На суходолі панують бактерії, ціанеї, у морях – зелені, бурі, діатомові, золотисті, евгленові водорості. Майже вся Європа була морським дном. Виникло багато типів тварин. Спостерігався розквіт скелетних безхребетних: трилобітів, археоціат, губок, коралів, молюсків, голкошкірих. У кінці кембрію з'являються перші хордові тварини на кшталт ланцетника.

2. *Ордовік*. На межі кембрію і ордовіку відбувається Каледонське горотворення. Утворилися гірські системи Гренландії, Алтаю, Скандинавії, Забайкалля, Монголії. Відбувається найбільша в історії Землі трансгресія моря, що призводить до розвитку водної біоти. Спостерігається розквіт трилобітів, з'являються велетенські ракоскорпіони (рис. 19, 20).



Рис. 19. Відбитки давніх трилобітів

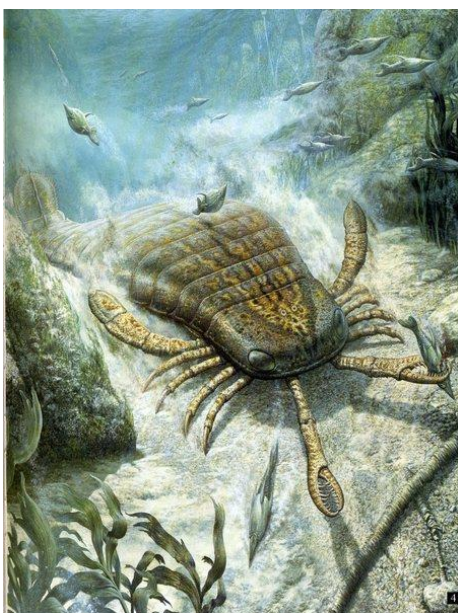


Рис. 20. Реконструкція велетенського ракоскорпіона

З'являються псилофіти на кшталт *Rhynia*, *Asteroxylon* (рис. 21).

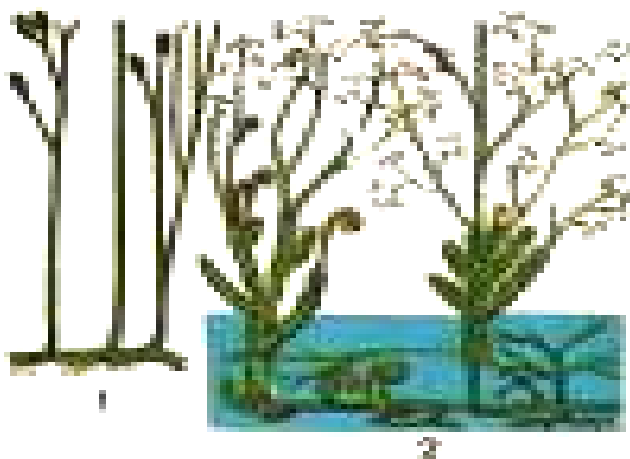


Рис. 21. Реконструкція Rhynia, Asteroxylon

3. *Силур*. Одна з найвизначніших подій – вихід рослин на сушу. Цьому сприяла концентрація вільного O_2 – до 10 % від сучасного стану, а також симбіоз рослин із грибами. Важливою подією була поява риб. З'являються двостулкові моллюски, перші павукоподібні, які мають трахейне дихання. У той же час зменшується кількість трилобітів, головоногих моллюсків, що свідчить про похолодання.

Ароморфози силуру:

- виникнення судинної системи у рослин;
- розчленування тіла на корінь, стебло, листки.

Впродовж багатьох років *Rhynia major* вважали першою наземною рослиною. Однак уже понад десятиліття відомо, що їй бракувало важливої ознаки наземної судинної рослини, а саме провідної тканини з типових трахеїдів. Вона має унікальну провідну тканину, схожу на таку у мохів.

4. *Девон*. Характерною ознакою цього періоду є поява земноводних. Йде інтенсивне підняття суші, це період теплого та вологого клімату. Серед рослинних організмів у кінці девону з'являються перші плауни, хвоці, папороті, які утворювали перші ліси.

Ароморфози девону:

- виникнення легень;
- формування типової п'ятипалої кінцівки важільного типу.

5. *Карбон*. Продовжується підняття суші, в результаті Герцинського тектогенезу. Утворюються герциніди, це більша частина гір Західної Європи, Центральної Азії, Австралії, Атлаські гори, Апалачі, Тянь-Шань, гори Уралу. Формується океан Тетіс, материки – Гондвана і Лавразія. Вимирає значна кількість водної біоти.

Основні події: поява плазунів; поява наземних комах; поява перших голонасінних рослин.

Ароморфози карбону:

- поява амніотичного яйця;
- кератинізація шкіри;
- поява метанефросу;
- формування насіння у рослин.

6. *Перм*. Це період регресії моря і першого великого вимирання біоти в історії Землі. Повністю вимерли трилобіти, стегоцефали, брахіоподи, велетенські спорові рослини, майже повністю наутіліди. Це період інтенсивної еволюції наземних комах, еволюції синапсидних форм рептилій.

Сьогодні причиною одного з найбільших вимирань в історії біоти (тут і далі класифікація вимирань за М. Йорданським) вчені вважають виверження Сибірських трапів (рис. 22).

Близько 251 млн років тому почалося це виверження і тривало майже мільйон років. Це було справжнє пекло, найбільше за останні пів мільярда років. Найбільше за часів існування людини виверження вулкану Кракатау (1883 р.) призвело до загибелі 36 тис. чоловік. За масштабами вилив Сибірських трапів прирівнюється до 150 тис. вулканів Кракатау, стверджують фахівці. Це була найбільша катастрофа за час існування Землі.



Рис. 22. Плато Путорана на Таймирі, утворене базальтовою лавиною (частина Сибірської трапової провінції, яка сформувалася \approx 250 млн років тому)

Дослідження вчених (січень 2012 р.) з Нанкінського інституту геології і палеонтології (Китай) говорять про те, що в цей час тварини вимирали через збільшення вмісту вуглекислого газу в атмосфері внаслідок потужної вулканічної діяльності.

Раніше більшість фахівців вважали, що у кінці перму вимерло \approx 95 % усієї флори та фауни, сьогодні китайські вчені припускають, що лише 60–70 %.

Як наслідок надходження в атмосферу великої кількості вуглекислого газу та метану спостерігалось глобальне потепління клімату (високі температури повітря $+50$ – 60 °С і води $+40$ °С). Крім того, випадали на землю, вважають фахівці, кислотні дощі.

У кінці перму склалися сприятливі умови для розвитку ще одного смертоносного вбивці – сіркобактерій, які виділяють сірководень. Вони активні у безкисневому середовищі, саме такі умови, виходячи з детального аналізу осадових порід, були в той час на Землі. Повітря і вода були згубними для більшості живих організмів.

Мезозойська ера

Характерною ознакою є розквіт і вимирання низки груп плазунів та поява птахів і ссавців.

1. *Триас*. З'являються вторинноводні групи рептилій на кшталт іхтіозаврів, плезіозаврів, а також крокодили і черепахи.

Ароморфоз: поява гомойотермії.

У 1991 р. Шанкр Чаттерджі описав викопну форму птаха, рештки якої були знайдені у верхньотріасових відкладах Техасу в США. На думку Чаттерджі, *протоавіс* мав низку пташиних ознак: будова окремих кісток черепа, хребців, кісток кінцівок та їх поясів, пропорції та значні розміри головного мозку, був здатен до польоту.

2. *Юра*. Це період домінування велетенських форм рептилій. Великі розміри мають низку фізіологічних переваг: вони вигідніші в енергетичному відношенні. Травоїдні форми – диплодоки, бронтозаври масою до 100 т, завдовжки до 30 м. Серед інших груп тварин інтенсивно розвивалися амоніти, червононогі молюски, голкошкірі. З'явилися перші сумчасті. Відбувається подальший розвиток голонасінних рослин.

3. *Крейда*. Інтенсивно проявляється Альпійське горотворення. Формуються Середземне, Чорне, Каспійське моря, гірські системи Альп, Піренеїв, Апеннін, Карпат, Кримські гори, Кавказькі, Памір.

Територія України була затоплена водою, внаслідок чого інтенсивно розвивалися планктонні форамініфери, які разом із золотавими водоростями утворили потужні поклади вапняків.

Ароморфози:

- поява квіткових рослин (поява квітки, подвійного запліднення), їх розвиток був тісно пов'язаний з еволюцією комах;
- поява плацентарних ссавців (утворення плаценти, живородіння).

Серед птахів з'явилися справжні неорнісові птахи, а саме: гесперорніси та іхтіорніси (зубаті птахи).

Починається друге велике вимирання біоти (за одними даними дуже швидко, впродовж 10–12 тис. років, за іншими – впродовж декількох мільйонів років). Варто зазначити, що це вимирання, як і вимирання перму, не було "світовою катастрофою", у тропічному поясі суттєвих змін не було. Вимерли головоногі молюски, амоніти з різнокольоровими закрученими раковинами і схожі на кальмарів белемніти, а також динозаври.

Гіпотези щодо вимирання динозаврів:

1. *Вулканічна гіпотеза* вперше висловлена Жоржем Кюв'є. Проте вулканічна діяльність була високою впродовж усього фанерозою. Відомий кліматолог М. Будико стверджує, що вулканічна діяльність призводить до зменшення сонячної активності на 50 %, а середньої температури повітря на 5–10 °С. Проте чому вимерли тропічні види, якщо там змін клімату не було? Але, наприклад, крокодили вижили. На такі запитання ця гіпотеза відповіді не дає.

2. *Імпактна гіпотеза* запропонована Луїсом Альваресом. Причина – зіткнення з одним або декількома астероїдами або кометою (з англ. *impact* – поштовх, удар). Як доказ – збільшення у 30 разів вмісту іридію, якому приписують астероїдне походження. Проте при падінні астероїдів повинні лишатися великі за розмірами кратери. На сьогодні таких кратерів не виявлено. Прихильники гіпотези вважають, що кратер знаходиться у водах Світового океану.

Одним із доказів прихильники гіпотези вважають ударний кратер діаметром 180 км² на півострові Юкатан, утворений падінням Чіксулубського метеорита (з мови майя "демон кліщів").

Сьогодні активно вивчаються Деканські трапи – потужні лавові відклади віком 65,5–66,5 млн років, поширені на території Західної і Центральної Індії. Радіоактивне датування підтверджує зв'язок між падінням Чіксулубського метеориту та посиленням трапового вулканізму (www.elementy.ru).

Ще одна з гіпотез вимирання динозаврів: *гіпотеза метеоритного дощу* (рис. 23).



Рис. 23. Розміщення метеоритних кратерів, що впали на Землю приблизно 65 млн років тому

Заперечення гіпотези: джерелом іридію є також мантія Землі; є чимало великих кратерів на Таймирі, поблизу берегів Канади, проте в інші періоди, коли істотних змін у складі живої матерії Землі не відбувалося.

3. Мутаційна гіпотеза

У 1968 р. на території Франції були знайдені яйця динозаврів. Вони мали дуже товсту шкаралупу, що складалася з декількох шарів, це, так зване, явище "яйця в яйці". Така оболонка перешкоджає надходженню до зародка O₂ і він гине. Вважають, що причиною цього патологічного явища було різке збільшення мутацій, викликаних дією космічних чинників, що й призвело до гормональних дефектів у рептилій та порушення репродукції.

4. Гіпотеза про вплив покритонасінних рослин

Вважають, що експансія покритонасінних призвела до вимирання динозаврів. Проте покритонасінні, як запевняють ботаніки, з'явилися за 45 млн років до вимирання цих тварин. Ще один варіант – можливо, у динозаврів була алергія на пилок квіткових рослин.

5. Кліматична гіпотеза

У травні 2005 р. в журналі "У світі науки" була опублікована стаття вчених Д. Краузе і Р. Роджера "Детектив крейдяного періоду". У статті, яка написана на основі проведених розкопок на Мадагаскарі, мова йде про те, що динозаврів цього острова вбила засуха.

6. Ентомологічна гіпотеза

Причиною вимирання, вважають фахівці, стали епізоотії. У динозаврів був відсутній імунітет до інфекції, яка поширювалася кліщами, нематодами, жалоносними комахами. Динозаври почали хворіти, а згодом вимерли.

7. Гіпотеза про періодичність вимирань у світі

Ця гіпотеза базується на статистичній обробці палеонтологічного матеріалу. На початку 80-х рр. ХХ ст. старі уявлення про спалахи наднових зірок отримали несподіваний розвиток. Американські та англійські астрономи Д. Уайтмор, Р. Меллер, А. Джексон висунули гіпотезу, за якою періодичні масові вимирання могли бути викликані ще не відкритою зіркою Немезидою. Кожні 26 млн років Немезида наближається до Землі, рухаючись еліптичною орбітою. Це призводить до падіння на Землю значної кількості астероїдів, відповідно підвищується рівень радіоактивного опромінення.

Ще одна екстравагантна гіпотеза була висунута вченими. Стосується вона тиранозаврів. *Тиранозаври, припускають фахівці, масово гинули від запалення горла.* Вчені встановили, що смертоносні *Tyrannosaurus rex* страждали від трихомонозу – захворювання, характерного для багатьох сучасних птахів. Стаття вчених з'явилась у журналі *Plos one*. У рамках дослідження палеонтологи вивчили рештки 65 тиранозаврів. Зокрема, вчених цікавили сліди на щелепах, які раніше пояснювалися сутичками між динозаврами. В результаті, вчені виявили у більшості тварин отвори з дуже рівними краями, що зовсім не характерно для слідів боротьби. Ці сліди, напевно, є результатом хвороби. Найбільш ймовірною є аналог трихомонозу – хвороби, що викликається одноклітинним паразитом *Trichomonas gallinae*.

Кайнозойська ера характеризується розквітом ссавців, птахів, комах, голонасінних і покритонасінних.

1. **Палеоген** (палеоцен, еоцен, олігоцен). У палеогені відмічена тенденція до аридизації. В середині палеоцену різноманітність ссавців значно збільшилася. До






кінця еоцену склалися всі основні ряди ссавців. Архаїчними копитними були кондилартри (Південна Америка). Більше спеціалізовані форми копитних – уїнтатерії, диноцерати (найбільші копитні того часу) вимерли у кінці еоцену, не витримавши конкуренції з прогресивнішими групами копитних. Згодом парнокопитні були витіснені непарнокопитними, гризунами, зайцеподібними.

2. *Неоген*. Впродовж неогену відбулося значне підвищення материків, що супроводжувалося морською регресією, поступовою посушливістю клімату і прогресуючим розвитком відкритих ландшафтів. Одночасно відбувалося поступове зниження середніх температур на поверхні землі. Почали переважати наземні тварини, пристосовані до життя у відкритих і відносно сухих місцях (лісостепів, степів і саван).

У середині неогену широко розповсюдилися примати, зокрема й антропоморфні (перші примати з'явилися ще в кінці мезозойської ери). *У неогені антропоморфні примати досягли найвищого розквіту.*

3. *Антропоген (плейстоцен, голоцен)*. На межі плейстоцену і голоцену (10 тис р. тому) відбулися суттєві зміни клімату – зледеніння на всій території, які призвели до кардинальних змін в історії фауни, що характеризує третє велике вимирання біоти в історії Землі. Вимерли представники мамутової фауни: мамути, печерні ведмеді, велетенські лінивці, гіллясторогі олені, шерстисті носороги тощо).

Ймовірні причини вимирання мамутової фауни:

-  антропогенний вплив;
-  кліматичні зміни, що вплинули на зміну флори (корму);
-  скорочення популяцій виду;
-  туберкульоз кісток;
-  дія "загадкового вірусу".

Більше читайте чи перегляньте на цю тему в Інтернеті:

- <http://postnauka.ru/video/23902> Лекція О.Маркова "Архейская эра";
- <http://postnauka.ru/video/27843> Лекція О. Маркова "Ранний и средний протерозой";
- <http://postnauka.ru/video/33782> Лекція К. Еськова "Великие вымирания";
- https://elementy.ru/novosti_nauki/433151/teoriya_simbiogeneza_50_let_spustya_parall_elnoy_eukariotizatsii_skoree_vsego_ne_bylo?from=rxblock;
- https://elementy.ru/novosti_nauki/433633/podschitan_vklad_arkheynykh_i_bakterialnykh_genov_v_eukariotnye_genomy;
- https://elementy.ru/video/564/otkrytiya_v_evolyutsii_itogi_2019_goda.

ЛЕКЦІЯ 4. Докази еволюції та методи її дослідження

1. Палеонтологічні докази.
2. Біогеографічні докази.
3. Морфологічні докази.
4. Ембріологічні докази.
5. Таксономічні докази.
6. Екологічні докази.
7. Генетико-селекційні докази.
8. Молекулярно-біохімічні докази.
9. Дані інших наук.

З моменту виникнення життя органічна природа знаходиться у неперервному розвитку. Процес еволюції триває вже багато сотень мільйонів років, і його результатом є різноманіття форм живого, яке до кінця не вивчене і не описане. Форми живого служать і продуктом, і об'єктом еволюції, тобто є фактичною основою для вивчення процесу еволюції у будь-якому масштабі.

Докази еволюції тісно переплітаються з методами вивчення еволюційного процесу. Розглянемо найголовніші з доказів еволюційного процесу, які дають нам біологічні дисципліни.

1. Палеонтологічні докази

Зміна фаун і флор у послідовних геологічних епохах здавна викликала у вчених думку про те, що більш молоді групи походять від древніх: земноводні від риб, плазуни від земноводних, ссавці від плазунів і т. д.

Палеонтологічні докази еволюції – одні з найбільш переконливих.

Головні палеонтологічні докази:

➤ *Викопні перехідні форми* – це форми організмів, які поєднують ознаки більш древніх і молодих груп. Раніше часто доводилося чути дивне твердження, що перехідні форми не існують. Цей факт залишився у минулому. Сьогодні відома велика кількість різних перехідних форм.

Тіктаалік – проміжна форма між лопатеперими рибами і першими земноводними (рис. 24). Тіктааліка відкрили у 2006 р. американські палеонтологи Едвард Дешлер, Ніл Шубін, Фаріш Дженкінс на території арктичної Канади (острів Елсмір). Мовою ескімосів тіктаалік означає – велика прісноводна риба, яка живе на мілководді. І справді, тіктаалік – плоска, вкрита лускою риба з крокодилячою головою. У тіктааліка низка ознак, що зближує його з лопатеперими рибами і в той же час з чотириногими.

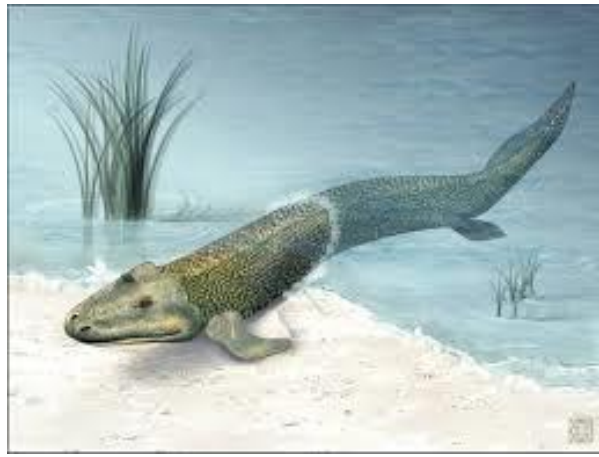


Рис. 24. Тіктаалік

Так звані риб'ячі ознаки: луска; промені плавців, такі як у кистеперих риб; складна нижня щелепа та піднебінні кістки. Тетрапоїдні ознаки: вкорочений череп; відділення від голови плечового поясу і відповідно мобільна голова; наявність ліктьового та плечового суглобів; часткова редукція зябрової кришки. Крім тіктааліка, до перехідних форм між лопатеперими рибами і чотириногими сьогодні відносять також: *Еустеноптерона*, *Акантостегу*, *Пандеріхта* та інші.

Геробатрахус – проміжна форма між хвостатими та безхвостими амфібіями (рис. 25).

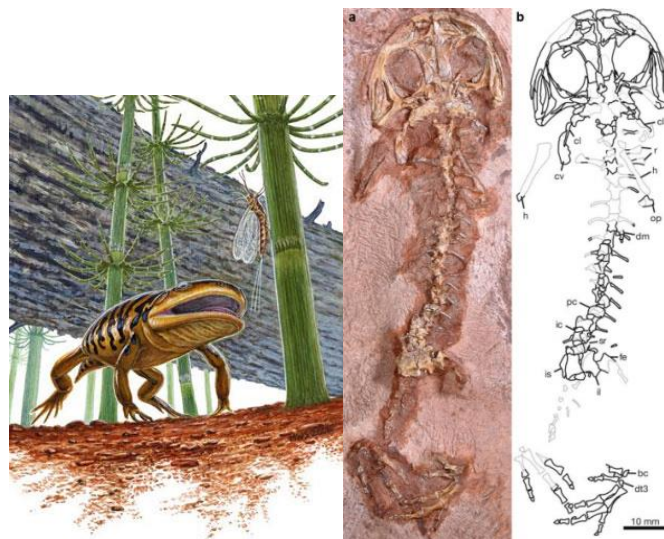


Рис. 25. Реконструйований геробатрахус на фоні девонського пейзажу

Циногнатус – перехідна ланка між плазунами і ссавцями (рис. 26). Мав усі основні риси, притаманні рептиліям, а також низку рис характерних для ссавців: лікоть зведений назад, а коліно – вперед; наявність двох потиличних виростів, зуби диференційовані.

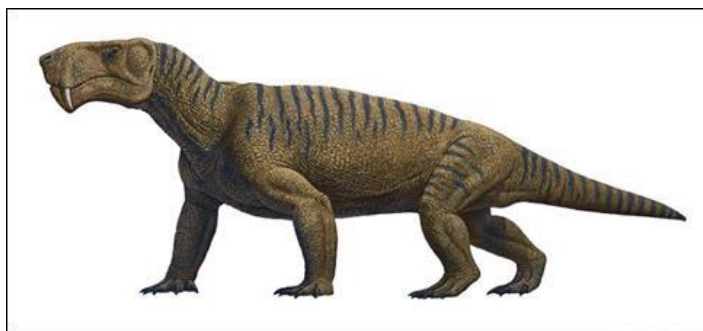


Рис. 26. Реконструйований циногнатус

Халкієрія (*Halkieria*) – тварина завдовжки 5–6 см, зустрічається у відкладах раннього та середнього кембрію (500–540 млн років тому), поєднує ознаки трьох типів – кільчастих червів, молюсків і брахіопод, і можливо, є близьким родичем загального предка цих тварин (рис. 27). Недивно, що халкієрію відносили до різних таксонів.



Рис. 27. Халкієрія

Історія її відкриття і реконструкція є досить повчальними. Ім'я халкієрія дали гіпотетичній викопній тварині, від якої мали тільки плоскі шипи. Вважали, що тварина була втиснута у вузьку щілину шипа й якимось утримувалася на субстраті в потоці води. Така реконструкція не була переконливою, і тому вирішили, що шип – це не цілий скелет, а тільки частина. Шипи халкієрії, як правило, знаходили разом з плоскими лусками. Підрахувавши співвідношення лусок і шипів, тварину почали зображати у вигляді черва, вкритого лусками і шипами. Це було все ж краще, на думку вчених, ніж незрозумілий монстр.

Проте в одному з лагерштеттів Гренладії виявили відбиток цілої тварини, у якої – о жах! – були шипи халкієрії. *Лагерштетти* – місця знахідок викопних тварин з унікальною збереженістю. В лагерштеттах викопні тварини збережені з найдрібнішими деталями будови і твердих, і м'яких частин тіла. Це відбитки покривів, м'язів, травної, кровоносної, видільної систем – саме того, що є

найціннішим для анатома і дозволяє не тільки реконструювати вимерлий організм, а й визначити його місце у системі тваринного світу. Лагерштетти, як не дивно, характерні саме для кембрійських і ордовицьких шарів. Більшість встановлених раніше перехідних форм відомі саме з лагерштеттів.

І ось вона, реальна халкієрія, – багатосегментний черв, трохи схожий на червоногого молюска – слизня, вкритий рядами лусок декількох типів, а попереду і позаду прилаштувалися щитки, що нагадують раковини брахіопод. Таку химеру, звичайно, жоден найсміливіший зоолог не міг навіть уявити. Проте тепер ми знаємо, як приблизно міг виглядати спільний предок молюсків, брахіопод і кільчаків.

➤ *Палеонтологічні ряди* – це ряди викопних форм, пов’язані один із одним в процесі еволюції, що відображають хід філогенезу. В наш час відомо багато різних палеонтологічних рядів: коней, носорогів, слонів.

Наприклад, якщо простежити філогенетичний ряд хоботних, то можна констатувати наступне (рис. 28):

- відбувалося збільшення росту тварин (біля витоків еволюції стоять меритерії, які жили в олігоцені і були завбільшки з сучасних тапірів);
- розвиток хобота;
- перетворення різців верхньої щелепи на бивні;
- редукція зубів, окрім кутніх.

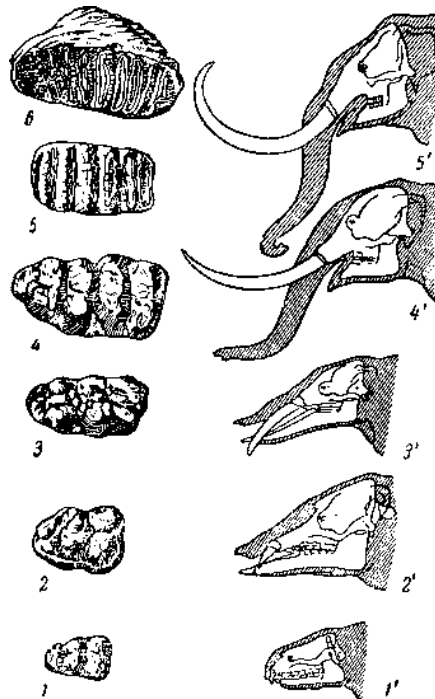


Рис. 28. Розвиток голови і кутніх зубів у предків слона (за Абелем): 1, 1' – меритерій з еоцену, 2, 2' – палеомастодонт з олігоцену, 3, 3' – трилофодонт з міоцену, 4, 4' – мастодонт з плейстоцену, 5, 5' – стегодонт з пліоцену, 6 – слон з плейстоцену

В цілому еволюція хоботних пов'язана з вимиранням великої кількості давніх форм і разом з тим веде до посилення і нагромадження нових змін.

Палеонтологічний ряд родини коні побудований В. Ковалевським і виглядає наступним чином (рис. 29):

- *eoginус* – найдавніший предок коня, це невелика лісова тварина до 30 см, мала 4 пальці;
- *oroginус* мав зменшений 4-й палець;
- *меzогinус* мав зріст до 45 см і вже 3 пальці на кінцівці;
- *міогунус* мав іншу, ніж у попередників, зубну формулу;
- *парагінус* мав більш пристосовані зуби і лише 3 пальці, зрослі у копито;
- *меріхінус* мешкав на відкритих просторах, мав більший зріст;
- *пліогінус* – однопалий степовий кінь;
- *плезінус* – дуже близький до сучасного коня.

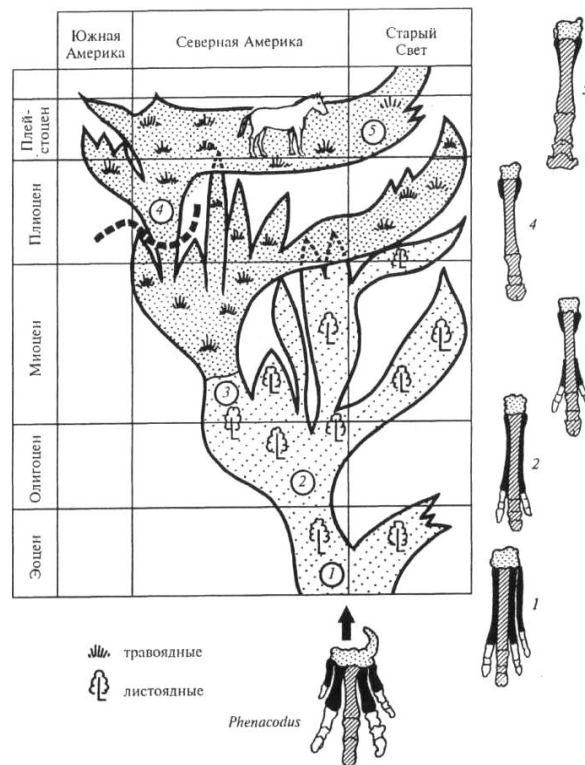


Рис. 29. Ряд коней:

1 – *eoginус*, 2 – *міогінус*, 3 – *парагінус*, 4 – *пліогінус*, 5 – *плезінус*

➤ *Послідовність викопних форм*

Палеонтологічні ряди конструюються на основі аналізу окремих розрізних знахідок із різних територій. При цьому завжди лишається вірогідним, що якісь форми, які жили в минулому, випадають через відсутність матеріалу.

За певних сприятливих умов зберігаються в одному місці всі вимерлі форми (рис. 30). При пошаровому аналізі таких відкладів можна отримати

дійсну картину виникнення і змін форм в еволюції. При аналізі послідовності викопних форм виникає можливість визначити реальну швидкість перебігу еволюційного процесу. Найкраще послідовність викопних форм вивчена для молюсків.



Рис. 30. Послідовність викопних форм верхньопліоценових молюсків роду Gyraulus за І. І. Шмальгаузенем

Якими б переконливими не були палеонтологічні докази, вони одні без сучасних форм не дають повної загальної картини еволюційного процесу.

2. Біогеографічні докази

Своєрідність тваринного і рослинного населення кожної біогеографічної області пояснюється історією фізико-географічної оболонки Землі, геологічною історією морів і континентів (рис. 31).

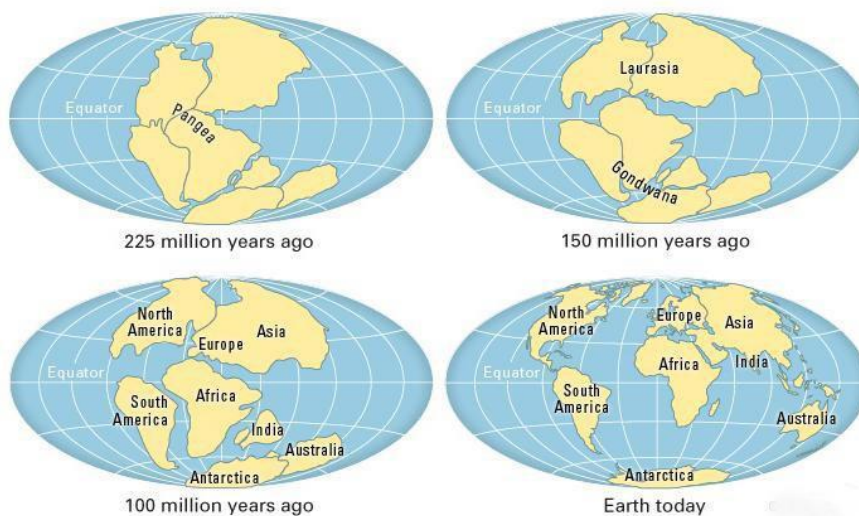


Рис. 31. Дрейф континентів

Біогеографія дозволяє проаналізувати загальний хід еволюційного процесу в окремо взятій групі організмів.

➤ *Острівні форми.* Флора і фауна островів більш своєрідна, чим глибше і довше ці острови були ізольовані від основної суші.

Так, наприклад, порівняно недавно втратили зв'язок з материком Британські острови. Вони мають фауну з невеликою кількістю автохтонних (виникли саме тут) видів. До останніх відносяться куріпка-граус, 2 види полівок, декілька видів равликів, комах.

З іншого боку, давно відокремлений (десятки мільйонів років) від Африки острів Мадагаскар має фауну настільки своєрідну, що виділяється в особливу зоогеографічну підобласть. З 36 родів ссавців – 32 роди ендемічні, з 127 родів птахів – майже половина – ендеміки.

Детальний аналіз острівної фауни дозволяє відтворити шляхи еволюції групи близьких видів.

З часів Ч. Дарвіна класичним прикладом є еволюція галапагоських в'юрків. У далекому минулому на Галапагоський архіпелаг (1000 км від Південної Америки) потрапила висхідна форма в'юрків і швидко розселилася на островах (рис. 32). На кожному з островів відбулася значна диференціація на види. Зараз серед в'юрків зустрічаються форми, пристосовані до живлення твердим насінням, комахами і т. д. Цей приклад не поодинокий. У 2018 р. орнітологи зафіксували випадок утворення нового виду галапагоських в'юрків.

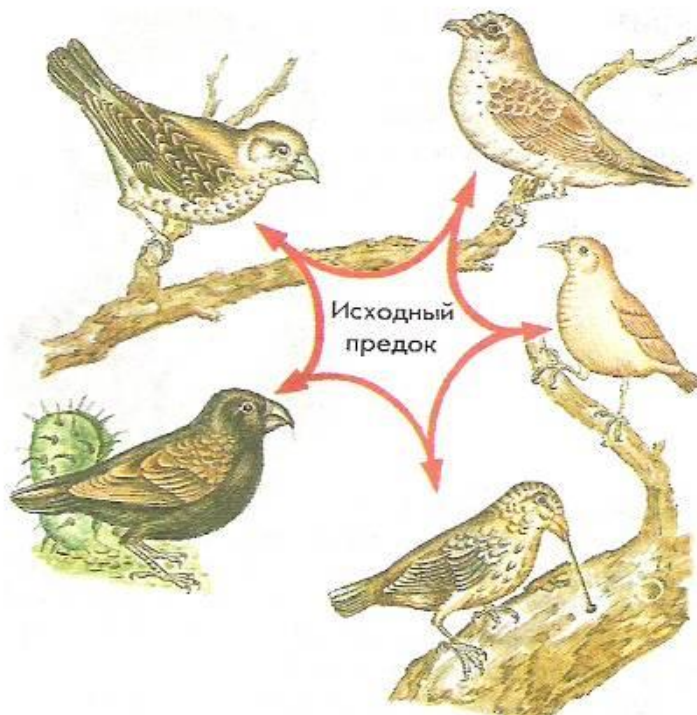


Рис. 32. Походження різних видів в'юрків від материкової висхідної форми

У поняття "острівні форми" включаються також мешканці глибоких печер, ізольованих гір і водойм. У печерній фауні зустрічаються форми, поява яких добре пояснюється недавньою еволюцією від близьких форм, які живуть поблизу печер. Так, наприклад, найближчі родичі сліпої риби, що мешкає у Мамонтовій печері (штат Кентуккі, Північна Америка) є звичайні мешканці водойм цього району. З іншого боку, печерні мешканці можуть мати найближчих родичів досить далеко, що не прямо, але вказує на виключну древність вселення у печери. Так, найближчі родичі сліпого протеза з підземних вод колишньої Югославії – амфібії з роду *Necturus*, мешкають у Північній Америці.

Схожа ситуація спостерігається при перебуванні організмів в ізольованих гірських районах. Схили Кіліманджаро і Кенії (Африка) розділені лише 300 км плоскогір'ям, мають схоже населення. 18 видам гірсько-лісових ссавців (маври, білки, дамани та ін.) зі схилів г. Кенія відповідають 18 близькоспоріднених, але все ж інших видів зі схилів Кіліманджаро.

В усіх випадках розвиток острівних фаун і флор пов'язаний з просторовою ізоляцією, що виступає еволюційним фактором.

➤ *Переривчасте розповсюдження.*

В історії нашої планети звичними були випадки, коли організми, які населяли значні території, зникали на більшій частині свого ареалу, не пристосувавшись до зміни середовища. Такі види зберігалися лише на невеликих ділянках. Таким прикладом для Європи є альпійська фауна – комплекс видів, які були широко розповсюджені у льодовиковий період. Зараз ці види населяють лише окремі високогірні ділянки Альп та Піренеїв.

Інший приклад – звичайна конвалія, широко розповсюджений вид у лісовій зоні Європи. У лісах Кавказу і на Далекому Сході є близькі види. Можливо, що колись конвалія була широко розповсюджена по усіх лісових помірних районах Північної Євразії, але під час наступу льодовика суцільний ареал був розірваний. Після відступу льодовика окремі частини колись одного виду стали розвиватися самостійно і збереглися лише у Середземномор'ї, на Кавказі, на території Далекого Сходу. Вивчення таких біогеографічних ситуацій дозволяє зрозуміти особливості розвитку органічного світу великих і малих територій.

➤ *Релікти.*

Про флору і фауну минулого Землі свідчать і реліктові форми. Релікти – окремі види або невеликі групи видів з комплексом ознак, характерних для давно вимерлих груп минулих епох, котрі раніше були широко розповсюджені.

Гатерія, або *туатара*, – єдиний представник цілого ряду рептилій, має архаїчні риси, характерні для плазунів, що жили у мезозої (рис. 33). Сьогодні зустрічається на окремих дрібних островах Нової Зеландії.



Рис. 33. Гатерія, або туатара

Латимерія – єдиний сучасний представник кистеперих риб із ряду целакантоподібні (рис. 34). Відкриття сучасної латимерії було сенсацією ХХ ст., оскільки цих риб вважали давно вимерлими. Її традиційно вважали реліктовим видом. Сучасне вивчення латимерії (сьогодні відомо два її види) дає певні підстави сумніватися в тому, що латимерія є реліктом (https://elementy.ru/novosti_nauki/431982).



Рис. 34. Латимерія

Гінкго – листопадна голонасінна деревна рослина, нині розповсюджена тільки у Китаї та Японії як декоративна (рис. 35). Зовнішній вигляд гінкго дозволяє уявити деревні форми, які вимерли в юрський період.



Рис. 35. Гінкго дволопатеве

Вивчення реліктових форм дозволяє будувати обґрунтовані гіпотези про зовнішній вигляд вимерлих груп, їх спосіб життя тощо.

3. Морфологічні докази

Використання морфологічних (порівняльно-анатомічних, гістологічних і т. д.) доказів і методів вивчення еволюції базується на простому принципі – глибока внутрішня схожість організмів може показати спорідненість цих форм.

➤ Гомологія органів

Органи з загальним планом будови, які розвиваються зі схожих зачатків і виконують схожі або різні функції, називаються *гомологічними*. Різні за зовнішнім виглядом і функціями кінцівки ссавців складаються зі схожих елементів: плече, передпліччя, кисть. У всіх випадках зберігається єдиний план будови і не тільки ссавців. Наприклад, можна порівняти будову кінцівки у ряду: земноводні – плазуни – птахи – ссавці (рис. 36). Або у різних ссавців: кріт – кажан – кінь – примат.

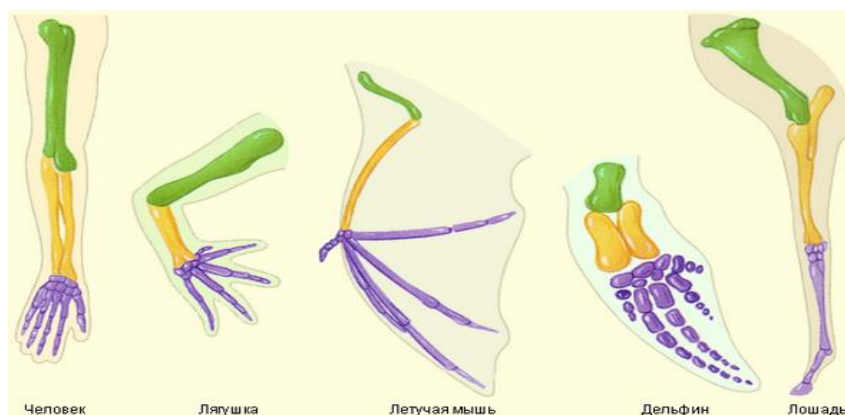


Рис. 36. Гомологія органів

Встановлення гомології органів дозволяє зробити висновок про спорідненість організмів, які досліджувалися. Великим успіхом порівняльної

анатомії було встановлення гомології слухових кісточок середнього вуха хребетних тварин (рис. 37). Їх походження Ви детально вивчали в курсі "Зоологія хордових". Гомологічними є видозмінені листки – вусики гороху і голки кактуса (рис. 38). Отруйні залози у змій є гомологами слинних залоз, молочні залози ссавців є гомологами потових залоз. Явище гомології слід відрізняти від аналогії.

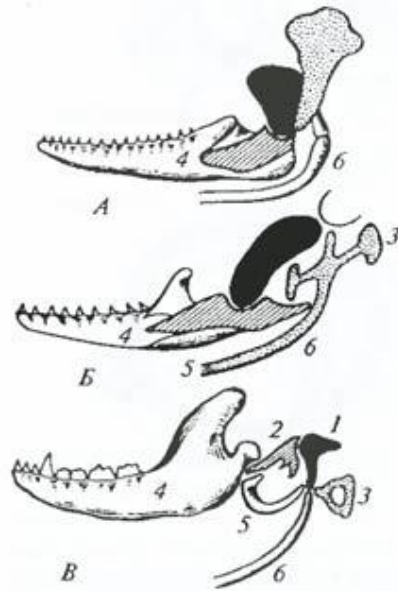


Рис. 37. Гомологія слухових кісточок середнього вуха ссавця (В) кісткам вісцерального черепа кісткової риби (А) і плазуна (Б): 1 – квадратна кістка (коваделко ссавців), 2 – зчленівна кістка (молоточок ссавців), гіомандибуляре (стремінце наземних тварин), 4 – зубна кістка, 5 – кутова кістка (барабанна кістка ссавців), 6 – гіюїд

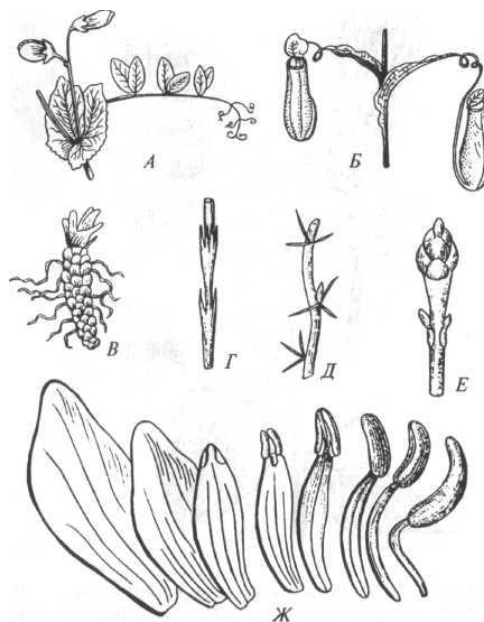


Рис. 38. Гомологічні органи:

А – вусики гороху, Б – глечики непентеса, В – лусочки на кореневищі, Г – стеблові луски хвоща, Д – колючки барбарису, Е – брунькові луски, Ж – видозміни листкової пластинки

➤ *Аналогічними* є органи лише зовні схожі, що викликано, як правило, виконанням схожих функцій, а не спільним походженням. Для встановлення спорідненості та шляхів еволюції аналогічні органи не мають значення. Наприклад, колючки кактуса – видозмінені листки, колючки барбарису – пагона, колючки шипшини – шкірочки, це все аналогічні органи (рис. 39). Очі наземних комах і головоногих молюсків, незважаючи на значну подібність, є аналогічними органами, оскільки розвиваються з різних зачатків (рис. 40). Зябра річкового рака, пуголовка і бабки; спинний плавець касатки і акули; бивні слона і моржа теж аналогічні органи.

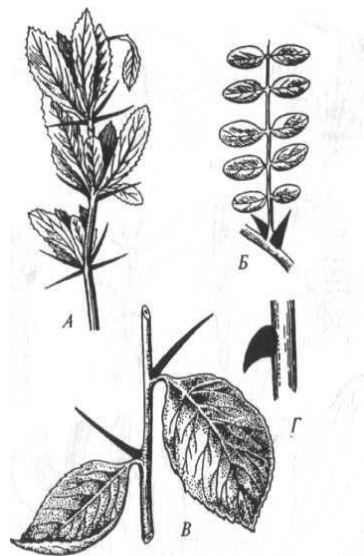


Рис. 39. Приклади аналогічних органів у рослин:

*А – колючка барбарису, формується з листків; Б – колючка робінії білої – з прилистків;
В – колючка глоду – з пагона; Г – колючка ожини – з кори*

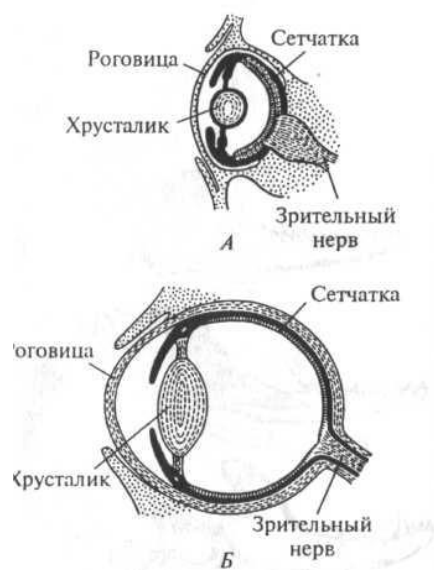


Рис. 40. Подібність у будові очей наземних комах (А) та головоногих молюсків (Б)

Виявлення гомології органів дозволяє встановити спорідненість груп і показати спрямованість дії природного добору.

➤ *Рудиментарні органи й атавізми*

У будові практично будь-якого організму є органи або структури недорозвинені у порівнянні з гомологічними структурами споріднених організмів, такі органи і структури називають *рудиментарними*.

Розглянемо декілька класичних прикладів рудиментарних органів (рис. 41):

- У китоподібних на місці поясу задніх кінцівок у товщі м'язів є від 1 до 3 невеликих кісточок, які пов'язані зараз лише з м'язами сечостатевої системи. Ці рудименти тазових кісток підтверджують факт походження китів і дельфінів від наземних чотириногих предків із розвиненими задніми кінцівками.
- Рудиментарні задні кінцівки пітона (рис. 42), безногої ящірки жовтопуза також вказують на походження їх від предків із розвиненими кінцівками.
- У новозеландського ківі від крил лишилися ледь помітні вирости – рудименти, які свідчать, що у предків були справжні крила.
- Багато рудиментів у людини – апендикс; вушні м'язи; м'язи, які піднімають волосяний покрив шкіри, лишилася тільки здатність "гусячої шкіри"; куприк.

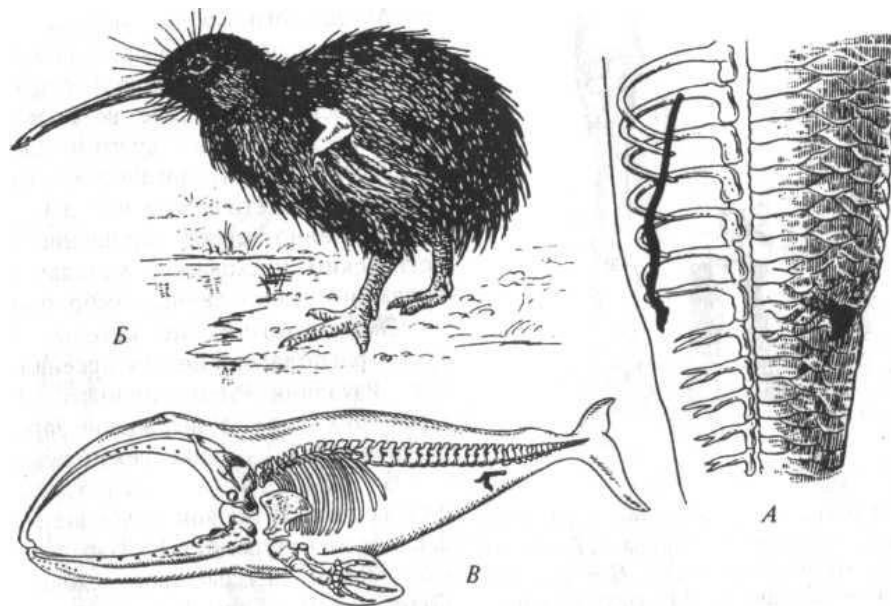


Рис. 41. Рудиментарні органи: А – задні кінцівки пітона, Б – крила новозеландського ківі, В – тазовий пояс китоподібних



Рис. 42. Рудиментарні кінцівки пітона

Іноді рудиментарні органи можуть досягати у деяких особин всередині виду таких значних розмірів, що нагадують особливості будови предкових форм.

Орган або структура, що демонструють "повернення до предків", називають *атавістичними* (з латинської *atavus* – предок). У людини атавізмами є значний волосяний покрив, наявність декількох пар сосків, хвіст (рис. 43). Варто зауважити, що всім відомий зі шкільних підручників хлопчик з хвостом насправді хвостом не є. При більш детальному вивченні було з'ясовано, що це грижа спинно-мозкових нервів або пухлини, просто витягнуті шкіряними виростами без кісткової основи. Куприк у таких людей звичайний.



Рис. 43. Атавізми у людини

Ще один з прикладів атавістичних органів – задні кінцівки у дельфіна (рис. 44).



Рис. 44. Яскравий приклад атавізму: дельфін із задніми кінцівками

Відмінність рудиментарних органів від атавізмів у тому, що рудиментарні органи зустрічаються майже у всіх членів даної популяції, а атавізми – лише у окремих особин.

Іншу можливість розрізнення рудиментів і атавізмів дає їх різне функціональне значення. Якими б незначними не були рудименти, вони завжди виконують певну функцію. Тазові кістки китоподібних є місцем кріплення м'язів, які забезпечують нормальну роботу анального отвору і статевих органів, апендикс у людини – орган лімфоутворення, крила у нелітаючих птахів, наприклад у страусів, є турнірною зброєю і допомагають при бігові.

Атавізми ж, усі без винятку, не несуть ніяких спеціальних функцій, важливих для виду.

Рудиментарні органи та атавізми є переконливими доказами процесу еволюції.

➤ *Порівняльно-анатомічні ряди*

Прикладом може бути розвиток кінцівки у сучасних непарнокопитних ссавців: *тапір* (мешкає у тропічних лісах, має 4 пальці) – *носоріг* (савана, 3 пальці) – *кінь* (відкриті простори, 1 палець) (рис. 45).

Порівняння сучасних однопрохідних, сумчастих і плацентарних ссавців. Вони розмножуються: відкладанням яєць – народженням недорозвинених малят – виникненням справжньої плаценти.

Морфологічні докази майже завжди поєднуються з іншими.

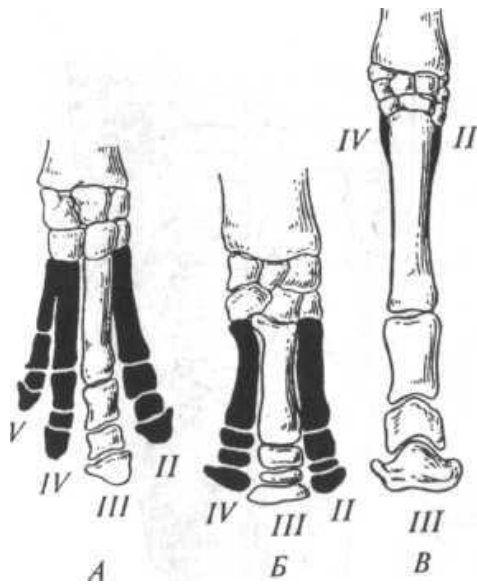


Рис. 45. Розвиток кінцівки у сучасних непарнокопитних ссавців: тапір – носоріг – кінь

4. Ембріологічні докази

У першій половині ХХ ст. видатний натураліст Карл Бер сформулював "закон зародкової подібності". Суть його в наступному: чим більш ранні стадії індивідуального розвитку досліджуються, тим більше схожі ці організми.

Наприклад, на ранніх стадіях розвитку ембріони хребетних майже не відрізняються один від одного. Лише на середніх стадіях з'являються відмінності, на більш пізніх стадіях – характерні ознаки класу (рис. 46).

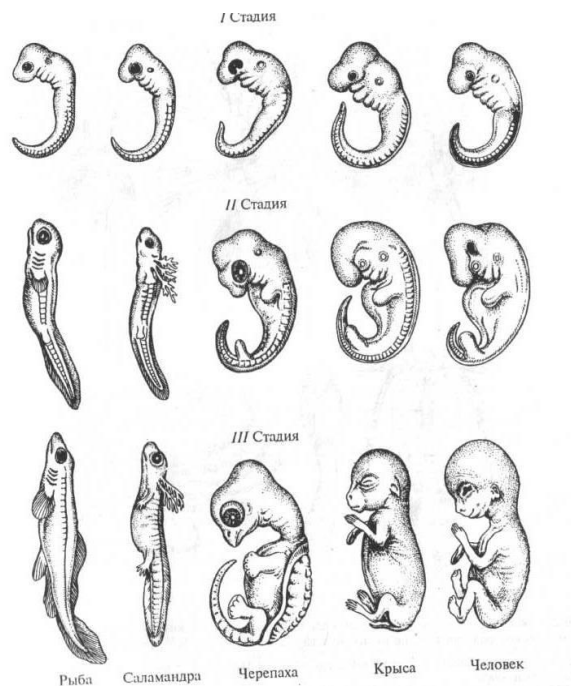


Рис. 46. Подібність зародків хребетних тварин і людини

Зародкова подібність вказує на єдність походження та єдність початкових етапів еволюції. У процесі онтогенезу ніби повторюються (рекапітулюють) риси предкових форм, на ранніх стадіях – риси далеких предків, на більш пізніх стадіях – риси близьких предків (рис. 47, 48, 49).



*Рис. 47. Місячний ембріон людини при позаматковій вагітності.
Видно зачатки зябрових дуг та хвіст*

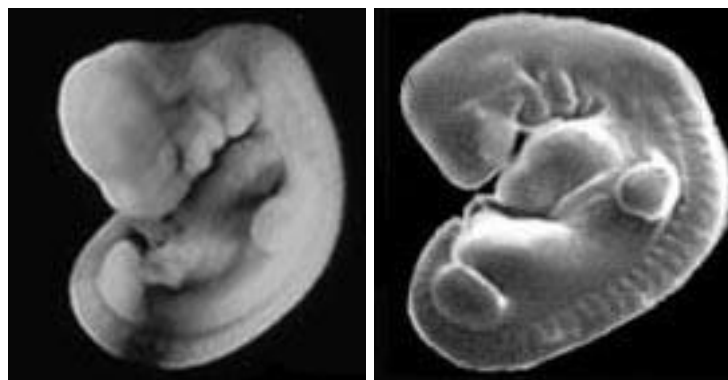
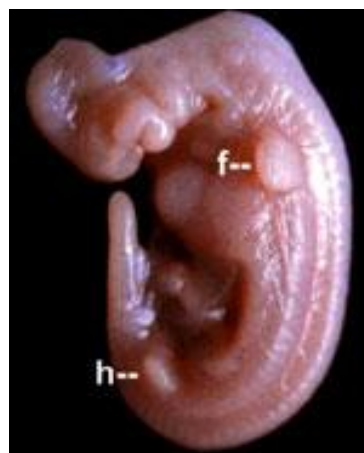


Рис. 48. Ембріон kota (зліва) і людини (справа) на стадії, коли добре видно зяброві дуги, хвіст, зачатки передніх та задніх кінцівок



*Рис. 49. Ембріон дельфіна. Видно зачатки передніх (f) і задніх (h) кінцівок.
З передніх сформуються плавці, задні зникнуть*

Принцип рекапітуляції торкається не тільки морфологічних змін, а й фізіолого-біохімічних ознак. Наприклад, зародок птаха на ранніх стадіях розвитку виділяє аміак, на середніх – сечовину, на пізніх стадіях – сечову кислоту. Личинки безхвостих амфібій теж виділяють аміак, а дорослі жаби – сечовину. Тобто в процесі еволюції хребетних відбувалася втрата ферментів для розкладу сечової кислоти (кінцевий продукт обміну пуринів).

Одного разу після публічної лекції видатного біолога Джона Холдейна одна поважна дама заявила: "Не можу собі уявити, щоб із однієї клітини сформувалася така складна структура, як організм людини, що складається з трильйонів клітин, навіть якщо на це у нього були мільярди років". На це Холдейн їй відповів: "Мадам, Ви самі це пройшли. І у Вас пішло на це лише дев'ять місяців!"

5. Таксономічні докази

Систематики встановлюють ієрархічну супідрядність таксонів, яка вказує на еволюційні взаємовідносини між ними, ступінь споріднення тощо.

Особливо важливими є сучасні перехідні форми, які поєднують ознаки різних типів організмів. Наприклад, *асцидії* мають низку ознак хребетних і безхребетних тварин. *Евглена зелена* має ознаки представників царства тварин і рослин. *Перипатус* має ознаки членистоногих і кільчастих червів. *Мечохвіст* – представник сучасних членистоногих займає проміжне положення між членистоногими і викопними трилобітами, його личинка дуже схожа до трилобітів (рис. 50). Наявність перехідних форм свідчить про єдність організації й походження стовбурів філогенетичного дерева.

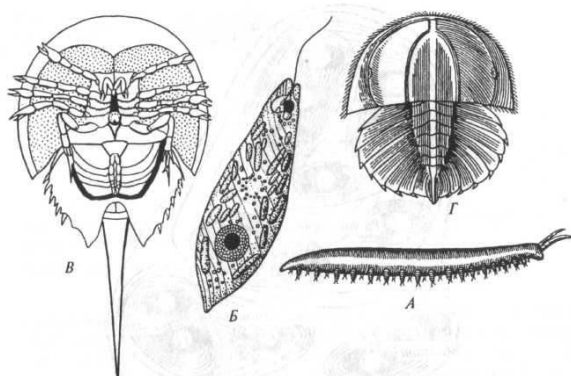


Рис. 50. Асцидія. А – перипатус, Б – евглена зелена, В – мечохвіст, Г – викопний трилобіт

6. Екологічні докази

Екологія, вивчаючи умови існування та взаємовідношення між живими організмами, відіграє важливу роль у пізнанні процесів еволюції. Весь еволюційний процес є адаптаціогенезом – процесом виникнення і розвитку адаптацій. Екологія розкриває значення цих адаптацій.

Наприклад, екологи показали, що при колонізації островів види з високою швидкістю розмноження мають значні переваги. На пізніх стадіях колонізації переваги отримують види з меншими потенціями розмноження, але вони мають високу конкурентну здатність.

Еволюційні зміни добре прослідковуються і на прикладі динаміки екосистем, де між видами виникають складні взаємовідносини у боротьбі за існування. Взаємна пристосованість видів один до одного, яка при цьому виникає, відіграє важливу роль у створенні динамічної рівноваги та стійкості екосистеми.

У Центральній Америці і Мексиці при відсутності мурашок на акації дерево гине через поїдання його листя іншими комахами.

Метелик-монарх стає неїстівним для хижаків через накопичення у його тілі при поїданні листя отруйних рослин високотоксичних глюкозидів. Таких прикладів дуже багато.

Для обґрунтування теорії природного добору важливими виявилися дослідження екологів на модельних популяціях із вивчення забарвлення, поведінки та форми тіла у деяких комах.

7. Генетико-селекційні докази

Усі різноманітні породи домашніх собак, котів, корів, курей, голубів мали загального дикого предка. Загальновідомі успіхи генетики і селекції у сфері створення нових форм рослинних організмів. Експериментально отримані не тільки нові сорти і підвиди, а й нові самостійні види і навіть міжродові форми рослин.

Особливе значення для еволюційної біології має розвиток популяційної генетики, яка дозволяє розкрити процеси, що призводять до незворотних змін частот різних генів у популяціях.

Розвиток сучасної еволюційної біології визначається насиченням її генетичними ідеями та методами. Саме генетичні дослідження зробили можливим проведення експериментів на мікроеволюційному рівні, розкрили значення окремих еволюційних факторів, виявили фундаментальне значення виду як якісного етапу еволюційного процесу і популяції як елементарної одиниці еволюції. Методологічно важливим результатом стало широке впровадження експериментальних підходів у вирішенні еволюційних завдань.

8. Молекулярно-біохімічні докази

Основою будови усіх живих істот є складні високомолекулярні речовини білкового типу. Молекули ДНК є носіями спадкової інформації й у всіх живих форм знаходяться у тісному зв'язку з білками, утворюючи молекули

нуклеопротейдів. В основі будови живого на Землі лежать білки і нуклеїнові кислоти.

Єдність хімічного складу тварин і рослин підтверджується принциповою подібністю будови хлорофілу, гемоглобіну і гемоціаніну. Дослідження показали, що це дуже близькі за хімічним складом органічні речовини. Схожі у всіх живих організмів і основні біохімічні процеси – окислення, гліколіз, розщеплення жирних кислот, транспорт специфічних речовин через клітинну мембрану. У організмів різних груп ці процеси забезпечують близькі за будовою ферменти. Вивчення загального хімічного складу і особливостей обміну речовин призвело до висновку про хімічну універсальність життя на Землі (В. Вернадський), що є одним із доказів єдності походження життя.

Біохімія володіє спеціальними методами дослідження, які дозволяють із високою точністю встановити спорідненість різних груп. При порівнянні білків крові використовується здатність організмів виробляти антитіла, які потім можна виділити з сироватки крові та визначити, при якому розведенні ця сироватка буде реагувати з тією, що порівнюється.

Такий аналіз показав, що найближчими родичами людини є вищі людиноподібні мавпи, а найбільш далекі серед приматів – лемури.

Виявлено схожість крові хижих ссавців із ластоногими, близькість птахів із крокодилами та черепахами. Знайдені риси подібності між хордовими і голкошкірими. Великі відмінності між хвостатими і безхвостими земноводними. Схожі методи досліджень використовують і у ботаніці.

Для оцінки еволюційних змін можна використовувати ступінь подібності первинної структури нуклеїнових кислот у різних груп організмів, наприклад, через гібридизацію ДНК.

Розщеплення на окремі нитки ДНК одного організму "гібридується" з молекули ДНК іншого виду і залежно від того, наскільки розрізняються послідовності нуклеотидів, гібридизація захоплює більші або менші ділянки ниток ДНК. Цим досягається кількісна оцінка еволюційних змін, що відбулися з видами, які порівнюються.

ДНК людини гомологічна ДНК макаки на 78 %, людини і бика – на 28 %, людини і пацюка – на 17 %, людини і лосося – на 8 %, людини і кишкової палички – на 2 %.

9. Дані інших наук

На основі даних, отриманих порівняльною фізіологією, можна прослідкувати еволюційний розвиток тих або інших функцій. Так, за обміном речовин гриби стоять ближче до тварин, ніж до рослин, що послужило основою для виділення їх у самостійне царство (А. Белозерський).

Значний інтерес для вивчення тонких особливостей перебігу процесів еволюції має вивчення поведінки тварин, на що звертав увагу ще Ч. Дарвін. У близьких видів, які нещодавно відособилися від загального предка, зберігається багато загальних дрібних рис поведінки (К. Лоренц, Н. Тінберген). Деякі характерні древні риси поведінки у птахів і ссавців можуть бути не менш важливими доказами їх походження від загального предка, ніж гомологічні органи або інші класичні порівняльно-анатомічні докази.

Зіставлення різних підходів до вивчення еволюції демонструє, що постійно відбувається поглиблення класичних методів дослідження і розвиток нових. Важлива сучасна риса – використання різних методів вивчення еволюції, їх взаємодоповнюваність. Методи палеонтологічні органічно поєднуються не тільки з морфологічними або біогеографічними, а й з біохімічними, генетичними і т. д.

Більше читайте чи перегляньте на цю тему в Інтернеті:

- <https://www.evolbiol.ru/document/1198> А. Марков Доказательства эволюции;
- https://www.youtube.com/watch?v=15Cx7_CoQFE А. Марков "Переходные формы".

ЛЕКЦІЯ 5. Вчення про вид та видоутворення

1. Концепції виду.
2. Критерії та структура виду.
3. Видоутворення.

1. Концепції виду

Вперше термін "вид" був запропонований *Аристотелем* для позначення схожих між собою організмів, проте це мало логічний, а не біологічний характер.

Вид – одне з найдивніших та найсуперечливіших понять у біології. Уявлення про вид як біологічну категорію виникло завдяки роботам *Джона Рейя*. У XVII ст. Рей спостерігав на своєму городі, що з насіння культурних рослин можуть вирости такі ж рослини, а бур'яни виростають з іншого, власного насіння або кореневища (в той час багато хто думав, що вони ростуть з одного насіння). Отже, висхідне визначення виду було таким: вид об'єднує особин на основі 2-х критеріїв: спільних морфологічних ознак та здатності до продовження роду.

Карл Лінней вперше сформулював уявлення про вид як про універсальну, дискретну й об'єктивно існуючу в природі реальну категорію. Саме завдяки роботам Ліннея поняття "вид" почали широко використовувати на практиці.

Згодом концепція виду набула, окрім властивості стійкості, ще й властивість змінності. *Ж. Ламарк* та *Ж. Бюффон* визнавали змінність видів та заперечували реальність існування видів. Так у біології виникає дилема: "або види без еволюції, або еволюція без видів".

У *Ч. Дарвіна* трактування виду доволі-таки розпливчате. І це не дивно. Дарвін зазначав, що види не повинні і не можуть бути абсолютно чіткими та дискретними. Бо головна властивість – пластичність, здатність постійно змінюватися в силу законів мінливості, спадковості та добору. Між різновидом і видом немає чіткої межі, тому що різновиди з часом можуть стати видами, а сьогоднішні види в минулому були лише різновидами інших, предкових видів. У сучасній біосфері ми бачимо різні групи особин на різних стадіях цього процесу.

У 1873 р. *Алексис Жордан* сформулював вчення про елементарні види. Цей французький ботанік вивчав крупку весняну (самозапильна рослина). Клонуючи популяцію, він досить легко отримав близько 300 ліній зі стабільними морфологічними ознаками, які далі не розщеплювалися. Ці лінії були названі *елементарними видами*.

У результаті досліджень сформувалися уявлення про 2 типи видів:

- ✓ елементарні або неподільні – *жорданони euspecies*;
- ✓ збірні, містять різновиди – *ліннеони conspecies*.

Лише через три десятиліття напружених досліджень *С. Коржинського, С. Семенова-Тянь-Шанського* та ін. було встановлено, що жорданони реально в природі не існують. *У природі існують ліннеони.*

Сьогодні ніхто не сумнівається в тому, що види реально існують. **Вид – це перш за все єдиний генофонд, сукупність алелей, які еволюціонують як одне ціле.** Принаймні для тих, хто розмножується статеві.

Типологічна концепція К. Ліннея

Це одна з перших концепцій виду. К. Лінней був креаціоністом, у той же час він визнавав, що вид має різновиди. Організми відносяться до певного виду, якщо вони мають відповідні ознаки, типові для всіх особин цього виду.

Типологічна концепція не відображає еволюційних змін. Її не можна застосувати тоді, коли вид має складну структуру. Проте до цього часу її застосовують для опису нових видів. Їх описують, як правило, за однією чи декількома ознаками, порівнюючи з відомими видами. Основними є зовнішні ознаки, оскільки за міжнародним кодексом систематики, типові екземпляри нових видів мають вічно зберігатися в музеях та гербаріях.

Біологічна концепція

Автором біологічної концепції є *Ернст Майр*. Біологічна концепція сформульована у роботі "Зоологічний вид і еволюція" 1968 р. Майр дав таке визначення виду: "Вид – це група природних популяцій, які схрещуються і репродуктивно ізольовані від інших таких груп".

Основні положення біологічної концепції:

- види визначаються не відмінностями, а відособленістю (генетична самостійність виду);
- види складаються не з незалежних особин, а з популяцій;
- популяції одного виду репродуктивно ізольовані від популяцій інших видів.

Проте ця концепція не є універсальною. Зокрема, її не можна застосовувати до видів, які розмножуються нестатевим шляхом, та до вимерлих форм. У палеонтології неможливо встановити наявність репродуктивної ізоляції.

Політипічна концепція виду

Є більш широким еквівалентом біологічної концепції. Вид може включати в себе декілька підвидів. *М. Вавілов* у своїй роботі "Ліннейський вид як система" (1931) показав, що вид складається з підпорядкованих елементарних одиниць. Завдяки роботам *Л. Берга, В. Біанкі, Б. Реша, Е. Майра* сформувалася дана концепція.

Види, які не поділяються на підвиди, називаються *монотипічними*. Види, які мають два і більше підвидів, – *політипічними*. Бурій ведмідь має 8 підвидів, лисиця – 17, соболь – 6, горностаї – 11, ласка – 8, білка – 29, заєць-біляк – 10.

Наявність підвидів є результатом мікроеволюції. Визнання цього факту стало важливою подією у таксономії ХХ ст., концепція дозволила спростити класифікацію багатьох груп тварин. До 1910 р. вченим було відомо 19 тис. монотипових видів, політипичність дозволила звести їх до 8600 видів.

Еволюційна концепція

Сформульована *Джорджем Сімпсоном*. Вид розглядається як "... родовідна (послідовність популяцій від предків до нащадків), що еволюціонує незалежно від інших (ліній) і має свою еволюційну долю та тенденції" (*Simpson, 1961*).

Концепція базується на спостереженні, що популяція зберігає свою цілісність, незважаючи на можливість деякого обміну з іншими. Це визначення підкреслює тривалість існування виду у часі. Вид зберігає свою унікальність у порівнянні з іншими, має свої еволюційні тенденції та історичну долю. Ця концепція працює для будь-яких видів і є досить популярною.

Філогенетична концепція

Найбільш популярна сьогодні. Вона виникла в рамках ідеології філогенетичної систематики або *кладистики*. Відома також під назвою *кладистична концепція*, або концепція *В. Хеннінга*.

Сьогодні ця концепція є вживаною для більшості біологічних класифікацій різних видів та таксонів. Результатом є спеціальні діаграми, які називаються *клатограмами* (рис. 51). Вони відображають гіпотетичні філогенетичні зв'язки. Кожна частина загального дерева називається "клада". Вона включає всі таксони, які мають спільного предка. Кожна клада характеризується набором ознак, притаманних її членам, але відсутніх у предків. Такий підхід сьогодні є досить популярним у біології.

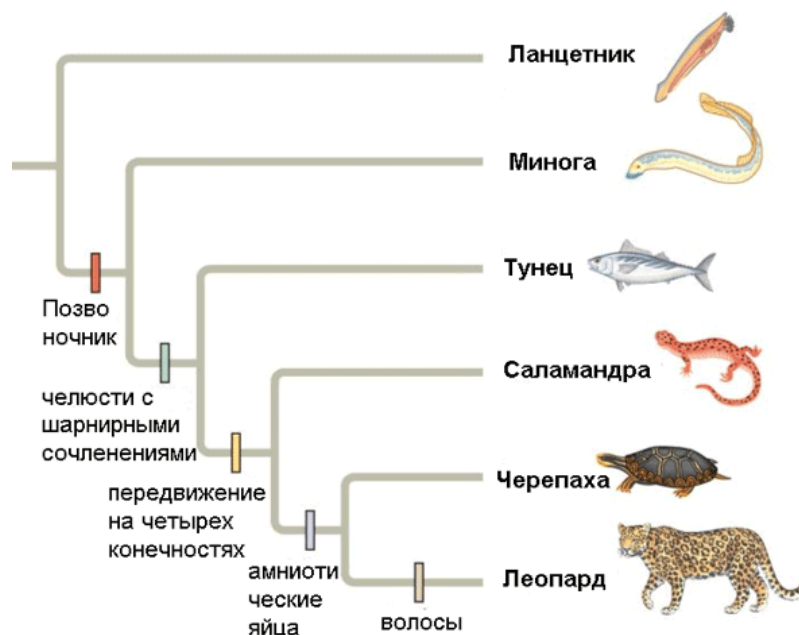


Рис. 51. Клатограма хордових тварин

Морфологічна концепція виду

Ця концепція базується на уявленні про дискретність видів, використовується в основному палеонтологами. Згідно з цією концепцією між видами є хіатус – проміжок (відмінність) за певними ознаками. Перед Вами череп *Homo sapiens* і *H. neandertalensis*, вони мають низку відмінностей (розміри щелеп, різна форма потиличного відділу і т. д.). Саме ці відмінності дозволяють палеонтологам у більшості випадків чітко визначати належність до того чи іншого виду, наприклад, у гомінід (рис. 52).



Рис. 52. Череп *H. sapiens* і *H. neandertalensis*

2. Критерії та структура виду

Критерій – ознака, за якою визначають вид. Сьогодні є багато критеріїв виду.

Морфологічний критерій використовує ознаки зовнішньої будови, окремих структур, ембріональних ознак для прийняття рішення про таксономічну належність організму. Це найбільш поширений критерій. На морфологічному критерії виросла систематика рослин і тварин. Цей критерій не абсолютний. Сьогодні у деяких тварин виявлені види-двійники, і даний критерій для їх визначення не підходить.

Каріологічний критерій базується на визначенні кількості хромосом у хромосомному наборі та їх будови з таксономічною метою. Клітини особин кожного виду мають певну визначену кількість хромосом. Сьогодні методика визначення каріотипу доведена до стану застосування її в польових умовах. Це один із найнадійніших сучасних критеріїв виду. Проте можуть зустрічатися види з однаковою кількістю хромосом. Наприклад, 13 видів макак мають 42 хромосоми.

Фізіологічний критерій базується на аналізі фізіологічних особливостей організму. Наприклад, теплостійкість гамет і соматичних клітин, репродуктивна ізоляція тощо.

Біохімічний критерій – це використання біохімічних даних для визначення виду. Залежно від практичного значення організму використовують такі біохімічні методи:

- хімічний аналіз для виявлення речовин, що властиві окремим групам організмів;
- імунологічні реакції дозволяють вивчити реакції осадження комплексу антиген-антитіло;
- хроматографічний аналіз дозволяє розділити та аналізувати суміш речовин завдяки різній сорбції (поглинанню) сорбентом складових частин досліджуваної суміші речовин;
- визначення співвідношення пуринових і піримідинових основ ДНК;
- гібридизація ДНК базується на тому, що за допомогою спеціальних ферментів нитка ДНК розділяється на дві. Потім нитки одного виду гібридизуються з нитками іншого виду. Наприклад, методом гібридизації було встановлено, що ДНК людини на 78 % гомологічна ДНК макаки, на 28 % ДНК бика і т. д. Даний критерій досить дороговартісний;
- метод електрофорезу білків дозволяє визначити видову належність за картами електрофоретичних фракцій білків. Електрофорез – це направлене переміщення електрично заряджених частин в електропровідному розчині. Метод гель-електрофорезу дозволяє розділити білки, які відрізняються однією амінокислотою.

Географічний критерій аналізує поширення (ареал) виду. Коли його розглядати окремо, він дозволяє виявити ранг географічної раси або виду. Він не є вирішальним, оскільки ареали видів можуть збігатися повністю або частково.

Етологічний критерій використовує дані етології. Манера співу, танцю, залицяння, спосіб побудови гнізда використовуються у таксономії. Проте елементи поведінки мають сезонний характер. Фіксований матеріал, з яким, як правило, працює таксономіст, нічого не говорять про поведінку. До того ж складність поведінки характерна лише вищим тваринам.

Екологічний критерій дозволяє визначати місце проживання виду, його екологічну нішу, роль в екосистемі. Проте сам критерій не дозволяє розділити екологічні форми всередині виду, його недостатньо для визначення певного виду.

Отже, серед критеріїв виду немає жодного, який може бути абсолютним видовим критерієм сам по собі.

Структура виду

Рослини	Тварини
біотип	дем
популяція	
екотип	раса
підвид	
вид	

3. Видоутворення

Впродовж останніх років чітко сформувалися два протилежні за змістом концептуальні підходи до процесу видоутворення:

1. Концепція поступових змін.
2. Концепція раптового (сальтаційного) видоутворення.

Тривалий час точилися суперечки між прихильниками цих концепцій. Сьогодні вже ніхто не сумнівається в тому, що види утворюються і поступово, і раптово.

Поступове видоутворення є загальноприйнятим і гарно продемонстрованим вченими.

Раптове видоутворення. Теорія сальтаційного видоутворення належить **Стівену Гулду** і **Нільсону Елдріджу**, названа авторами теорією переривчастої рівноваги (1972 р.). Згідно з теорією, види у природі існують у стаціонарному стані до того часу, доки знаходяться у рівновазі з середовищем. Коли рівновага порушується, відбувається посилення добору і швидке (за сотні поколінь) видоутворення. Новий вид знову може довго існувати у рівновазі з середовищем і не змінюватися (рис. 53). Таке видоутворення частіше спостерігається у рослин і грибів.

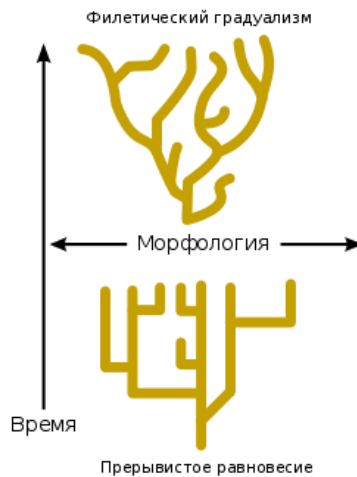


Рис. 53. Схема поступового та раптового видоутворення

Сьогодні виділяють такі способи видоутворення.

❖ **Алопатричне** або географічне видоутворення (від грецького "алло" – різний, "патріа" – батьківщина) передбачає наявність географічної ізоляції з наступною репродуктивною ізоляцією (рис. 54). Таке видоутворення є переважаним у тварин і рослин ($\approx 90\%$).

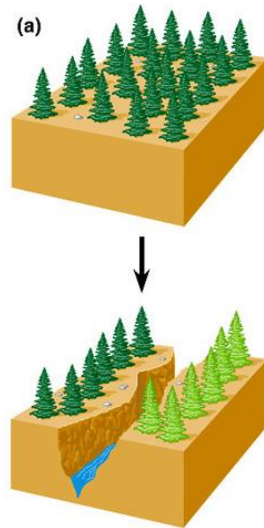


Рис. 54. Схема алопатричного видоутворення

Приклади алопатричного видоутворення:

- Європейський дрізд горобинник випадково (під час бурі) потрапив у Гренландію і став там звичайним гніздовим птахом. Гніздиться на землі, змінилися харчування, час розмноження тощо.
- Яскравим прикладом алопатричного видоутворення є різні види галапагоських в'юрків (рис. 55), формування після відходу льодовика декількох видів конвалії тощо.

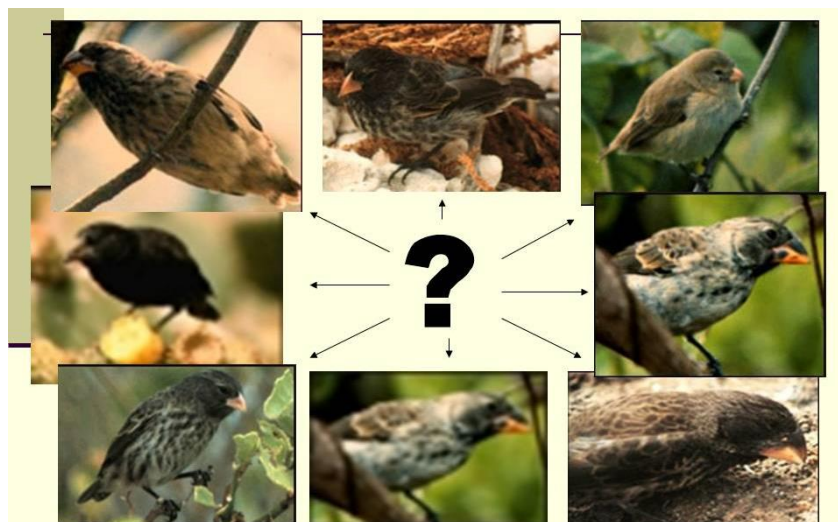


Рис. 55. Схема видоутворення галапагоських в'юрків

1. **Симпатричне** видоутворення характеризується наявністю репродуктивної ізоляції. В популяції виникають репродуктивні бар'єри, які заважають панміксії. Утворення нового виду йде всередині старого (рис. 56). Довго вважали, що симпатричне видоутворення теоретично є можливим, проте навряд чи це можна буде довести і тим паче знайти приклади його дії. Лише у 2016 р. були описані беззаперечні випадки симпатричного видоутворення.

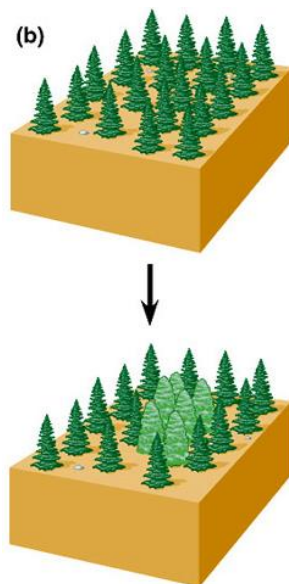


Рис. 56. Схема симпатричного видоутворення

Приклади симпатричного видоутворення:

- Два види цихлідових риб (рис. 57) з озера Апойо (Нікарагуа). Це озеро діаметром 5 км, завглибшки до 200 м, залитий водою вулканічний кратер. Воно повністю ізольоване від інших водойм, утворилося близько 23 тис. років тому. Німецькі вчені довели, що *A. zalius* відокремився від *A. citrinellus* безпосередньо в цьому озері, в умовах симпатрії. Вчені порівняли послідовність мітохондріальної ДНК (мтДНК) у 120 риб обох видів о. Апойо та 500 представників *A. citrinellus* з інших озер. Аналіз показав, що всі риби досліджуваного озера мають монофілетичне походження, причому варіанти мтДНК з о. Апойо не зустрічаються в інших водоймах. Це означає, що озеро заселялося одного разу, повторної колонізації та обміну генами з мешканцями інших водойм не було. Сучасні мешканці озера, скоріше за все, є нащадками однієї самки, яка колись потрапила до водойми. Це була самка виду *A. citrinellus*. Аналіз генетичних маркерів ядерної ДНК підтвердив попередні результати.

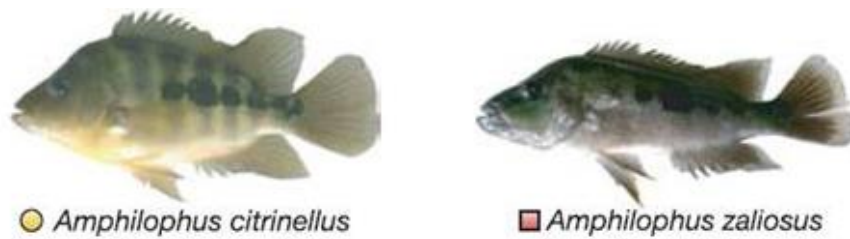


Рис. 57. Два окремі види цихлідових риб з озера Апойо

Ці два види риб цілком репродуктивно ізольовані. Про це свідчать також етологічні експерименти: риби безпомилково обирають статевих партнерів свого виду. Крім того, ці риби мають істотні морфологічні відмінності. Спосіб життя у них теж різний. *A. citrinellus* тримається ближче до дна водойми, всеїдний, харчується водоростями, зрідка комахами. *A. zaliosus* плаває в товщі води, водорості не їсть. Обидва види рівномірно розподілені в озері.

- Пальми роду *Howea* острова Лорд-Хау (невеличкий вулканічний острів поблизу Австралії, виник $\approx 6,4\text{--}6,7$ млн років тому). Цей острів – ідеальне місце для вивчення симпатричного видоутворення, оскільки він виник не так давно, повністю ізольований і досить малий за розмірами. Флора острова нараховує 241 вид рослин, з яких майже половина – ендеміки. Ендемічними є і пальми *H. belmoreana*, *H. forsteriana*, які є численними на острові. Пальми так сильно відрізняються одна від одної, що у ботаніків ніяких сумнівів, що це різні види, ніколи не виникало.

На основі аналізу ДНК вчені встановили, що досліджуваний ендемічний рід пальм є монофілетичним. Предок пальм потрапив на острів з Австралії приблизно 4,5–5,5 млн років тому, приблизний час розходження двох видів від 2,5 до 1 млн років тому. Репродуктивна ізоляція пальм забезпечується різним часом цвітіння. Крім того, ці пальми віддають переваги різним типам ґрунту. Порівняльно-генетичний аналіз підтвердив симпатричне походження цих пальм.

2. Гібридогенне видоутворення

Гібридизацію практикували вже древні народи Передньої Азії з часів неоліту. Так, систематично схрещуючи осла з кобилою, отримували мулів. У природі був виявлений і введений у культуру спонтанно виниклий плодовитий аллоплоїд сливи – гібрид аличі та терну. Ще одним із прикладів є горобино-кизильник (рис. 58), знайдений на півдні Якутії не окремими екземплярами, а цілою популяцією, яка освоїла значну територію (близько 300 км).



Рис. 58. Горобинокизильник

Світової слави набули експерименти Георгія Карпеченка з синтезу міжродового гібриду між редькою і капустою (рафанобрасіка), опубліковані у 1924–1927 рр. Цитологічний аналіз отриманого гібриду показав, що він має суму диплоїдних наборів батьківських форм, тобто є тетраплоїдом. Так вперше в історії була подолана гібридна стерильність, яка виникала внаслідок порушення кон'югації хромосом у мейозі через негомологічність хромосом гаплоїдних гамет. Оцінюючи експериментальний синтез нового виду, здійснений Карпеченком, М. Воронцов зазначає, що це був перший випадок конструювання нового геному, тобто застосування тієї технології, яка згодом отримала назву генної інженерії.

За даними Стеббінса та Айали, 47 % покритонасінних рослин є поліплоїдами. У другій половині ХХ ст. поліплоїдне і гібридогенне формоутворення було виявлено у тварин. Л. Бояркін та І. Даревський описали неординарний тип гібридогенного видоутворення у деяких амфібій (роди *Ambistoma* і *Pelophylax* (*Rana*)) і рептилій (роду *Lacerta*). Вони, зокрема, вказали, посилаючись на роботи інших дослідників, що звичайна ставкова жаба *P. esculenta* є гібридом між *P. lessonae* і *P. ridibunda*.

Плідні гібриди зустрічаються у природі й серед ссавців. Сьогодні відомі випадки схрещування між малим і крапчастим, великим і червонощоким ховраками.

– **Квантове видоутворення**

Назва даного способу видоутворення була запропонована В. Грантом, у подальшому вивчав Е. Майр, він називав це видоутворення **перипатричним**. Зміст його полягає в тому, що початок новому виду може дати зовсім невелика група організмів (периферійні ізоляти), яка потрапила до нових умов існування під час розселення.

Уявімо, що десь за межами області, зайнятої цим предковим видом, один або декілька мігрантів заснували невелику дочірню колонію. Така дочірня колонія буде просторово ізольована в займаній нею периферичній місцевості. Особи-засновники приносять в цю дочірню колонію лише невелику і невідпад-

кову вибірку з генофонду предкової популяції. Тому в процесі заснування нової колонії має місце дрейф генів. Далі, оскільки особинам-засновникам спочатку доводиться схрещуватися між собою, впродовж перших поколінь у новій колонії відбувається інбридинг і додатковий дрейф генів.

Інбридинг у такій маленькій ізольованій дочірній колонії веде до утворення і закріплення нових гомозиготних сполучень генів, які зазвичай були б зруйновані внаслідок панміксії у предковій популяції. Це само по собі і є джерелом фенотипічних нововведень.

У випадку квантового видоутворення висхідна популяція майже не несе генетичного тягара, тому плата за добір стає мінімальною. Майже всі члени популяції відразу набувають низку пристосувальних ознак від батьків, у результаті загальна швидкість процесу видоутворення значно зростає.

Така форма видоутворення характерна для більшості острівних популяцій теплих регіонів.

ЛЕКЦІЯ 6. Адаптаціогенез

1. Організмені та групові адаптації
2. Преадаптації.
3. Адаптивний та інадаптивний шляхи еволюції.
4. Гіперадаптивність.

1. Організмені та групові адаптації

Адаптації – це виникнення і розвиток конкретних морфо-фізіологічних властивостей, значення яких залежить від умов середовища.

Ознаки адаптацій:

- життєздатність;
- конкурентоздатність;
- фертильність (здатність лишити слід).

Адаптації поділяють на *організмені* та *групові*.

Організмені адаптації

1. *Морфологічні* адаптації розрізняють:

а) *засоби пасивного захисту* (панцир черепахи, мушля молюска, хітиновий покрив ракоподібних, голки їжака та дикобраза, колючки кактуса тощо).

б) *захисне або криптичне забарвлення* (рис. 59). У більшості риб верхня частина тіла темніша, а нижня – світліша. Захисне забарвлення дозволяє бути непомітним на фоні субстрату. Класичні уявлення про значення забарвлення у зебр сьогодні теж змінилися. Про це більш детально читайте за посиланням (https://elementy.ru/novosti_nauki/431775/Pochemu_zebry_polosatye).



Рис. 59. Приклади захисного забарвлення у тварин (окунь, бугай, зебра)

Одним із різновидів захисного забарвлення є *захисна форма тіла – мімізія* (рис. 60). Найкраще мімізія розвинена у комах.



Рис. 60. Приклади мімізії у тварин (листовертка, паличник)

в) *застережне забарвлення* (рис. 61). Це, як правило, яскраве забарвлення у тварин, що свідчить про їх отруйність.



Рис. 61. Приклади застережного забарвлення у тварин (колорадський жук, золотистий листолаз, жовточерева кумка)

г) *мімікрія* – властивість деяких організмів імітувати зовнішній вигляд або інші ознаки непов'язаних організмів. Термін вперше введений у зоологію Генрі Бейтсом. Розрізняють *бейтсівську мімікрію* – коли неотруйний вид копіює (є схожим зовні) з отруйним видом тварин. Класичними прикладами бейтсівської мімікрії є: зовнішня схожість метеликів білянок (неотруйні) на геліконід (отруйні). Неотруйні вужі копіюють отруйних аспідів (рис. 62).



Рис. 62. Приклади бейтсівської мімікрії

Не так давно вчені описали ще один цікавий приклад бейтсівської мімікрії. Пташенята сірої аулії, яка гніздиться в Перу копіюють отруйну волохату гусінь, схожість вражає (рис. 63). Така схожість є дуже вигідною. Детальніше на сайті <http://elementy.ru/news/432388>.



Рис. 63. Мімікрія у птахів. Сіра аулія (a, c, e) та отруйна волохата гусінь (b, d, f)

Виділяють ще один різновид мімікрії – *мюллерівська мімікрія*. Це така форма мімікрії, при якій попереджувальне забарвлення успадковується у кількох різних отруйних або неїстівних видів. Два або більше видів, наслідуючи один одного, утворюють так зване "кільце мімікрії". Мюллерівська мімікрія найчастіше зустрічається серед комах. Класичним прикладом є метелики німфаліди різних підродин. Вони часто літають разом і мають взаємне наслідування. Інший приклад – забарвлення ос і бджіл має багато спільних ознак.

2. Фізіологічні адаптації дозволяють підтримувати на належному рівні різні фізіологічні процеси в організмі. Наприклад: засмага шкіри у людини; склад крові та швидкість току крові у ескімосів удвічі вища, ніж у європейців; сольові залози у морських плазунів та деяких птахів, які дозволяють їм виводити надлишок солі з організму, оскільки вони вимушені пити солону воду.

3. Етологічні адаптації. Наприклад, тварини часто прикидаються мертвими (рис. 64). Добування і запасання їжі у тварин. Використання інсектицидів для обприскування стін в Африці призвело до появи комарів, які не сідали на стіни, а тільки на жертв. Птахи виносять шкаралупу яєць далі від гнізд після вилуплення пташенят, щоб не демаскувати його.



Рис. 64. Етологічні адаптації (звичайний вуж та опосум)

Групові (видові) адаптації:

1. *Конгруенції* – це сукупність ознак і властивостей, які забезпечують існування виду як системи (репродуктивні, трофічні, об'єднання у зграї, стада).
2. *Поліморфізм всередині виду* – здатність існувати у різних формах.
3. *Рівень мутабільності*. Висока мутабільність розхитує генотип, низька теж не доцільна. Середня мутабільність виробилася в процесі еволюції і забезпечує існування виду як системи.
4. *Оптимальна чисельність і плодючість виду*.

2. Преадаптації

У цьому випадку адаптивні явища виникають, випереджаючи існуючі умови. Термін преадаптації ввів у науковий обіг французький вчений Люїс Кено.

На островах Нової Зеландії живуть папуги Кеа. Загальновідомо, що папуги мають гострий дзьоб, схожий на дзьоб хижих птахів, для розколювання насіння та плодів, бо є рослиноїдними птахами. Проте у кінці ХХ ст. було помічено, що ці папуги почали роздзьобувати рани на спинах овець і харчуватися м'ясом, як справжні хижаки (рис. 65). Для цього їм у пригоді став гострий дзьоб.



Рис. 65. Новозеландський папуга Кеа

Класичний приклад індустріального меланізму у березового п'ядуна (рис. 66), а саме наявність двох морф (темної і світлої) можна теж розглядати як преадаптацію.

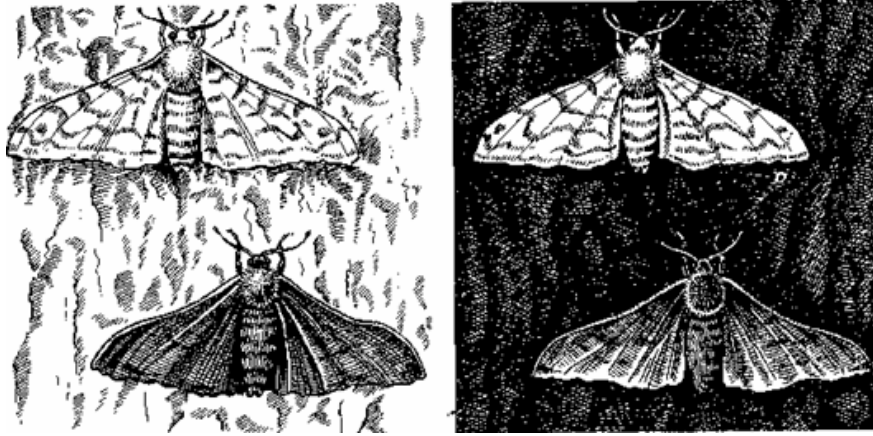


Рис. 66. Березовий п'ядун дві морфи: темна і світла

Ще Чарльз Дарвін звернув увагу на те, що тім'ячка на черепі ссавців полегшують пологи, хоча їх виникнення не було пов'язане з живородінням, тобто це теж преадаптація (рис. 67).

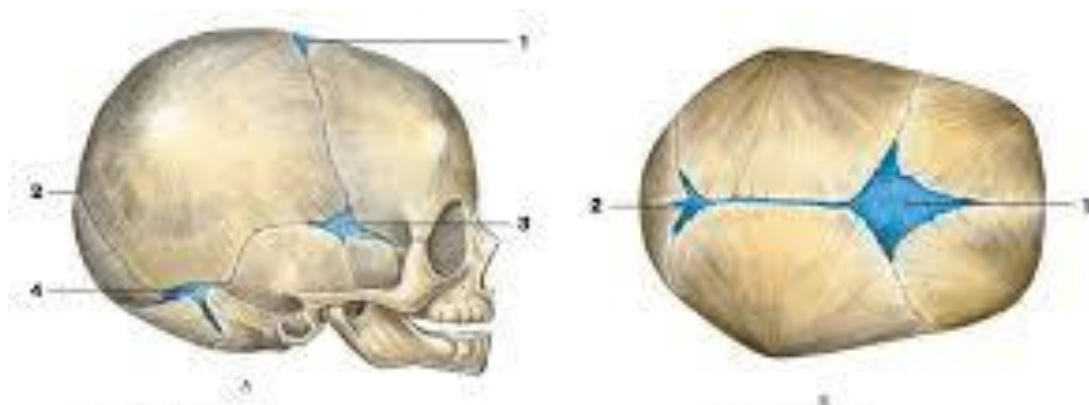


Рис. 67. Тім'ячка на черепі у новонародженого

3. Адаптивний та інадаптивний шляхи еволюції

Усі адаптації завжди відносні, про це говорив ще Ч. Дарвін. Сьогодні розрізняють *адаптивний* та *інадаптивний* шляхи еволюційного процесу. Відносність пристосувань яскраво проявляється у багатьох випадках невдалого рішення. Такий "невдалий вибір" напрямку еволюційних перетворень, який здатен у змозі раніше чи пізніше призвести до еволюційного глухого кута був названий В. О. Ковалевським *інадаптивною еволюцією* (неприсосовною).

Зміни у будові кісток стопи та кисті у парнокопитних у ході еволюції відбувалися по-різному (рис. 68). У одних просто відбувалося зменшення кількості пальців. Це, як з'ясувалося в подальшому, був інадаптивний шлях еволюції, такі тварини згодом вимерли. А у предків сучасних коней не тільки зменшувалася кількість пальців, а й відбувалися зміни у будові інших компонентів стопи та кисті – адаптивний шлях еволюції.

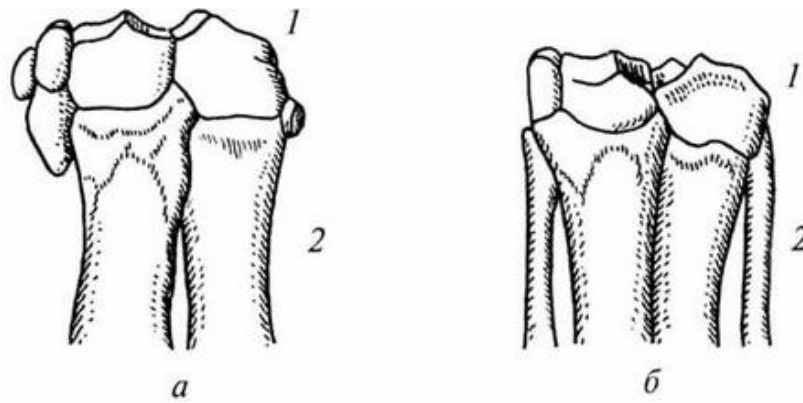


Рис. 68. Приклади інадаптивної (а – *Anoplotherium*) та адаптивної (б – *Dicotyles*) еволюції у парнокопитних: 1 – кістки зап'ястка, 2 – кістки п'ястка

Ще одним прикладом інадаптивної еволюції є будова серця більшості сучасних плазунів, за винятком крокодилів. Відомо, що у них трикамерне серце з неповною горизонтальною перетинкою у шлуночку (рис. 69). Якби в ході еволюції ця перетинка стала повною, це аж ніяк не призвело б до появи 4 камерного серця. Проте, незважаючи ні на що, плазуни сьогодні поширені у багатьох районах світу і зовсім не вимерли. Отже, інадаптивний шлях еволюції це не завжди вимирання.



Рис. 69. Схема внутрішньої будови шлуночка ящірки:
1 – горизонтальна перетинка у шлуночку, 2 – отвір лівої дуги аорти,
3 – отвір правої дуги аорти, 4 – отвір легеневої артерії

4. Гіперадаптивність

Гіперадаптивність – це значне перевищення адаптивних можливостей по відношенню до звичайних умов їх функціонування. Приклади гіперадаптивності у живих організмів:

- міцність кісток до розривів і стиснень. У ссавців вона приблизно дорівнює міцності сталі;
- сила скорочення м'язів задніх кінцівок у жаби у 5 разів перевищує масу тіла;
- ахіллове сухожилля людини витримує силу 60 кг/мм², павутина – 160 кг/мм², капронова нитка – 90 кг/мм²;

- спори бактерій у стані анабіозу, мікроскопічні коловратки, тихоходки витримують температуру абсолютного нуля. Такі умови відсутні на Землі, їх можна створити лише в лабораторії;
- у жіночому яєчнику закладається від 49 до 200 тис. фолікул, з яких овулює впродовж життя не більше 500.

Важливість і необхідність гіперадаптивності для виживання виду просто необхідна у змінних умовах існування. В історії будь-якого виду зустрічаються періоди незвичайних (екстремальних) умов. Це є своєрідним "запасом міцності" систем організму, який може витримати ці екстремальні умови.

ЛЕКЦІЯ 7. Генетичні та екологічні основи еволюції

1. Норма реакції, модифікації, морфози.
2. Мутації.
3. Горизонтальне перенесення генів.
4. Екологічні основи еволюції. Закон Харді-Вайнберга.

1. Норма реакції, модифікації, морфози

При статевому розмноженні наступному поколінню передається тільки генотип – комплекс спадкової інформації, який є програмою онтогенезу цього покоління. Фенотип формується на основі генотипу і є результатом взаємодії зачатків, які розвиваються, та навколишнього середовища.

Адаптації на основі фенотипових змін обумовлені тим, що в процесі еволюції є певні межі адаптивного реагування генотипу.

Норма реакції – межі, в яких змінюється фенотип без зміни генотипу (рис. 70). Вона генетично детермінована.

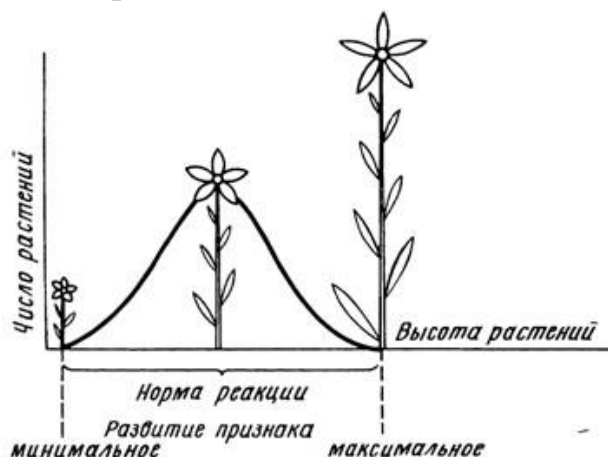


Рис. 70. Генетично обумовлена норма реакції квіткової рослини

Норма реакції може бути вузькою та широкою.

Приклади вузької норми реакції:

- ✓ розміри серця і головного мозку;
- ✓ ікра річкової форелі розвивається за температури від +1 до +4 °С;
- ✓ проростання насіння гарбуза має межі від +14 до +46 °С;
- ✓ тривалість збереження проростання насіння у дуба 1 рік.

Приклади широкої норми реакції:

- висота рослин, зріст людини (рис. 71);
- ікра трав'яної жаби розвивається за температури від +1 до +20 °С;
- проростання насіння гороху має межі від +2 до +44 °С);
- тривалість збереження проростання насіння у ялини 5 років, у жита – 10 років.

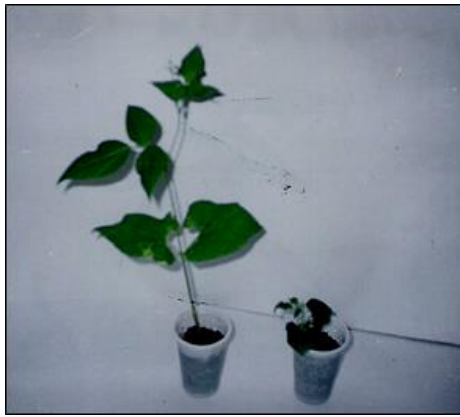


Рис. 71. Квасоля, вирощена на різних ґрунтах

Коли зміни фенотипу досить різкі та тривалі та якщо вони зачіпають морфологічні ознаки, їх називають *адаптивними модифікаціями*. Вони досить поширені у природі. Найчастіше проявляються при дії на організм різних абіотичних факторів.

В основі всіх модифікацій лежить *зміна експресії тих чи інших генів*, що визначають зміни синтезу білків, які в свою чергу впливають на терміни і напрямки морфогенетичних процесів, що й викликає відповідні фенотипові зміни.

1. Світлові модифікації. Класичним прикладом світлових модифікацій є дослід, проведений Г. Бауером. Він розрізав корінь кульбаби навпіл і одну частину висадив на альпійських луках високо в горах, а іншу – в долині. Долинна форма мала великі, слабо розсічені листки. А гірська форма мала дрібні, сильно розсічені листки і вкорочений пагін. Результат дослідження Ви бачите на рис. 72. Дослід демонструє дію комплексу факторів навколишнього середовища на кульбабу.



Рис. 72. Кульбаба долинна і гірська

Ще один з прикладів світлових модифікацій – листя у стрілолиста. У стрілолиста форма листя залежить від того, де це листя знаходиться, над водою – стрілоподібне, на воді – серцеподібне, у воді – стрічкоподібне (рис. 73).

Світлові модифікації властиві також тваринам. Відомий дослід П. Камерера з плямистими саламандрами. Якщо саламандр вирощувати на яскравому світлі, площа помаранчевих плям збільшується, а у темряві – зменшується.

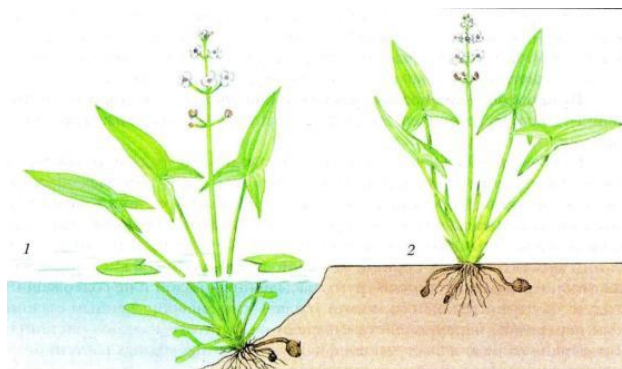


Рис. 73. Стрілолист із різною формою листків залежно від умов зростання

2. Температурні модифікації

Класичним прикладом температурної модифікації є квіти китайської примули. За температури $+20\text{ }^{\circ}\text{C}$ пелюстки квітів рожеві або жовті, при $+30\text{ }^{\circ}\text{C}$ – білі. Переміщаючи примулу в різні температурні умови, на одній рослині можна отримати декілька варіантів квітів.

У метеликів роду *Vanessa* світлі форми розвиваються з яєць, що інкубуються за температури від 0 до $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$, темні – від $+15$ до $+30\text{ }^{\circ}\text{C}$. Раніше їх вважали різними видами, і лише згодом з'ясували, що це модифікація.

Усі модифікації не спадкові! Однак здатність до модифікації генотипово обумовлена.

Загальні властивості модифікацій:

- є результатом впливу на організм будь-яких факторів середовища;
- мають груповий характер (усі особини виду реагують однаково);
- є адекватними або пристосувальними;
- є зворотними;
- завжди видоспецифічні.

Морфози – неадаптивні модифікації. Спостерігаються при дії надзвичайних умов (отрута, радіація тощо), ззовні вони можуть нагадувати мутації. На відміну від мутацій морфози у наступних поколіннях не зберігаються.

Приклади морфозів:

- викривлення крил дрозофіл при дії високих температур;
- злиття очей у мальків риб при їх вирощуванні з великою концентрацією солей літію;

– патологічний внутрішньоутробний розвиток плоду під дією алкоголю та наркотиків на організм матері.

У матерів-алкоголіків 32 % дітей мають: карликовість; мікроцефалію, розумову відсталість; дефекти кінцівок, суглобів; аномалії головного мозку, голови, обличчя.

У 1960 р. одна німецька фірма випустила снодійне талідомід, яке завдяки гарно поставленій рекламі стало досить популярним. Лише згодом з'ясувалося, що у жінок, які приймали ці ліки в період вагітності (до 30 дня вагітності), народжувалися діти з дефектами кінцівок (нестача пальців, недорозвиток або повна відсутність рук). Ступінь порушення залежав від дози і частоти прийому препарату. Даний морфоз схожий із мутацією фокомелії, але спадково не передається (рис. 74).

Після аварії на ЧАЕС збільшилася кількість мутацій і морфозів у тварин і рослин. *Спадково морфози не передаються!*

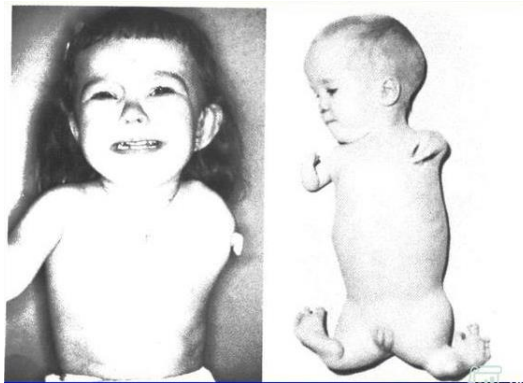


Рис. 74. Морфози у дітей, матері яких вживали талідомід

2. Мутації

Мутації – це зміни генетичних структур, які несуть спадкову інформацію. Тільки на початку розвитку генетики вважали, що напрям еволюції визначається мутаціями. Сьогодні це застаріла точка зору, що нібито еволюція відбувається завдяки вдалим мутаціям, які випадково виявилися не шкідливими, а корисними. У наш час генетики вважають, що безпосередній вплив мутаційного процесу на еволюцію – невеликий. У створенні нових генотипів значно більшу роль відіграють рекомбінації генів у популяціях та міжпопуляційний обмін генами. За сучасними уявленнями еволюція базується на змінах не стільки структурних, скільки регуляторних частин геному. В той же час різні категорії мутацій та їх різноманітні комбінації є невичерпним елементарним матеріалом для еволюції.

Мутації за природою розрізняють:

1. *Генні (точкові)* найчастіше спостерігаються у природі. Це зміни дуже обмежених ділянок хромосом. Їх суть у зміні порядку пуринових і піримідинових

основ у молекулі ДНК, що призводить до зміни порядку амінокислот у поліпептидному ланцюгу, тобто синтез нового типу білкових молекул. Наприклад, альбінізм та меланізм у тварин. Серповидна анемія у людини викликається зміною у ланцюгу гемоглобіну в 6-му положенні ЦТЦ → ЦАТ, еритроцити стають серповидної форми, і відповідно, порушується їх функціональна активність.

2. *Хромосомні*. Це структурні зміни хромосом які виникають внаслідок переміщення або випадіння окремих частин хромосом. Залежно від з'єднання розірваних частин хромосом розрізняють: *інверсії*, *транслокації*, *дуплікації*, *делеції*.

Інверсії – поворот ділянки хромосоми на 180° (рис. 75). У фенотипі, як правило, такі мутації, не проявляються, проте істотно знижують фертильність нащадків.

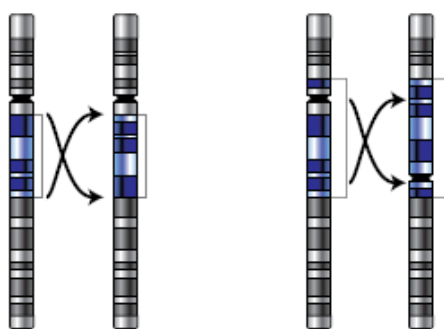


Рис. 75. Парацентрична інверсія довгого плеча хромосоми

Транслокації – це перенесення хромосоми на інше плече чи іншу хромосому (рис. 76). У людини транслокація 21 хромосоми на 13, 14, 15 у особин жіночої статі і 21 на 22 у чоловіків викликає синдром Дауна. При синдромі Дауна людина має три 21 хромосоми, у хромосомному наборі не 46, а 47 хромосом.

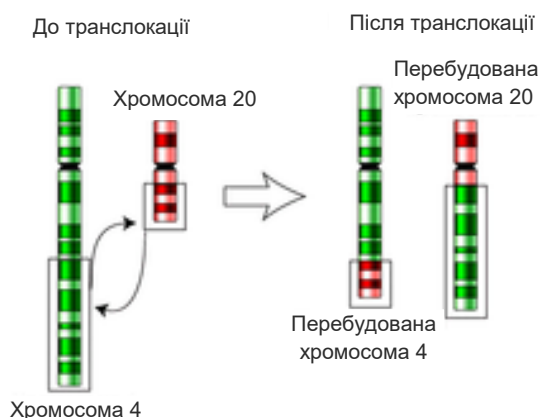


Рис. 76. Схематичне зображення транслокації хромосоми

Дуплікації призводять до появи генів-дублерів, які відповідають за одну функцію. В таких дублерах у прихованій формі можуть зберігатися і

накопичуватися нові генні мутації (рис. 77). Сьогодні загально визнаним є факт про те, що дуплікації є важливим джерелом еволюційних новоутворень. Наприклад, білки-антифризи антарктичних риб утворилися шляхом дуплікації гена, що кодує трипсиноген – білок, з якого потім формується трипсин (фермент підшлункової залози). *Більш детально читайте: Марков С. Еволюція. Классические идеи в свете новых открытий.*

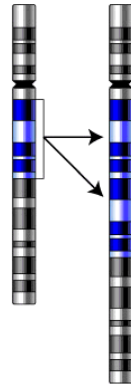


Рис. 77. Схема хромосоми до і після дуплікації

Ще у 1970 р. американський біолог Сусумо Оно, автор монографії "Еволюція шляхом дуплікації генів", припустив, що на ранніх етапах еволюції хордових, їх геном мав низку дуплікацій. Сьогодні гіпотеза С. Оно є загальноприйнятою і доведеною. Після прочитання геному ланцетника вчені з'ясували, що кожна предкова перетворилася у геномі хребетних на 4 схожі між собою групи фрагментів ДНК. Це можна пояснити лише так, що на ранніх етапах еволюції хордових дійсно відбулися дві послідовні дуплікації, тобто їх геном збільшився у 4 рази.

Делеції. При делеції вилучається частина хромосоми або послідовність ДНК, виникає втрата генетичного матеріалу (рис. 78). Делеції можуть бути викликані помилками в генетичній рекомбінації впродовж мейозу. Делеції є причиною деяких серйозних генетичних хвороб.

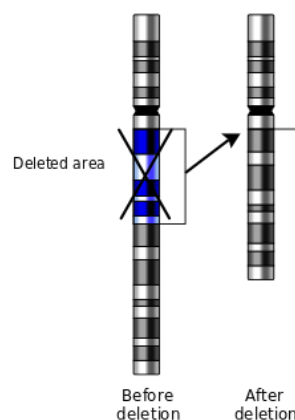


Рис. 78. Делеція на хромосомі

3. *Геномні мутації*. Характеризуються зміною кількості хромосом. Може бути кратне збільшення – *аутополіплоїдія* або некратне – *анеуплоїдія*. Поліплоїдія має важливе значення в еволюції рослин. Поліплоїди рослин у нашому житті: *рапсова олія (тетраплоїд, 38 хромосом), пшеничний хліб (гексаплоїд, 42), нитка з сізала (пентаплоїд, 180), кава (тетраплоїд, 44), банан (триплоїд, 33), бавовник (тетраплоїд, 52), картопля (тетраплоїд, 48), кукурудза (тетраплоїд, 20)*.

Більш детально читайте за посиланням:

http://elementy.ru/novosti_nauki/431669/poliploidnye_vidy_vymirayut_chashche

4. *Цитоплазматичні мутації* відбуваються на рівні мітохондрій і пластид. Це можуть бути мутації стійкості прокариотів до антибіотиків, хлорофільні мутації, мутації інтенсивності газообміну, мутації статевої несумісності.

Мутації також поділяють на *корисні, шкідливі та нейтральні*.

Раніше вважали, що більшість мутацій шкідливі. Прикладів шкідливих мутацій багато. Виникнення низки хвороб у людини, тварин, про них мова йшла.

Для біолога існування корисних мутацій – реальний і банальний факт. Проте деякі непрофесіонали вбачають у цьому парадокс. Бо мутації – це помилки, збої у системі копіювання спадкової інформації. З щоденного досвіду ми знаємо, що випадкові помилки нічого не покращують, а тільки псують. Невже можна покращити текст, зробивши випадкові помилки?

Це твердження працює лише тоді, коли текст ідеальний. Дійсно, не будемо ж ми правити великого Тараса Шевченка чи Гоголя. А якщо текст чорновий і недбалий. Тоді можна і виправити, і покращити, і внести випадкові зміни, і вийде більш вдалий варіант. На відміну від творів Гоголя біологічні тексти рідко бувають досконалими. До того ж – світ постійно змінюється. Те, що було прекрасним вчора, сьогодні вже застаріло і нікуди не годиться. Коли вчора межею мрій була іграва приставка, то сьогодні підліток хоче мати останню марку айпада. Так і у світі природи – змінюється біологічне оточення, клімат, окреслення материків, і потрібно постійно цим змінам відповідати... Щоправда, в природі зміни відбуваються не так стрімко, ніж у сучасній моді чи розвитку технологій, проте завжди є винятки.

До Вашої уваги декілька відомих прикладів. Предком культурного рису був дикий рис з опадаючим насінням. Опадання насіння залежить від гена *sb4*. У дикого рису домінуючий алель цього гена. Звичайно, це є корисним для дикого рису. Рецесивний алель, характерний для домашнього рису, забезпечує неопадання насіння. У 2006 р. вчені Мічиганського університету (США) з'ясували, яку функцію виконує білок, що кодується цим геном, і як він контролює опадання насіння. З'ясувалося, що експресія гену *sb4* відбувається саме там, де формується шар поділу. У культурного рису його функціональність порушена, і рис отримав корисні для землевласників властивості.

У послідовності цього гена, розташованого на 4 хромосомі, вдалося виявити потрібну мутацію. Виявилось, що це одна нуклеотидна заміна: тимін (Т) дикого рису змінився на гуанін (Г) домашнього, що призвело до заміни амінокислоти лізину на аспарагін. Так, саме одна єдина заміна. І щоб не було сумнівів, вчені ввели у геном культурного рису "дикий" варіант гена *sb4*. У культурного рису дозріло колосся з незручним, опадаючим насінням.

Дослідження показало, що доместикація рису була спрямована на відбір рослин, які мали мутантний варіант гена *sb4*. Це означає, що мутація, яка заважала насінню опадати і шкідлива для диких злаків, стала корисною для тих рослин, розмноження яких людина взяла у свої руки.

Ще один приклад корисної мутації. Американські білоногі хом'яки (*Peromyscus maniculatus*) в нормі мають темне забарвлення, проте представники, які живуть на світлих ґрунтах, є світлішими, ніж їх родичі. Ці хом'яки стали хрестоматійним прикладом еволюції адаптивних ознак. Цьому сприяли дві обставини. Перша – адаптивність світлих форм не викликає сумнівів. Друге – ці території молоді у геологічному відношенні, вони сформувалися після відходу льодовика близько 10 тис. р. тому. Скоріше за все, дана адаптація в еволюційному масштабі з'явилася зовсім нещодавно.

Варто згадати і про гіпотезу нейтральної еволюції сформульованої у 60-х рр. ХХ ст. молекулярними біологами М. Кімура, М. Кінгом та Т. Джуксом. Вони звернули увагу на адаптивну нейтральність більшості мутацій, тобто відсутність у них пристосувального значення. Це пов'язано з тим, що генетичний код є виродженням і що більшість нейтральних мутацій накопичуються у мовчазній ДНК. Сьогодні гіпотеза нейтральної еволюції зазнала серйозної критики з боку багатьох учених. Багато мутацій, які на перший погляд здаються нейтральними, в дійсності можуть бути корисними чи шкідливими.

Не можемо не згадати про нові дослідження. В 2017 р. ісландські генетики провели безпрецедентне за масштабами дослідження мутагенезу сучасних людей, проаналізувавши повні геноми 1548 "трійок", що склалися з пари батьків та їх дитини. З'ясувалося, що кожний новонароджений отримує в середньому 70 нових мутацій, яких не було у батьків, з яких – 80 % приносить сперматозоїд і тільки 20 % – яйцеклітина. Підтвердився швидкий ріст нових мутацій з віком у батька. Кожен рік життя батька додає його нащадкам у середньому 1,5 мутації. Вік матері впливає не так істотно, кожен рік додає в середньому 0,37 додаткових мутацій. Схожі особливості зареєстровані у шимпанзе і горил.

Чим більше мутацій, тим більше серед них шкідливих, що асоціюються з хворобами. Вчені отримали беззаперечні дані, що пізнє батьківство загрожує дитині ризиком неврологічних та психічних хвороб. Так, з'ясовано, що діти 50-річних батьків частіше страждають на шизофренію й аутизм, ніж діти 20-річних

батьків. У батьків у віці 55 років у 5 разів вища імовірність мати дитину з синдромом Дауна, на 37 % підвищується ризик маніакально-депресивного психозу у дитини, а кожні наступні 10 років на 30 % збільшується ризик шизофренії у дитини. Ці цифрові дані отримані на великій вибірці – більше 30 тис. дітей, значить, результати достовірні.

Отже, народжувати дітей все-таки краще в молодому віці! Тенденція збільшення віку батьків у розвинених країнах, вважають вчені, додатково посилює ризик генетичного виродження людства.

Більш детально читайте за посиланнями:

- [https://elementy.ru/novosti_nauki/432582;](https://elementy.ru/novosti_nauki/432582)
- [https://elementy.ru/novosti_nauki/433114;](https://elementy.ru/novosti_nauki/433114)
- [https://elementy.ru/novosti_nauki/432272;](https://elementy.ru/novosti_nauki/432272)
- [https://elementy.ru/nauchno-populyarnaya_biblioteka/431801.](https://elementy.ru/nauchno-populyarnaya_biblioteka/431801)

Великі відкриття 50–60-х рр. ХХ ст., такі як прочитання структури ДНК і генетичного коду, настільки вразили наукове товариство, що поспішні теорії навколо цих відкриттів майже одразу стали "класичними". Подальший розвиток біології показав, що не варто було так поспішати. Проте молекулярні біологи не можуть покаржитися на брак сенсаційності у своїх відкриттях. Варто вченим з'ясувати будь-який новий молекулярний механізм, дивись, одна-дві "догми" одразу ж заперечуються. І ласі до сенсацій журналісти вже друкують яскраві заголовки: "Теорія еволюції під питанням" або "Теорія Дарвіна спростована". Хоча хто-хто, а Дарвін тут точно ні до чого. І факт еволюції ніхто з серйозних вчених під сумнів не ставить! Просто варто визнати, що в роботі молекулярних систем, які відповідають за обробку генетичної інформації, дуже багато невідомого і незрозумілого. Кожне нове відкриття наближає нас до розуміння того, як насправді відбувається еволюція на молекулярному рівні.

Одна з так званих "абсолютних істин" синтетичної теорії еволюції, яка провалилася з тріском, – це догма про цілковиту випадковість усіх спадкових змін. Відбулося це в останні 10–20 років, і багато біологів навіть не встигли повністю усвідомити цей факт. До сьогодні в популярних текстах, і навіть у підручниках, і наукових публікаціях, зустрічаються посилання на "випадковість усіх мутацій" як на щось загальновизнане і те, що не підлягає сумніву. Проте сьогодні чітко встановлено, що жива клітина має більший арсенал засобів, що дозволяють їй контролювати зміни свого геному.

Ми звикли думати, що мутація – це завжди якась помилка, порушення, тобто щось небажане, що "заважає нормально жити". Насправді, це не завжди так. Зміни спадкової інформації – невід'ємна і необхідна частина життя. Якби геноми не змінювалися, на нашій планеті, можливо, до сьогодні жив би тільки один вид примітивних мікроорганізмів – той самий ЛУКА, загальний предок усього

живого. Втім, і він би давно вимер, не зміг би довго протриматися з незмінним геномом. А якби молекули РНК копіювалися з абсолютною точністю на етапі "переджиття", то і ніякий ЛУКА ніколи б не з'явився. Про це, між іншим, свідчать результати експериментів, проведені дослідниками РНК-світу. Для того щоб в угрупованні молекул РНК, які розмножуються, зародилося щось нове і корисне, просто необхідно, щоб окремі короткі молекули, сполучаючись у більш довгі, могли обмінюватися один із одним своїми фрагментами (обмін ділянками між різними молекулами ДНК або РНК називається рекомбінацією). Рекомбінація – найважливіше джерело спадкової мінливості поруч із мутаціями. В дослідях із колоніями РНК рекомбінація відбувається сама по собі, безконтрольно, проте в живій клітині вона контролюється різними складними регуляторними системами.

Важливо розуміти, що зміни спадкової інформації потрібні всім живим організмам не лише в геологічному масштабі, для постійного вдосконалення впродовж мільйонів років. Спадкові зміни потрібні тут і зараз, вони необхідні нам постійно. Наочно це видно на прикладі найпростіших живих систем – вірусів. Багато вчених, щоправда, не вважають їх живими організмами, оскільки вони не можуть розмножуватися без допомоги чужих клітин, проте низка властивостей живого у них є. І хто в цьому світі може похвалитися абсолютною самодостатністю?

На прикладі вірусів добре видно, як вони навмисно дозволяють відбуватися певній кількості мутацій при кожній реплікації. Отже, вони контролюють швидкість мутування і фактично перетворюють еволюцію на складову частину свого життєвого циклу, чи не на основний компонент своєї поведінки.

Вивчення американськими вченими поліовірусів підтвердили наступний факт: швидкість мутування у вірусів важлива для пристосованості віруса. Крім того, вони з'ясували, що віруси-мутанти допомагають один одному у боротьбі за виживання. Експерименти блискуче підтвердили гіпотезу про взаємовигідну кооперацію між різними мутантами, що складають вірусну популяцію – квазівид. Це ще одна з причин, чому так важко людям боротися з хвороботворними вірусами. По-перше, вони швидко мутують, по-друге, існують у вигляді квазівидів, за будь-якої проблеми допомагають один одному, іноді ціною власного життя.

3. Горизонтальне перенесення генів

Сьогодні факт горизонтального перенесення інформації є загальновизнаним. У одноклітинних він має значне поширення. Починаючи з 2007 року вчені навчилися створювати нові види бактерій з наперед заданими властивостями. У багатоклітинних організмів горизонтальний обмін генами між неспорідненими організмами спостерігається рідше. Замість нього сформувалися більш досконалі механізми перекомбінації спадкової інформації, пов'язані зі статевим розмножен-

ням. Власне, це той же горизонтальний обмін, проте замкнений у межах виду. Проте багатоклітинні тварини і рослини час від часу запозичують гени у мікроорганізмів, наприклад, у паразитичних або симбіотичних бактерій. Оскільки ці бактерії, в свою чергу, можуть запозичити гени у своїх господарів, а також переходити від одного господаря до іншого, вони можуть бути посередником при перенесенні генетичного матеріалу між різними видами господарів. Напевно, це відбувається не так часто. Але рідкість події зовсім не означає, що її роль в еволюції незначна. Важливість горизонтального перенесення генів ще належить оцінити, і деякі непрямі докази свідчать про це.

Розглянемо один із випадків перенесення генів бактерії вольбахії до дрозофіли. Цей випадок цікавий тим, що в геном комахи вмонтувалися не окремі гени, а цілий бактеріальний геном.

Сама по собі вольбахія досить цікава паразитична бактерія, яка живе у багатьох наземних і прісноводних членистоногих та круглих червів. Вольбахію називають мікробом-маніпулятором, оскільки вона навчилася за допомогою спеціальних регуляторних білків керувати розмноженням і розвитком своїх господарів. Наприклад, вона вміє перетворювати самців на самок, вибірково вбивати зародки чоловічої статі, підвищувати плідність заражених самок і навіть робити самок, які не заражені нею, безплідними. Про те, як їй це вдається, читайте за посиланням: <http://element.ru/lib/164668>. Вольбахія паразитує в клітинах безхребетних вже більше 100 млн років. За цей час вольбахія та її господарі встигли пристосуватися один до одного. У багатьох випадках вольбахія навіть підвищує життєздатність своїх господарів. За такого тривалого співіснування було б навіть дивним, якби якісь компоненти вольбахії час від часу не потрапляли до ядер клітин господарів і не включалися до їх генома. Проте довести це вдалося лише у 2007 р.

Група американських вчених з'ясувала, що у тропічної плодової мушки *Drosophila ananassae* міститься повна генетична інформація про два різні організми! Для перевірки вчені провели низку спеціальних тестів. Мушок вилікували від вольбахії антибіотиком і переконалися, що лікування було вдалим. У здорових мух виділили ДНК. Виявилось, що повний набір генів вольбахії, як і раніше, є. Потім перевірили успадкування цих генів по чоловічій лінії. Річ у тім, що вольбахія передається нащадкам лише від матері. У сперматозоїди вольбахія не проникає, вони замалі. Тому нащадки зараженої самки завжди будуть заражені, здорової самки – здорові, від батька це не залежить.

Щоб це перевірити, схрестили вилікуваних самців, у хромосоми яких вмонтувалися гени вольбахії, зі здоровими самками, у геномі яких генів вольбахії не було. В ДНК нащадків виявили гени вольбахії, що і стало вирішальним доказом *горизонтального перенесення генів* від паразита до господаря.

Отримані результати вказують, що міжвидовий обмін генами може відігравати більш істотну роль в еволюції тварин, ніж вважали раніше. Джерелом нового генетичного матеріалу можуть бути не тільки віруси та мобільні генетичні елементи, що було відомо раніше, а й бактерії.

З відкриттям горизонтального переносу генів між різними видами і навіть царствами живих організмів погляд на еволюцію дещо змінюється. Біосфера виглядає єдиним інформаційним середовищем, де віруси, різні мобільні генетичні елементи поширюють інформацію приблизно так само, як у людському суспільстві завдяки усному і письмовому мовленню поширюються досягнення та відкриття. Горизонтальний обмін генами зовсім не є безконтрольним і необмеженим. Багатоклітинні організми виробили ефективні, хоча не абсолютні засоби захисту від горизонтального переносу.

Відомо, що ДНК вірусу може вмонтовуватися в геном клітини господаря, а потім знову відділятися від нього і формувати нові вірусні частини, які можуть інфікувати інші клітини. При цьому разом з власною ДНК вірус може випадково захопити і шматочок ДНК господаря і таким чином перенести в клітину іншого організму. Вірус може захопити з собою якийсь корисний шматочок ДНК, і самі гени вірусу можуть "стати у пригоді" господарю.

"Приручені" або "одомашнені" віруси є джерелом еволюційних перетворень. Імовірність того, що вмонтований вірусний геном буде корисним, невелика, проте низка таких випадків відома. Наприклад, гени вірусу, що вмонтувалися в геном предка вузьконосих мавп близько 40 млн років тому, знайшли собі застосування. Вони працюють у мавп і людини в плаценті і виконують там одразу три корисні функції. Перша – керування злиттям клітин у процесі формування зовнішнього шару плаценти. Друга функція – захист ембріона від імунної системи матері. Вірусні білки – відмінні "фахівці" з пригнічення імунної системи. І третя – захист ембріона від "чужих" вірусів. Білки "прирученого" вірусу кріпляться до тих поверхневих білків клітин людини, до яких, як правило, кріпляться чужорідні віруси, щоб проникнути до клітини. В результаті чужорідним вірусам важко прикріпитися, і вони не можуть інфікувати ембріон.

Другий яскравий приклад "одомашнення" вірусу описаний у їздців – паразитичних комах, личинки яких розвиваються у тілі інших комах, наприклад, гусені. Близько 100 млн р. тому предки їздців були вражені вірусом і "приручили" його. Геном вірусу допомагає комасі-паразиту боротися з імунним захистом своїх жертв. Самки багатьох їздців вприскують у тіло жертви, окрім своїх яєць, ще й особливі "вірусоподібні часточки", всередині яких є гени білків, що пригнічують імунітет гусені. Це дозволяє без перешкод личинкам їздців розвиватися у тілі жертви. Як з'ясувалося, "вірусоподібні часточки" формуються за рахунок діяльності генів прирученого вірусу, який вже давно став невід'ємною частиною генома їздців.

Майже половина генома людини складається з мобільних генетичних елементів (МГЕ) – транспозонів і ретротранспозонів. У інших тварин і рослин приблизно така ж ситуація. У прокариот мобільних елементів менше, проте вони теж є. МГЕ мають усі характерні особливості вірусів, окрім одного – інфекційності. Крім того, вони більш обмежені в своєму пересуванні. Вони можуть активно розмножуватися і переміщатися у межах генома – перестрибувати з місця на місце, вмонтовуватися у хромосоми господаря, впливати на роботу сусідніх генів. Вони, як правило, передаються вертикально (від батьків до нащадків, тобто успадковуються), але іноді – горизонтально.

МГЕ вперше були відкриті *Барбарою МакКлінток* у 1951 р. у кукурудзи. Проте МГЕ довго вважалися "генетичною екзотикою", їх поширення та еволюційне значення недооцінювалося, в результаті свою заслужену Нобелівську премію за це відкриття МакКлінток отримала лише у 1983 р., коли їй самій було вже за 80 років.

Сьогодні зрозуміло, що МГЕ мають величезне значення в ході еволюції. Напевно, найбільші прогресивні еволюційні події були пов'язані саме з активністю МГЕ. *Детальніше читайте: А. Марков "Рождение сложности".*

4. Екологічні основи еволюції. Закон Харді-Вайнберга

Згідно з СТЕ, популяція є елементарною одиницею еволюції. Термін "популяція" був введений у біологію датським вченим *В. Йогансен*ом. *Популяція* – це частина виду, яка населяє певну територію, всередині якої індивіди пов'язані між собою більш тісними родинними стосунками і вільно схрещуються (повна панміксія).

З еволюційної точки зору для популяції характерні:

- чисельність (щоб бути стійкою у часі);
- густина (щоб постійно відбувалося схрещування);
- ізоляція (щоб не було панміксії з іншими популяціями).

Основні екологічні характеристики популяції:

✓ *Популяційний ареал.* Він може бути від декількох метрів у виноградного слимака до декількох тисяч кілометрів у сірого кита. У рослин це відстань, на яку може поширюватися пилок, насіння і т. д.

✓ *Чисельність популяції.* Вона різна для різних видів. Наприклад, у бабок – десятки тисяч особин, у ящірок – декілька тисяч, у слонів, носорогів – декілька сотень особин.

✓ *Динаміка популяції.* Для усіх видів живих організмів, включаючи і *Ното сарієнс*, характерні коливання чисельності – хвилі життя. Для багатьох властиві сезонні зміни (комахи, віруси тощо).

✓ *Віковий склад.* На цей показник істотно впливає тривалість життя, час настання статевої зрілості, інтенсивність розмноження. У землерийок популяція складається в основному з *juv*, у великих ссавців – *juv*, *ad*...

✓ *Статевий склад.* Первинне співвідношення статей 1:1, вторинне (при народженні) і третинне (*ad*) – змінюється. Наприклад, у людини вторинне – 100 дівчаток на 106 хлопчиків, у 16–18 років – 100 дівчат на 100 юнаків, у 50 років – 100 жінок на 85 чоловіків, у 80 років – 100 жінок на 50 чоловіків.

Закон Харді-Вайнберга (1908 р.)

Усі природні популяції гетерогенні, насичені мутаціями. Генетична гетерогенність будь-якої популяції за відсутності тиску ззовні має бути незмінною, знаходитися у певній рівновазі. Це доведено розрахунками, зробленими англійським математиком Г. Харді та німецьким лікарем В. Вайнбергом.

Розглянемо 2 приклади.

1. Нехай у популяції кількість форм гомозигот за різними алелями одного гена (AA і aa) однакова. При панміксії можливі наступні комбінації:

♀♀	♂♂ 0,5 A 0,5 a	
0,5 A	0,25 AA	0,25 Aa
0,5 a	0,25 Aa	0,25 aa

В результаті отримуємо: 0,25 AA + 0,5 Aa + 0,25 aa.

2. Звичайно, у більшості випадків у популяціях зустрічається різна кількість гомозигот AA і aa. Розглянемо приклад, коли частота алелей даного гена в популяції будуть 0,3 A і 0,7 a.

♀♀	♂♂ 0,3 A 0,7 a	
0,3 A	0,09 AA	0,21 Aa
0,7 a	0,21 Aa	0,49 aa

В результаті отримуємо: 0,09 AA + 0,42 Aa + 0,49 aa.

Якщо частоту 1 алеля визначити як q, то частота альтернативного буде 1-q.

♀♀	♂♂	
	<i>q</i>	<i>1-q</i>
<i>q</i>	<i>q q</i>	<i>q(1-q)</i>
<i>1-q</i>	<i>q(1-q)</i>	<i>(1-q)(1-q)</i>

В результаті отримуємо: $q^2 + 2q(1-q) + (1-q)^2$ або $[q + (1-q)]^2$.

Ця формула і є формулою Харді-Вайнберга і дозволяє розрахувати відносну частоту генотипів і фенотипів у популяції.

Суть закону Харді-Вайнберга: у панміксичних популяціях за умови відсутності тиску ззовні частоти алелей стабілізуються після першого покоління.

Даний закон відповідає на запитання, якими будуть частоти алелей у наступних поколіннях. Основне в популяції – це існування гомо- і гетерозигот і те, що в наступному поколінні вони будуть зустрічатися у певному співвідношенні й пояснює закон Харді-Вайнберга.

Цей закон працює для ідеальної популяції та є теоретичною основою популяційної генетики. Головною особливістю природних популяцій є їх *генетична гетерогенність*.

ЛЕКЦІЯ 8. Фактори мікроеволюції. Головні напрямки еволюційного процесу. Форми філогенезу. Еволюція онтогенезу.

1. Фактори мікроеволюції.
2. Головні напрямки еволюційного процесу.
3. Форми філогенезу.
4. Еволюція онтогенезу.

1. Фактори мікроеволюції

Виділяють різні фактори мікроеволюції. Ми взяли за основу класифікацію О. Сєверцова. Фактори мікроеволюції:

- мутаційний процес;
- популяційні хвилі;
- ізоляція;
- природній добір.

Мутаційний процес. Мутації є елементарним еволюційним матеріалом, більшість мутацій накопичуються у гетерозиготному стані. Сьогодні відомо, що більшість мутацій у такому стані не знижують, а часто підвищують відносну життєздатність особин.

Популяційні хвилі – це періодична зміна чисельності популяції. Термін введений С. Четвериковим у 1916 р. Популяційні хвилі відомі для багатьох видів комах, амфібій, ссавців (рис. 79).

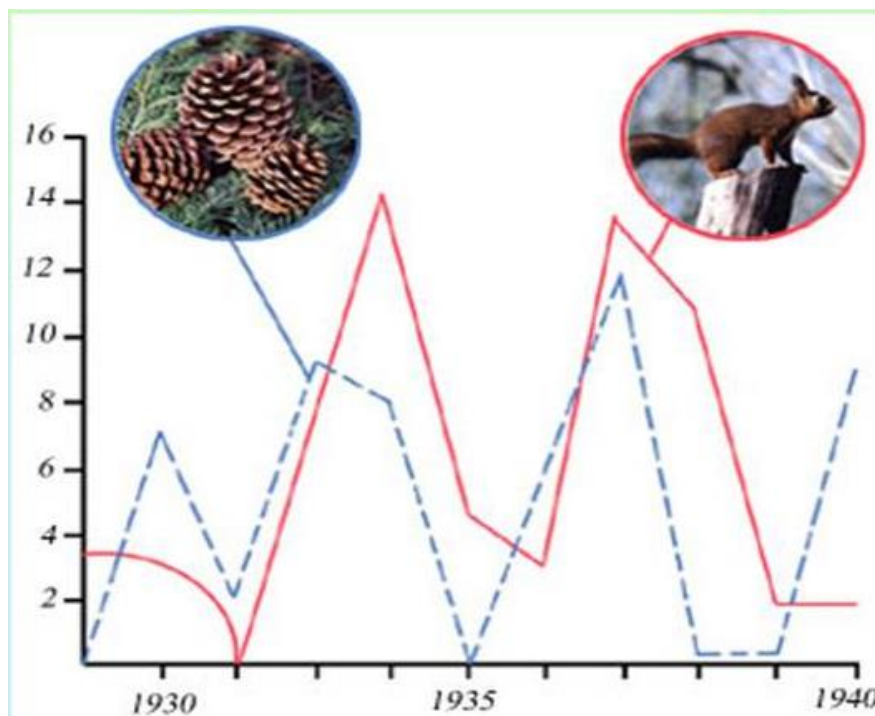


Рис. 79. Популяційні хвилі гризунів залежно від урожайності насіння

Ізоляція – це виникнення бар'єрів, які обмежують панміксію. Розрізняють: географічну і репродуктивну ізоляцію. Географічна обумовлена дією географічних бар'єрів (річкові системи, гірські хребти тощо). Репродуктивна ізоляція – це механізми, які запобігають обміну генів між популяціями.

Природний добір. За Дарвіном, природний добір – це збереження позитивних варіантів і усунення негативних, яке відбувається через виживання і загибель особин.

К. Тімірязєв, І. Шмальгаузен, Ф. Добжанський під природнім добром розуміли переживання і розмноження більше пристосованих особин, тоді як зворотний процес – загибель менш пристосованих – називають елімінацією.

Природний добір – це процес диференційованого відтворення генотипів, який веде до закріплення адаптивних алелей та ознак у популяціях (точка зору СТЕ).

Закони природного добору:

- ✚ *Закон Райта.* Природний добір максимально сприяє пристосованості популяцій через збільшення кількості особин.
- ✚ *Теорема Фішера.* Швидкість підвищення пристосованості популяцій залежить від різноманіття генотипів, які є результатом підвищеної плодючості.
- ✚ *Закон Ван-Валена.* Природний добір максималізує експансивну енергію, спрямовану на ріст і розмноження.

Ван-Вален показав, що умови існування особин у популяції погіршуються з постійною швидкістю, це виступає законом на основі *гіпотези Чорної королеви*, яка говорить: *щоб залишатися на місці, потрібно постійно рухатися*. Аналіз процесів видоутворення і вимирання видів, проведений на основі вивчення палеонтологічних решток 19 родин кайнозойських ссавців, показав справедливість гіпотези Чорної королеви, згідно з якою основною причиною вимирання було поступове погіршення середовища для еволюціонуючих видів. Різноманітність усієї групи знижується через зменшення швидкості видоутворення і збільшення швидкості вимирання видів (http://elementy.ru/novosti_nauki/432059).

Яскравим прикладом дії гіпотези Чорної королеви є боротьба людини з різними збудниками хвороб, а саме створення антибіотиків та інших препаратів. Це можна розглядати як своєрідну "гонку озброєнь", у яку вплуталася людина.

Форми природного добору:

Рушійний добір – змінює стару норму реакції в певному напрямку. Діє, як правило, при зміні екологічних умов, за яких попередня організація втрачає свою пристосованість (рис. 80). При цьому перевагу мають форми, які найбільше відхиляються від висхідної форми. Наприклад, поява отрутостійких рас комах, індустріальний меланізм у березового п'ядуна тощо.

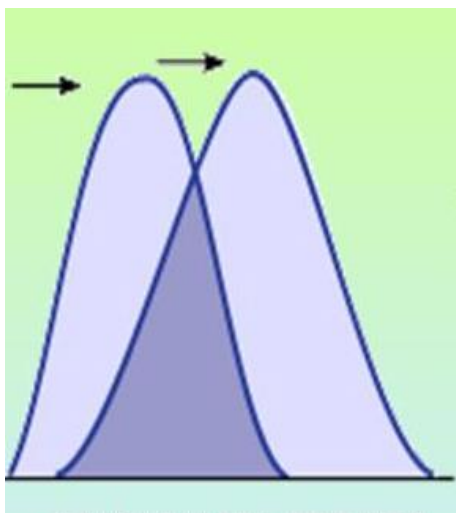


Рис. 80. Схема дії рушійного добору

Перший пестицид ДДТ був розроблений під час Другої світової війни для боротьби з вошами в армії. У 50-х рр. ХХ ст. його почали використовувати для боротьби зі шкідниками сільського господарства, з переносниками інфекцій – мухами і комарами. Швидко з'ясувалося, що такі хлорорганічні та фосфорорганічні сполуки втрачають свою ефективність. В експерименті на кімнатній мусі та дрозофілах було показано, що за 9 поколінь добору стійкість до ДДТ підвищується у 10 разів, а за 30 поколінь – мухи стають стійкими до дії цього нейропаралітичного препарату.

Високі темпи еволюції резистентності комах обумовлені жорсткістю добору пестицидами. З одного боку, усі комахи, що зазнають дії летальної дози, гинуть. З іншого боку, при масовому застосуванні, неможливо досягти того, щоб усі особини популяції отримали летальну дозу. Навіть при протравленні насіння – ефект не є 100 %. Наприклад, при протравленні насіння цукрового буряка прометом і фурадоном загибель бурякового довгоносика складає 76,3–90,0 %, сірого довгоносика – 55,4–59,2 %, маревої щитівки – 35,1–63,7 %.

Відомі й механізми адаптації комах до інсектицидів. Так, у кімнатної мухи виявлена мутація, яка вдвічі знижує чутливість до інсектицидів. У мух, гомозиготних за цією мутацією, життєздатність за відсутності пестициду значно гірша, оскільки нервові імпульси повільніше проходять через синапси нейронів. Проте в присутності інсектициду такі мухи удвічі менш чутливі до отрути. Крім того, у таких мух потовщується кутикула, яка сповільнює проникнення інсектициду, і т. д.

На прикладі антропогенної еволюції комах видно, що природній добір підхоплює будь-яку зміну, що знижує елімінацію. Організм – цілісна система, тому він пристосовується до змін умов існування усіма можливими шляхами і способами.

Стабілізуючий добір зберігає стару норму реакції, яка була досягнута в ході попередньої еволюції (рис. 81). Прикладом є усі реліктові види тварин і рослин. Є зв'язок між масою новонароджених та їх смертністю: чим більше відхилення від середнього значення – тим рідше діти виживають.

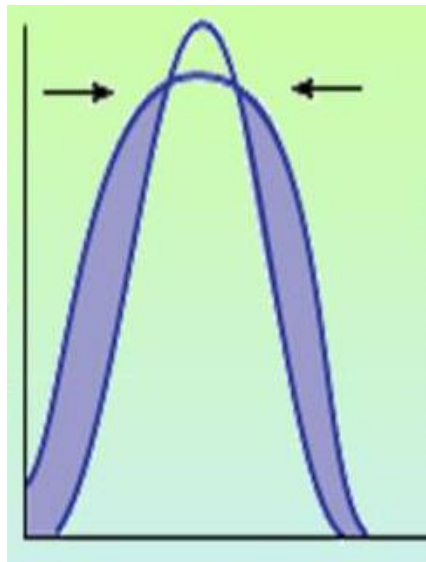


Рис. 81. Схема дії стабілізуючого добору

Ще одним яскравим прикладом дії стабілізуючого добору є щитні. Вони живуть у дрібних калюжах, канавах лише декілька днів, до пересихання водойми, за цей час встигаючи відкласти в пісок цисти (ембріони які розвиваються і вкриті захисною оболонкою). Дорослі з'єднують їх у кульки за допомогою спеціального секрету. Щитні – найдревніші тварини, які й сьогодні живуть на Землі. Вони з'явилися на території Пангеї 230–220 млн років тому разом із динозаврами.

Прикладом тривалої дії стабілізуючого добору може бути кількість пальців кінцівок наземних хребетних. П'ятипала кінцівка сформувалася у девоні. Відомі, і в людини також, мутації – полідактилії (формування додаткових пальців) та анеудактилії (зменшення кількості пальців). Можливість зміни кількості пальців під дією рушійного добору доводить існування копитних, лінивців та інших таксонів із іншою кількістю пальців. Проте у більшості таксонів п'ятипалість збереглася під дією стабілізуючого добору.

Дизруптивний добір, або розривальний, за різких змін умов існування будь-якої популяції. При цьому найчисленніша раніше частина популяції, яка складалася з особин середнього типу (норми), потрапляє в найгірші умови існування й елімінує. Крайні варіанти, навпаки, потрапляють у відносно вигідні умови і виживають (рис. 82).

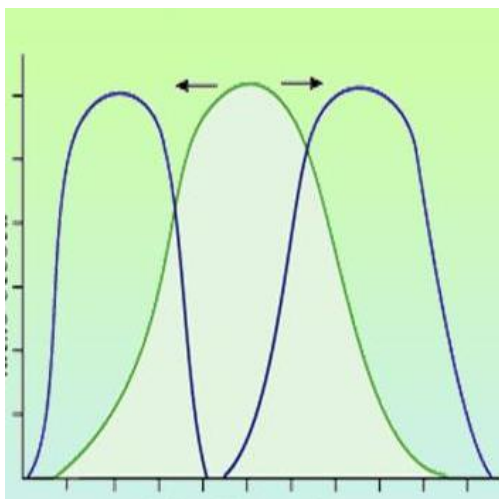


Рис. 82. Схема дії дизруптивного добору

Наприклад: хижі риби у водоймах, де мало корму, відповідно, переважати будуть великі за розміром риби і дрібні, середні за розміром – елімінують. Дрібним вистачає зоопланктону чи рослинної їжі, а великі харчуються дрібними рибами.

Існування двох форм забарвлення у тропічних комах родини листовидки. Ці комахи мають досить своєрідну зовнішність (рис. 83). На тілі навіть є імітація листових жилок. Виявилось, що в одній популяції є 2 різновиди забарвлення: зелені і коричневі. Зелені особини маскуються під живе листя, а коричневі – під сухе. Завдяки відповідній поведінці і вибору місця для відпочинку кожен з цих фенотипів має високий рівень виживання. Проміжний фенотип, напевно, елімінував. Аналогічна ситуація характерна для деяких видів богомолів.



Рис. 83. Листовидка

Ще одним прикладом дії дизруптивного добору є описані вченим Н. Цингером у XX ст. два підвиди погремка. Висхідний вид живе і цвіте все літо на незайманих альпійських луках. Проростаючи на луках, які викошувалися, вид диференціювався на декілька підвидів, залежно від часу викошування луків. В умовах різного часу сінокосу утворилися ранньоквітучий і пізньоквітучий підвиди.

Дестабілізуючий добір характеризується тим, що умови діють на якусь певну ознаку (рис. 84), приводячи її розвиток у невідповідність з розвитком організму (гіпертрофія органів).



Рис. 84. Велетенський гіллясторогий олень, бронтозавр

K-добір направлений на виживання окремих особин у популяції. Характерний був для гомінід, кількість дітей народжувалася менша, а турбота про них краща, тому і виживає більшість.

R-добір спрямований на збільшення кількості особин у потомстві, гарний догляд не є обов'язковим, дивись, хтось і виживе. Наприклад: кількість ікри у кісткових риб, більшості земноводних; велика кількість нащадків і виводків у мишовидних гризунів тощо.

Статевий добір. Концепція статевого добору була запропонована ще Ч. Дарвіном для пояснення розвитку вторинних статевих ознак, пов'язаних із конкуренцією між особинами однієї статі для участі в процесі розмноження. Часто такі ознаки не є пристосувальними до умов навколишнього середовища, та їх розвиток не можна пояснити дією природнього добору. Більше того, у самців окремих видів тварин розвиваються різні гіпертрофовані, химерні та яскраві ознаки. Наприклад, найрізноманітніші за формою, забарвленням та розмірами хвосту у павичів та фазанів. Типовою жертвою статевого добору вчені вважають велетенського гіллясторогого оленя (рис. 84). Величезні роги самців, напевно, заважали їм жити, рухатися лісовими гущавинами. Проте це допомагало їм у шлюбних турнірах і подобалося самкам. Такі самці мали більше шансів для розмноження. Тобто в цілому для популяції це вигідно, хоча, можливо, і робило самця більш вразливим.

Деякі біологи припускають, що гіпертрофований мозок та інтелект у людини розвинулися під дією тих же механізмів, що і павичевий хвіст або роги гіллясторогого оленя. *Детальніше читайте: Марков А. Еволюция человека. Ч. 1.*

2. Головні напрямки еволюційного процесу

Розрізняють два напрямки еволюційного процесу: біологічний прогрес та біологічний регрес.

Біологічний прогрес – це підвищення пристосованості нащадків у порівнянні з предками. Поняття аналогічне прогресивній еволюції. *Критерії* біологічного прогресу: збільшення чисельності, розширення ареалу, збільшення кількості систематичних груп, які складають даний таксон.

Шляхи досягнення біологічного прогресу (за О. Сєверцовим):

- ✓ *Ароморфоз* – це такі зміни у будові, що призводять до підвищення рівня організації (рис. 85). Наприклад: поява чотирьохкамерного серця у птахів і ссавців, поява насіння, поява амніотичного яйця, поява наземної п'ятипалої кінцівки важільного типу тощо.

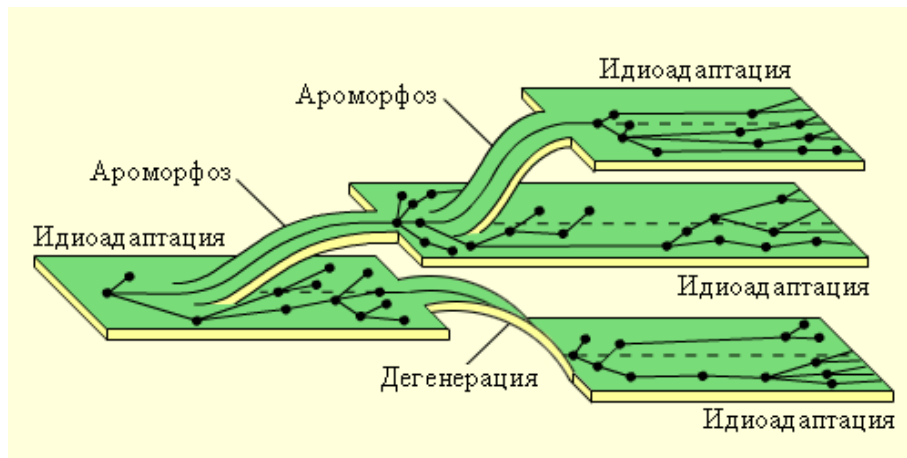


Рис. 85. Шляхи досягнення біологічного прогресу за О. Сєверцовим

- ✓ *Ідіоадаптація* – це вузьке пристосування, яке не підвищує рівень організації, проте забезпечує адаптивну радіацію. Наприклад: усі пристосування до польоту у птахів, пристосування до ріючого способу життя у ланцетника, різні способи запилення у покритонасінних тощо (рис. 86).

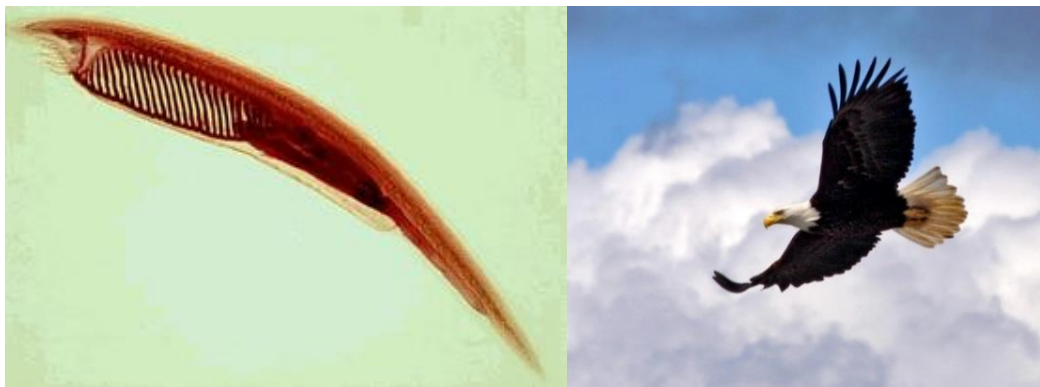


Рис. 86. Приклади ідіоадаптацій

- ✓ *Загальна дегенерація* – це спрощення у будові, що забезпечує успішне виживання виду. Класичним прикладом є біологічний прогрес паразитичних червів. Вони мають редуковану травну, дихальну системи, проте гарно розвинену статеву систему і є сьогодні однією з процвітаючих груп.
- ✓ *Ценогенез* – це вузькі пристосування на ранніх стадіях пренатального та постнатального онтогенезу, наявність провізорних органів. Наприклад: особлива будова ікринок (захисна оболонка діє як збірна лінза, і температура в середині ікринки більша, ніж температура води); неотенічні личинки деяких земноводних (аксолотль – личинка американської амбістоми); поведінка пташеняти зозулі після вилуплення з яйця тощо (рис. 87).



Рис. 87. Приклади ценогенезів

Біологічний регрес – антитеза біологічного прогресу, призводить до вимирання таксонів. Критерії – протилежні критеріям біологічного прогресу. Сьогодні в стані біологічного регресу знаходяться: крокодили, черепахи, слони тощо.

3. Форми філогенезу

Дивергенція – це виникнення відмінностей на основі однієї і тієї ж організації (рис. 88). Причини дивергенції на початкових етапах її виникнення – розходження по різних екологічних нішах та міжвидова конкуренція. В результаті конкуренції двох екологічно близьких груп, у кожній з них перевагу отримують ті, що максимально відрізняються від особин іншої групи. Отже, дивергенція продовжується до припинення конкуренції.

Коли два види розходяться до різних екологічних ніш, вони перестають конкурувати. Проте це не виключає дивергенції, оскільки нові види можуть мати конкурентні відносини, що викличе або подальшу дивергенцію, або витіснення одного виду іншим. В процесі конкуренції буде відбуватися поступове утворення меж адаптивних зон таксонів, і дивергенція припиниться лише з встановленням цих меж. Коли дочірні організми виявляться в адаптивній зоні, що є різко відмінною від висхідної, дивергенція буде продовжуватися і відмінності між дивергентними таксонами будуть зростати.

Наприклад, ластоногі походять від наземних хижаків у результаті пристосування до водного середовища. Їх адаптивна зона інша, у даному випадку дивергенція завершилася з освоєнням водного середовища. Проте, ластоногі навряд чи зможуть стати пелагічними хижаками і перейти до розмноження у воді. При будь-якій дивергенції цей процес неминуче припиняється, тому що перестав діяти конкуренція між таксонами, або дана група не може змінюватися далі, бо наштовхується на вже зайняту адаптивну зону.

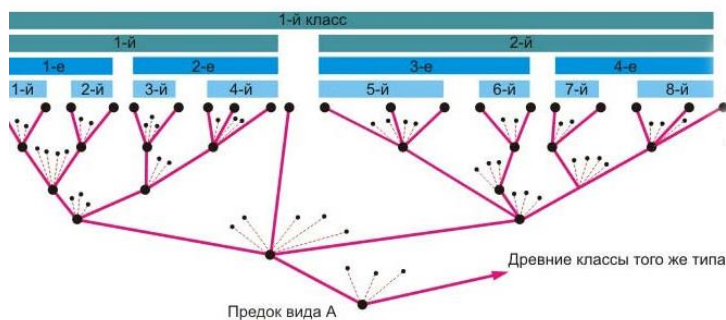


Рис. 88. Схема дивергенції

Паралельна еволюція. Після опанування нової адаптивної зони, коли дивергенція припиняється, кожен адаптується до умов своєї зони, настає період адаптивної еволюції. Паралелізми формуються на загальній, успадкованій від предків організаційній основі в схожих умовах існування. Сусідні паралельні адаптивні зони – це частини адаптивної зони предків, поділені між дочірними таксонами в ході дивергенції. Відповідно, межі зон після їх формування є досить жорсткими: рівноприспособлені групи не можуть витіснити одна одну і знову розширювати свою адаптивну зону. В результаті кожна група еволюціонує у своїй адаптивній зоні, пристосовуючись до змін навколишнього середовища.

При паралельній еволюції ступінь подібності не відображає ступеня спорідненості. Родинні стосунки можуть бути досить далекими, а схожість форм – високою, що істотно ускладнює реконструкцію філогенії конкретних груп. Наприклад, у кінці силуру серед кісткових риб виділилися дві самостійні групи – дводишні і кистепері риби. Жили вони в схожих умовах, а саме у неглибоких теплих, бідних на кисень, прісних водоймах. В результаті у них збереглися успадковані від спільного предка легені, які вже далі розвивалися паралельно і незалежно. Збереження легень у обох групах риб спричинило розвиток малого кола кровообігу та утворення трикамерного серця, проте формувалися ці структури у них по-різному і незалежно. Амфіцельні хребці незалежно і паралельно виникали у різних групах риб і земноводних. Чим більш схожим є середовище існування при паралельній еволюції, тим глибші паралелізми.

Одним із яскравих прикладів паралельної еволюції є закон гомологічних рядів М. Вавілова. Прикладом паралельного розвитку можна вважати дві

найважливіші гілки динозаврів – ящеротазових та птахотазових, у яких паралельно відбувалося збільшення розмірів тіла, повернення до пересування на чотирьох кінцівках тощо. Паралельними вважають розвиток зубатих та вусатих китів; тюленів, моржів та морських котиків.

Конвергенція це виникнення схожих ознак організації на первинно різних основі, тобто шлях розвитку аналогічних пристосувань. Дане явище пояснюється тим, що в одних і тих же умовах виробляються схожі пристосування навіть у різних видів. Приклади аналогічних пристосувань: плавці та обтічна форма тіла акули і дельфіна (рис. 89); крила комах, птахів, ссавців; редукція очей у печерних тварин.



Рис. 89. Приклади конвергенції (акула, дельфін)

При конвергенції чітко прослідковується вплив середовища на організацію: водне середовище вимагає обтічності форми тіла, політ і навіть довгий стрибок – опори на повітря, тобто збільшення поверхні тіла. Конвергенція свідчить про те, що групи незалежно заселяли одну адаптивну зону. Тому схожість форми тіла у шерстокрила, летяги і сумчастої білки – результат конвергенції (рис. 90). Усі ці тварини незалежно пристосовувалися до планеруючого польоту.



Рис. 90. Шерстокрил, летяга, сумчаста білка

4. Еволюція онтогенезу

Питання про еволюцію онтогенезу бере свій початок від ембріологічних досліджень ще доєволюційного періоду розвитку біології. Натурфілософи XVIII–XIX ст. говорили про "паралелізм" між індивідуальним розвитком і "драбиною"

живих істот. Детальний аналіз такого паралелізму дозволив *Карлу Беру* сформулювати закон зародкової схожості. Згідно з законом, чим більш ранні стадії індивідуального розвитку досліджуються, тим більше схожих ознак між різними організмами.

К. Бер не був еволюціоністом, проте його закон підготував ґрунт для еволюційного трактування процесів онтогенезу. Вже Ч. Дарвін підкреслював, що вивчення індивідуального розвитку організмів проливає світло на їх походження, оскільки "у зародку можна бачити невиразний портрет предка". Саме це положення і було покладено в основу відомого біогенетичного закону, сформульованого *Е. Геккелем* та *Ф. Мюллером*.

Біогенетичний закон

Суть біогенетичного закону: *онтогенез є коротким та швидким повторенням (рекапітуляцією) філогенезу*. На основі біогенетичного закону, точніше протиставлення філогенезу, як еволюції дорослих організмів, і онтогенезу, як запису цієї еволюції, виникла проблема співвідношення індивідуального та історичного розвитку. В такому трактуванні еволюція онтогенезу іноді формулювалась майже до кінця ХХ ст.

У теорії Геккеля багато мінусів. Один із них полягав у тому, що історія дорослого організму розглядалася окремо від історії ембріона. Незважаючи на це, не можна недооцінювати величезне значення біогенетичного закону в розвитку еволюційної біології. В подальшому з'ясувалося, що все важче вкладати усі відомі факти у занадто вузькі рамки цього закону. Посилювалася критика, що часом доходила до цілковитого заперечення біогенетичного закону та самого принципу рекапітуляції. Вважали, що він себе вичерпав і переходить у сферу історії науки та її неминучих помилок. З позицій генетики неправильність біогенетичного закону очевидна.

Академіку *О. Северцову* вдалося це частково подолати. Запропонована ним теорія філембріогенезу надає біогенетичному закону та принципу рекапітуляції дещо інше висвітлення.

Теорія філембріогенезу

О. М. Северцов вивчав питання співвідношення онтогенезу і філогенезу. Філембріогенез – це морфо-фізіологічні зміни онтогенезу, які є матеріалом для нових напрямків еволюційного процесу.

Виділяють три модуси (способи) філембріогенезу:

✓ *Анаболія* – це еволюційні зміни формоутворення на пізніх стадіях розвитку, на яких у предків онтогенез закінчується. Анаболія, один із модусів, що зустрічається найчастіше. Наприклад, розвиток щелеп у риби саргана (*Belone acus*). У мальків саргана щелепи короткі, потім нижня щелепа видовжується, а верхня відстає в рості (рис. 91). Співвідношення розмірів щелеп схоже з дорос-

лими *Hemirhamphus*. Це перша анаболія. Потім іде друга: верхня щелепа також видовжується і у дорослого саргана щелепи нагадують пінцет, яким цей дрібний пелагічний хижак хапає свою здобич, в основному планктонних безхребетних.

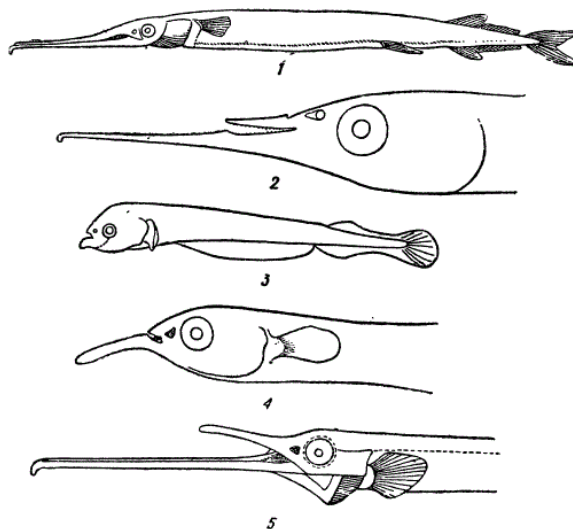


Рис. 91. Анаболія розвитку щелеп у саргана: 1 – доросла особа *Belone acus*, 2 – голова дорослого *Hemirhamphus*, 3 – мальок *B. acus* 10 мм завдовжки, 4 – мальок *B. acus* 21 мм, 5 – мальок *B. acus* 9,1 см

Отже, анаболія – це подальший розвиток ознак, характерних для предків. Оскільки добір іде за функціональними ознаками фенотипу, їх подальший розвиток завжди більш імовірний, ніж перебудова більш ранніх стадій морфогенезу.

Шляхом анаболії часто відбувається еволюція ознак не лише дорослих організмів, а й проміжних стадій онтогенезу. Так, ускладнюються зовнішні зябра хвостатих амфібій, а саме виникають додаткові ряди пелюсток, де і відбувається газообмін. Було з'ясовано, що збільшення кількості інтеркалярних нейронів у центральній нервовій системі хордових відбувалося також шляхом анаболії. Через анаболію на основі війчастих епітеліальних клітин формувалися світлочутливі елементи сітківки ока хребетних – колбочки і палички.

✓ *Девіація* – відхилення розвитку проміжних стадій онтогенезу, що забезпечують прогресивний розвиток органів. Цей модус можна пояснити на такому прикладі. Під час розвитку плакоїдної луски у хрящових риб формується комплекс клітин, які поступово розростаються в напрямку до поверхні шкіри (рис. 92). Потім виникає сполучнотканинний сосочок, з якого формується плакоїдний зубець. У птахів епідермальний сосочок заповнюється клітинами дерми. Потім основа зачатку пера занурюється в епідерміс і формується епідермальна піхва пера. Після цього епідермальний сосочок диференціюється на борідки пера і зроговіває, а клітини дерми всередині його розсмоктуються, виникає порожнистий всередині роговий очин пера. Початкові етапи розвитку

луски і пір'я – однакові, зміни починаються на проміжних (середніх) стадіях онтогенезу. Девіації виникають значно рідше за анаболії.

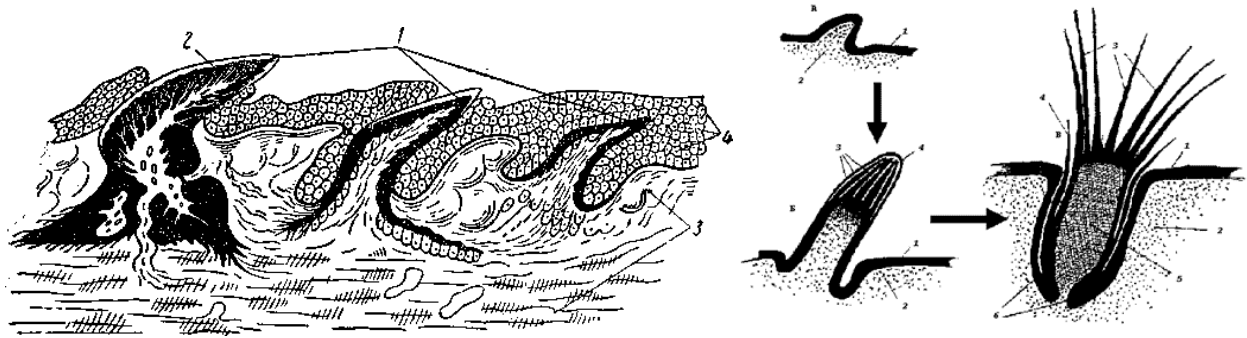


Рис. 92. Формування плакоїдної луски риби та пір'я паухів

✚ Архалаксис – еволюційні зміни на початкових стадіях формотворчих процесів. Архалаксиси спостерігаються ще рідше, ніж девіації. Прикладом може бути розвиток хребтного стовпа та осьової мускулатури змій у порівнянні з ящірками.

Кількість хребців у великих ящірок становить 30–35, у великих змій воно сягає 500 (рис. 93). Кількості хребців відповідає кількість сомітів. Видовження тіла в ембріогенезі рептилій відбувається шляхом послідовної закладки сегментів від голови до хвоста. Проте ще на ранніх стадіях розвитку кількість сегментів у змій завжди більша, ніж у ящірок. Коли у гекона сформовані 24 соміти, у вужа їх 34, коли у гекона 42 соміти, у вужа їх вже 142 і т. д. Розвиток хребтного стовпа і сомітів у змій, у порівнянні з їх ящероподібними предками, змінено з самого початку органогенезу цієї системи. Таким чином, через архалаксиси можуть виникати нові структури, яких не було у предків.

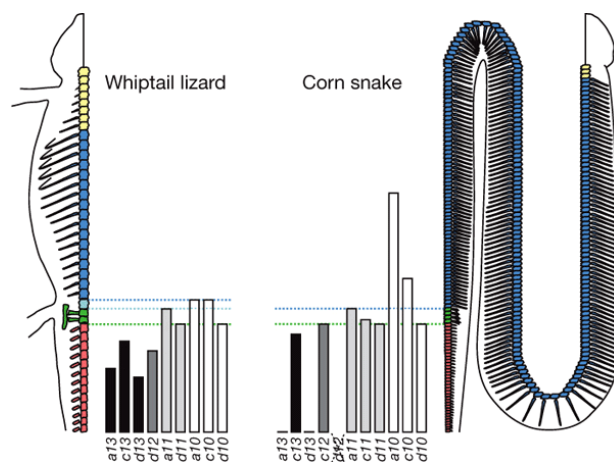


Рис. 93. Формування міомерів хребтного стовпа у ящірок та змій

Отже, еволюцію онтогенезу можна уявляти як складну систему філембріогенезів, що перебудовується відповідно до прогресивної еволюції даного таксону.

ЛЕКЦІЯ 9. Проблеми еволюції та походження людини

1. Місце людини в системі тваринного світу.
2. Основні етапи антропогенезу.

1. Місце людини в системі тваринного світу

Тип *Хордові*

Підтип *Хребетні або Черепні*

Клас *Ссавці*

Підклас *Справжні звірі*

Інфраклас *Плацентарні*

Ряд *Примати*

Підряд *Гаплоринові*

Інфраряд *Вузьконосі мавпи*

Надродина *Гоміноїди*

Родина *Гомініди*

Рід *Люди Ното*

Вид *Людина розумна Ното sapiens*

Підвид *Людина розумна анатомічно сучасна Ното sapiens sapiens*

Ознаки, що об'єднують людину з представниками тваринного світу:

- ✓ генетичний матеріал схожий на 99 %;
- ✓ велика схожість голосового апарату (особливо шимпанзе);
- ✓ наявність у вищих мавп апендикса;
- ✓ розрізняють 4 групи крові;
- ✓ значні розміри кори головного мозку (особливо в орангутана);
- ✓ статеве дозрівання відбувається досить пізно (8–12 років);
- ✓ тривале дитинство;
- ✓ тривалість вагітності (у горил – 9 місяців);
- ✓ час прорізання зубів;
- ✓ турбота про нащадків.





Ознаки гомінізації:

- розвиток головного мозку та черепної коробки;
- редукція щелеп;
- переміщення потиличного отвору з задньої частини до основи черепа;
- переміщення центру ваги тіла у тазовий пояс;
- S-подібний хребетний стовп;
- наявність пружної стопи;

- *мультифункціональність верхніх кінцівок;*
- *наявність виступу підборіддя.*

2. Основні етапи антропогенезу

Гіпотези щодо походження людини:

-  Людина – створена Богом.
-  Людина є результатом прояву макромутації.
-  Людина на Землю занесена з інших планет.
-  Людина є закономірним результатом процесу еволюції.

Більшість людей досить спокійно сприймають фрази "Ми багатоклітинні", "Ми хребетні", "Ми ссавці". Насправді, ніхто не буде заперечувати того, що наше тіло складається з великої кількості клітин, що у нас є хребетний стовп, що ми вигодуємо дітей молоком. У той же час фраза "Ми тварини" для багатьох звучить образливо. Багато людей буде люто доводити, що це не так, що люди не тварини. А фраза "Ми мавпи" для багатьох є неприйнятною для визнання. Не смійте обзивати людину твариною, тим паче мавпою! З біологічної точки зору, усі ці твердження абсолютно правильні!

А ось фраза "Людина пішла від мавпи", з точки зору сучасної біології, є не коректною. З одного боку, вона стверджує, що предки людей були мавпами, і це цілковита правда. Звісно, мова йде не про сучасних мавп (таких як шимпанзе та горили), а про давніх, вимерлих. Ця фраза передбачає, що сама людина не є мавпою, а це неправильно. З точки зору біологічної класифікації, людина не походить від мавпи – вона нею як була, так і лишається. Ми мавпи, як би не травмував цей факт наше Почуття Власної Гідності.

Найближчими сучасними родичами людей є шимпанзе. Палеонтологічні і порівняльно-генетичні дані вказують на те, що еволюційні лінії, які ведуть до людини і шимпанзе, розійшлися приблизно 6–7 млн років тому.

Шимпанзе поділяють на два види: *звичайний шимпанзе*, які проживають північніше від річки Конго, і *карликовий шимпанзе*, або *бонобо*, які живуть південніше. Ці види відокремилися один від одного не більше 1–2 млн років, тобто набагато пізніше, ніж "наша", людська лінія відділилася від предків шимпанзе. Це означає, що два види шимпанзе є більш схожими.

Шимпанзе важливі для будь-якої розповіді про еволюцію людини, тому що вони є точкою відліку. Ознаки, які є у людей і шимпанзе, цікавлять нас менше, ніж ті, які є лише у нас. Це, звичайно, не дуже логічно і віддає дискримінацією та ксенофобією. Книжки з еволюції людини рідко починаються з обговорення такого важливого запитання – чому у нас немає хвоста. Це мало кого цікавить, бо у шимпанзе теж його немає, і у горили немає хвоста, немає його і в орангутана та гібона. Відсутність хвоста є загальною ознакою усіх людиноподібних мавп (понгід). Це не наша унікальна особливість.

Розповідь про еволюцію людини, як правило, починають не з втрати хвоста, а з *біпедалізму* – ходіння на двох ногах. Це вже наша, винятково людська ознака. Щоправда, горили, шимпанзе і бонобо також іноді так ходять, хоча й нечасто (до 5–10 % часу). Але всім, крім нас, таке положення незручне, й особливої потреби немає.

Цікавість до біпедалізму демонструє, що саме сучасні примати є точкою відліку при обговоренні антропогенезу. Сьогодні нам добре відомо, що починаючи приблизно з 7 млн років тому, в Африці жила і процвітала велика та різноманітна група двоногих людиноподібних мавп. Мозок у них був не більший, ніж у шимпанзе, і навряд чи вони випереджали за своїми розумовими здібностями шимпанзе. Одним словом, вони були ще зовсім "нелюдськими", але вже двоногими. Якби хоч один із цих видів – австралопітеків, парантропів, ардіпитеків – випадково дожив до наших днів (у якомусь африканському "загубленому світі"), наша двоногість надихала б нас не більше, ніж відсутність хвоста. Тоді розповіді про антропогенез починалися б інакше. (*Детальніше про виникнення біпедалізму читайте у посібнику "Антропология у запитаннях та відповідях".*)

Проте всі двоногі нелюдські мавпи, на жаль, вимерли (крім тих, які стали людьми). Ми будемо говорити в основному про ту групу мавп, яка включає нас і не включає шимпанзе. Представників цієї "людської" еволюційної лінії ми будемо називати *гомінідами*. До гомінід відносяться усі представники тієї гілки еволюційного дерева, яка відділилася від предків шимпанзе 6–7 млн років тому, яка включає всіх приматів, більш близьких до людини, ніж шимпанзе. Усі представники цієї групи на сьогодні вимерли, крім одного-єдиного виду *Homo sapiens*.

Гомініди виникли в Африці, і вся їх рання еволюція відбувалася там. Припущення про те, що викопні предки людей жили саме на Африканському континенті, висловив ще Ч. Дарвін у своїй праці "Походження людини і статевий добір" у 1871 р. На той момент, коли в руках вчених не було жодної кісточки когось, хто б віддалено був схожий на перехідну ланку між мавпами і людиною, дарвінівський здогад виглядав досить сміливо. І те, що він згодом підтвердився, є, можливо, одним із найбільш вражаючих факторів в історії еволюційної біології. Дарвін писав: "Ссавці, які живуть у кожному великому регіоні світу, пов'язані близькими родинними стосунками з видами того ж регіону. Тому можливо, що в Африці в минулому проживали людиноподібні мавпи, які згодом вимерли, близькі родичі горил та шимпанзе. Оскільки ці два види стоять найближче до людини, досить ймовірним є те, що наші попередники жили саме на Африканському континенті, а не десь у іншому місці". Просто, скромно, геніально.

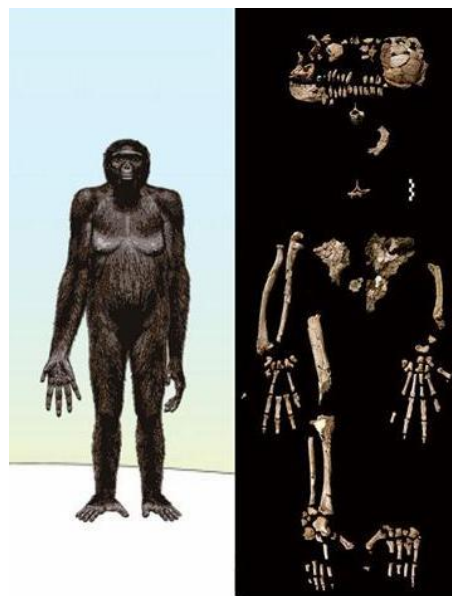
Дуже коротко розглянемо основні види гомінід.

Ardipithecus ramidus

У 2009 р. вийшов у світ спеціальний номер журналу *Science*, присвячений результатам всебічного вивчення ардіпітека. Вперше вид був описаний у 1994 р. за декількома кістками, на сьогодні відомо 109 зразків. Найвідомішою стала знахідка значної частини скелета особини жіночої статі, яку вчені урочисто назвали Арді.

До 2009 р. найдавнішою зі знайдених гомінід була Люсі, що жила 3,2 млн років тому, бо усі відомі попередники були вивчені на основі фрагментарного матеріалу. *Зараз почесне звання найдавнішої з гомінід урочисто перейшло від Люсі до Арді.*

Жили ардіпітеки 4,4 млн років тому у порівняно вологих і лісистих місцях (Ефіопія). Це ставить під сумнів теорію про те, що екологічні зміни були поштовхом для виходу ранніх гомінід із лісу в савану, де біпедалізм був провідною адаптивною перевагою. Арді пересувалася по землі на двох ногах, хоча не настільки впевнено, як Люсі. В



той же час Арді вправно рухалися по гілках дерев. У стопі – протиставлений великий палець, який дозволяє добре охопити гілку при русі. Кисті рук ардіпітеків не мають специфічних рис, пов'язаних з "кісточкоходінням". Їх кисть більш гнучка і рухлива, ніж у шимпанзе та горил, і за низкою ознак схожа на людську. Руки ардіпітека дозволяли йому ходити, спираючись на долоні. Тому в ході подальшої еволюції нашим предкам не довелося істотно "переробляти" свої руки.

Зуби в ардіпітека хоча і схожі на людські, дуже нагадують зуби мавп, це зуби всеїдної істоти. Харчувалися ардіпітеки переважно дарами лісу, а не савани.

Ємкість черепа Арді близько 300–350 см³. Самці не мали великих ікол. Зріст Арді близько 120 см, вага близько 50 кг. Статевий диморфізм слабо виражений. Його руки дозволяли ходити по гілках, спираючись на долоні, і краще підходили для користування знаряддями. Нижні кінцівки мали здатність гарно триматися на деревах.

Ардіпітек підкинув антропологам чимало сюрпризів. Таку суміш примітивних і прогресивних ознак ніхто б ніколи не передбачив, але вчені мають реальний палеонтологічний матеріал. Наприклад, нікому і на думку не спадало, що наші предки спочатку пристосувалися до ходіння на двох ногах за рахунок змін у ділянці тазу і лише згодом відмовилися від протиставленого великого пальця і хапаючої функції стопи.

Australopithecus afarensis

Цей вид існував довго у Східній Африці від 4 до 2,9 млн років тому і, можливо, дав початок декільком еволюційним лініям. Знаменита знахідка зроблена у Східній Африці (Ефіопія, місцевість Афар) у листопаді 1974 р. Дональдом Джохансоном і Томом Греєм.

Був знайдений майже повний скелет невеликого австралопітека. Скелет належав особині жіночої статі, зріст трохи більше 1 м, вага – близько 27 кг, ємкість черепа – 350 см³.

Цій самці було 25–30 років, коли вона померла. Відклади, в яких вона була знайдена, датуються часом 3,2 млн років тому.

У ті роки усі захоплювалися групою "Бітлз", і молоді антропологи з експедиції Джохансона всю ніч слухали пісню "Люсі на небі з діамантами", обговорюючи щасливу знахідку, не в змозі заснути від збудження. Не дивно, що маленький древній австралопітек отримав своє ім'я – Люсі.

Всього було виявлено 40 % кісток скелета, що для знахідок такої давнини – велика рідкість. Скелет Люсі не був розтягнутий хижаками, на її кістках не лишилося слідів ніяких зубів. Люсі була знайдена на дні висохлого озера. Довгий час вважали, що Люсі потонула. Проте у 2018 р. після ретельного вивчення кісток, використовуючи сучасні технології дослідження, вчені з'ясували, що Люсі загинула в результаті падіння з висоти, можливо, з дерева.

Серед усіх кісток скелета таз несе найбільшу інформацію стосовно локомоції, тобто способу пересування. Таз Люсі за своєю конструкцією практично повністю збігається з тазом сучасної жінки.

Прямоходіння афарських австралопітеків було підтверджене ще однією унікальною знахідкою – скам'янілими слідами тієї ж давнини, знайденими в Лаєтолі (Танзанія). Сліди виявила Мері Лікі у 1978 р.

Але як вони все-таки ходили – незграбно шкутильгали на напівзігнутих, як то роблять сучасні горили чи бонобо, коли вони хочуть пройтися "без рук", чи впевненою, твердою ногою, випрямляючи ноги, як люди? Американські антропологи серйозно зайнялися з'ясуванням цього запитання. Вони просили людей-добровольців по-різному ходити на піску, по-різному розподіляти вагу тіла, по-різному ставити ноги, а потім порівнювали отримані сліди з відбитками у Лаєтолі. Висновок, який зробили фахівці, – хода афарських австралопітеків практично не відрізнялася від нашої. Вони крокували впевнено і ногами рухали, як ми, повністю розправляючи коліна.

Не так давно міжнародна команда антропологів запропонувала новий підхід до вивчення еволюції орудійної діяльності наших предків. Вони досліджували не самі знаряддя праці і навіть не зовнішню морфологію рук давніх людей,



їх цікавила будова губчастої тканини в кісточках кисті руки, яка відображає об'єм і розподіл навантаження на ці кістки. За характерними особливостями губчастої тканини у різних гомінід і шимпанзе вдалося довести, що австралопітеки маніпулювали предметами майже як ми, стискаючи їх пальцями.

Більше читайте в Інтернеті:

http://elementy.ru/novosti_nauki/432395/Rukopozhatie_avstralopiteka_bylo_vpolne_chelovecheskim

Australopithecus africanus

Австралопітеки африканські жили у Південній Африці 3,3 (3,5)–2,5 млн років тому. До цього виду належить перша знахідка австралопітека – череп дитини, відомий як "*бембі з Таунга*", описаний *Р. Дартом* у 1925 р. Саме розташування потиличного отвору на черепі дозволило Дарту припустити, що австралопітеки були прямоходячими. *A. africanus* мав більш прогресивний череп, ніж *A. afarensis*, але в цілому більш архаїчний скелет.



Загальні розміри тіла варіювали приблизно від 1 до 1,5 м, вага – від 20 до 40 кг. Кістки ніг *A. africanus* мають як архаїчні, так і прогресивні особливості. Великий палець стопи, напевно, був досить рухливим. Форма таза свідчить про прямоходіння даного виду.

Paranthropus boisei

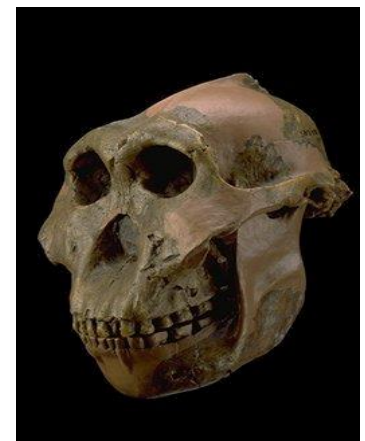
Парантроп бойса жив у Східній Африці 2,3–1,0 млн років тому. Парантропів відносять до масивних австралопітеків – це одна з бічних гілок еволюції на еволюційному дереві гомінід.

Вперше череп цього виду знайшла *Мері Лікі* у 1959 р. в Олдувайській ущелині (Танзанія). Череп відрізнявся великими розмірами, від лобної



кістки до потиличної проходив масивний кістковий гребінь, виличні дуги величезної ширини і сильно виступали в боки, об'єм мозку – 530 см³.

При погляді згори череп парантропів нагадує глек – череп широкий спереду, потім сильно звужується і потім знову розширюється. Нижні щелепи величезні, іноді у 10 разів більші, ніж у людини. До них кріпилися масивні жувальні м'язи. Саме через такі великі щелепи цей вид антропологі ще називають "лускунчиком".



Традиційно вважали, що рушійною силою таких змін було пристосування до харчування грубою рослинною їжею (жорстким корінням, стеблами, листям або горіхами, твердою шкаралупою). Згодом детальне вивчення зубної емалі довело, що парантропи були всеїдними.

Проте у 2008 р. було поставлене під сумнів і це твердження. Американські антропологи вивчили мікроскопічні сліди стирання емалі корінних зубів парантропа бойса, результати здивували – досліджені 7 екземплярів черепів свідчили про те, що в останні дні життя парантропи не їли жорсткої їжі, а швидше за все – м'які фрукти.

Схожий аналіз був проведений раніше і для *P. robustus*. Отож, парантропи їли зовсім не те, до чого пристосовані їх зуби і щелепи. Це явище відоме в науці, як **парадокс Лайєма**. Невідповідність між морфологічними адаптаціями і реальними харчовими перевагами іноді зустрічаються.



Homo habilis

Homo habilis жили у Східній Африці 2,4–1,5 млн років тому. Цей один з древніх представників роду *Homo* регулярно виготовляв примітивні кам'яні знаряддя праці, звідки й назва виду – **людина вміла**. Хабіліси перейшли до всеїдності, від них розпочалося стрімке збільшення розмірів головного мозку. *H.*

habilis є авторами ранньої, так званої "олдувайської культури" щодо виготовлення знарядь праці.

Череп людини вмілої досить схожий на австралопітеків. Кутні зуби дрібніші, ніж у афаренсіса, але більші, ніж у сучасних людей. Аналіз внутрішньої поверхні черепа виявив зачатковий виступ у полі Брока, що пов'язаний у людини з мовою. Хабіліс мав зріст 1,5 м та масу близько 45 кг. Об'єм мозку 670 см³. Щелепи менш масивні, ніж у австралопітека, стегна і руки здаються більш сучасними. Помітним був статевий диморфізм: у самок були ширші стегна, ніж у самців.

Давні гомініди харчувалися падалью, вони зайняли нішу денного падальщика (нічними були гієни), вони доїдали після шаблезубих кішок. Після вимирання цих хижаків людям довелося змінювати свою екологічну нішу. Раніше кішки "турбувалися" про нас, а тепер ми турбуємося про кішок.



**Олдувайське
знаряддя**

Перші рештки *H. habilis* знайшли археологи Мері і Льюїс Лікі в листопаді 1960 р. в Олдувайській ущелині (Танзанія). Знайдено було уламки черепа, кістки стопи, ключиць гомініда та кістки шаблезубого тигра.

Радимо переглянути лекцію Станіслава Дробишевського "Эти таинственные ранни Гомо". Електронний ресурс: <https://www.youtube.com/watch?v=z7EPVFX8Cuw>.

Homo rudolfensis

Цих давніх людей виділив у окремий вид В. Алексєєв у 1978 р. Основні знахідки були зроблені у Східній Африці: Омо, Кообі Фора і Ураха. Цей вид – один із ранніх *Homo*, напевно, співіснував з *H. habilis*.

Згодом систематичне положення даного виду гомінід неодноразово переглядалося. Найбільш характерними відмінностями його є: масивність і великі розміри зубів, хоча деякі антропологи пояснюють це статевим диморфізмом. Верхня хронологічна межа існування цього виду досить розпливчата.

Об'єм мозку більше 700 см³, більший, ніж у типових *H. habilis*. Відрізняється також слабким розвитком надочного валика. Сьогодні деякі антропологи вважають, що першими почали виготовляти знаряддя праці *H. rudolfensis*, а не *H. habilis*.



Homo ergaster

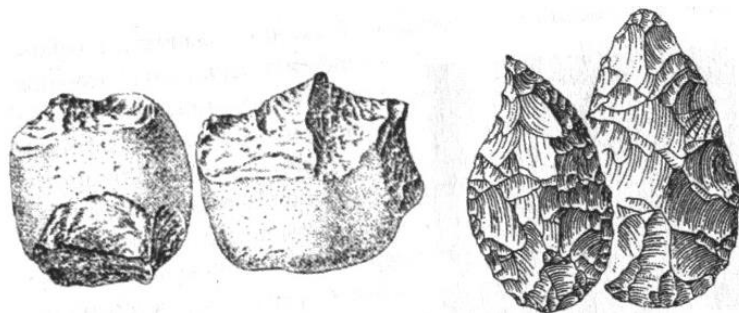
Раніше цих африканських давніх людей (жили 1,9–1,6 млн років тому) об'єднували в один вид з азіатським *H. erectus*.

Вони мали округлий череп, надбрівні дуги сильно розвинені. Зуби дрібні, особливо порівняно з австралопітеками. Відрізняються від еректусів більш тонкими черепними кістками, слабким потиличним виступом. Об'єм мозку 880 см³. Можливо, саме ергастери є "авторами" винаходів: подвійно гострого рубила (ашельська культура) та вогню. Є припущення, що ранні *Homo* вже могли готувати їжу на вогні. Це істотно знижувало витрати енергії організмом на її подрібнення і засвоєння. Для порівняння: шимпанзе жують близько 5 годин на добу, а люди, які готують їжу, – тільки 1 годину.



На думку низки вчених, життєвий цикл ергастерів був не таким, як у сучасних людей. Вони швидко розвивалися і рано дорослішали, повністю

формуєчись вже до 12 років. При цьому у ергастерів був відсутній ростовий стрибок – різке прискорення зросту, як у сучасних підлітків під час статевого дозрівання.



Зразки олдувайських та ашельських знарядь

У 1971 р. на піщаному мисі Кообі-Фора на східному березі озера Туркан на півночі Кенії Річард Лікі знайшов нижню щелепу нового гомініда, яка добре збереглася. Спочатку власника щелепи віднесли до *H. erectus*, але після більш уважного вивчення у 1975 р. новому гомініду дали ім'я *H. ergaster* **людина працююча**. Знахідка вперше спростувала лінійність еволюції, згідно з якою неможливе одночасне існування двох еволюційно різних, але споріднених видів.

Згодом рештки ергастерів були знайдені і за межами Африки. Будову ергастерів добре вивчено за багатьма знахідками, в тому числі добре відомий скелет "хлопчика з Туркани". Суттєвою відмінністю решток дорослих ергастерів був надзвичайний зріст – 180 см, це значно більше, ніж зріст гейдельберзької людини та неандертальця, які жили пізніше. Посткраніальний скелет в цілому досить схожий на скелет сучасної людини.

Більше читайте в Інтернеті: <http://evolv.ho.ua/evolendorig13/25.htm>.

Homo erectus

Перша знахідка цього виду була зроблена на острові Ява **Еженом Дюбуа**, який натхненний ідеєю Е. Геккеля про *пітекантропа*, вирушив на його пошуки до Зондських островів.

До *H. erectus* відносять пітекантропів з о. Ява, синантропів з Китаю та низку інших давніх людей з Африки. Жили еректуси 1,5 млн років тому. Об'єм головного

мозку – 900–1100 см³. Мали товсті надбрівні дуги, витягнутий низький череп, зуби майже як у сучасних людей, нижні щелепи масивні, підборіддя відсутнє.

Більшість антропологів серед давніх людей виділяють два види – *H. erectus*, представлений знахідками з Азії, і *H. ergaster*, з території Африки.



Напевно, в теплу пору року ці люди навідувалися і на європейський континент. У всякому разі у Центральній Франції знайдені кам'яні знаряддя, що датуються 2,4 млн років тому.

За словами відомого антрополога Ян Таттерзаля, "ці хлопці просувалися дуже-дуже швидко". Він мав на увазі стрімку географічну експансію давніх людей. Перші знахідки на теренах Африки давниною близько 2 млн років, а давні знахідки на території Азії раніше датувалися 1,9 млн років. У 2019 р. вчені переглянули датування решток відомих пітекантропів острова Ява і з'ясували, що їх вік 1,3 млн років.

Що спонукало цих людей до таких дальніх міграцій? Вчені вважають, що однією з причин була зміна в стратегії харчування. Більш ранні гомініди були переважно вегетаріанцями. Давні люди були першими постійними мисливцями і споживачами м'ясної їжі, отже, їм доводилося освоювати величезні території, на яких паслися табуни диких тварин.

Перші міграції з африканського материка йшли в широтному напрямку. В цьому разі стрес, пов'язаний з кліматичними змінами, був зведений до мінімуму. Ці люди цінували надійні природні схованки, які були для них справжньою домівкою. В печерах палали вогнища, люди грілися біля них і готували їжу. В деяких печерах, аналізуючи товщину культурного шару і золи, змінилося не одне покоління людей.

Швидке і широке розселення вимагало високо рівня розвитку знарядь праці. Кам'яні знаряддя, знайдені на стоянках, відносять до ашельської культури раннього палеоліту. Серед них зустрічаються скребла, наконечники, ручні рубила, придатні для полювання та оброблення туші, і можливо, самозахисту.

Раніше вважали, що еректуси рано вимерли, проте знахідки останніх років свідчать, що вони існували довго. Лише у 2019 р. вчені з'ясували, що останні представники даного виду жили до 117 тис. років тому. Вони вміли користуватися вогнем, пожирали собі подібних.

Більше читайте та дивіться в Інтернеті:

- http://antropogenez.ru/uploads/tx_fossils/Erectus_Africa.jpg;
- https://elementy.ru/video/564/Otkrytiya_v_evolyutsii_Itoji_2019_goda

Homo floresiensis

У 2004 р. в журналі *Nature* було опубліковано опис нового виду людей – *Homo floresiensis*, які жили на острові Флорес (Індонезія) 50–190 тис. років тому. Знахідка була виявлена в печері Лянг Буа. Ці дивні люди, названі хоббітами за маленький зріст (не більше метра), мали крихітний мозок (близько 400 см³, приблизно як у шимпанзе і навіть трохи менший) і при цьому виготовляли

досить складні кам'яні знаряддя. Автори унікальної знахідки вказували на подібність хоббітів із *Homo erectus*.



Вважають, що цей вид – бічна гілка еволюції, **нащадки ізольованих острівних популяцій еректусів**. Карликовість у них не тієї природи, що у пігмеїв, оскільки зачіпає і голову, і мозок. Пропонувалися й інші інтерпретації. Деякі автори припускали, що *H. floresiensis* походить від австралопітеків, рештки яких до цього часу знайдені лише в Африці. Інші стверджують, що це *H. sapiens* хворий на тяжку форму мікроцефалії. Далі розгорнулася запекла дискусія.

Вирішити цю проблему несподівано допомогли гіпопотами. Щоправда, не сучасні, а викопні карликові гіпопотами, які близько тисячі років тому жили на острові Мадагаскар. В умовах острівної ізоляції вони, як і предки хоббітів і багато інших ссавців, які опинилися у схожій ситуації, ставали дрібнішими. При цьому об'єм їх мозку, як з'ясувалося, зменшувався швидше, ніж “повинен був” відповідно до встановлених раніше закономірностей. В межах одного виду у ссавців об'єм мозку, як правило, зменшується пропорційно об'єму тіла у ступені 0,25 або і меншому. Інакше кажучи, об'єм тіла змінюється значно швидше, ніж об'єм мозку. Тому відносний розмір мозку у карликових форм більший, ніж у великих. Проте у разі швидкого зменшення розмірів тіла в умовах острівної ізоляції цей показник, як з'ясувалося, може наближатися до 0,5. Це означає, що острівна карликовість може викликати аномально швидке зменшення мозку. Якщо екстраполювати дану закономірність на еректусів, то вийде, що походження хоббітів є очевидним.

У 2019 р. було відкрито ще один вид карликових людей *Homo luzonensis* людина лусонська. Вперше рештки представників даного виду були знайдені й описані ще у 2007 р. на острові Лусон. Вони одразу здалися вченим дивними. Проте подальші розкопки, датування і вивчення решток (у 2011 та 2015 р. знайшли зуби та низку інших кісток фрагментів стегна, стопи, на жаль череп ще не знайшли) дозволили вченим виділити цих карликових людей в окремий вид, дуже вже в них дрібні розміри зубів, кінцівок тощо. Мозаїчність ознак *H. luzonensis* аналогічна хоббітам з острова Флорес. Вчені визначили вік кісток супутньої фауни близько 66 тис. років тому. Дослідження продовжуються.

Більше читайте в Інтернеті:

- <https://antropogenez.ru/single-news/article/767;>
- http://elementy.ru/novosti_nauki/430692/Na_ostrovakh_v_Tikhom_okeane_obnaruzheny_kost_i_karlikov;

- http://elementy.ru/novosti_nauki/431074/Predkami_khobbitov_mogli_byt_lyudi_iz_Dmanisiht
[tp://elementy.ru/novosti_nauki/430317/Spory_vokrug_khobbitov_s_ostrova_Flores_ne_stikha_yut](http://elementy.ru/novosti_nauki/430317/Spory_vokrug_khobbitov_s_ostrova_Flores_ne_stikha_yut);
- http://elementy.ru/novosti_nauki/430591/Primitivnoe_stroenie_zapyasty_a_podtverzhdaet_prinadlezhnost_khobbitov_k_osobomu_vidu_lyudey;
- http://elementy.ru/novosti_nauki/430233/Khobbity_s_ostrova_Flores_ne_byli_mikrotsefalami;
- http://elementy.ru/novosti_nauki/430252/Khobbity_byli_naslednikami_drevney_kultury;
- <http://www.nkj.ru/archive/articles/2480/>;
- <http://antropogenez.ru/species/25/>;
- <http://antropogenez.ru/single-news/article/302/>;
- <http://antropogenez.ru/single-news/article/54/>;
- <http://antropogenez.ru/single-news/article/119/>.

Homo heidelbergensis

До цього виду відносять перехідні форми між *H. ergaster* та *H. sapiens*, що жили від 800 до 100 тис. років тому. Назва походить від місця знахідки дуже примітивної нижньої щелепи давністю 550 тис. років. Щелепа була знайдена ще у 1907 р. в Німеччині, поблизу міста Гейдельберг. Щелепа дуже схожа на людську, але без виступу підборіддя, це пов'язують зі слабким розвитком мови.

Очевидно, гейдельберзькі люди були найдавнішими жителями європейського континенту. Вони рухалися в Європу з Африки через Гібралтарську протоку і в першу чергу освоїли територію сучасної Іспанії. Тут, в іспанських Піренеях, на пагорбах Атапуерка, зроблені найдавніші знахідки – фрагменти людських черепів і скелетів давністю 780 тис. років. У будові цих кісток дивним чином поєднуються досить примітивні і прогресивні риси.

Набагато північніше Атапуерка, вже у французьких Піренеях, у гроті Араго був знайдений череп чоловіка, який гарно зберігся, давністю 450 тис. років, який теж відносять до гейдельберзької людини. Ємкість черепа невелика – 1166 см³, великий надочний валик, похилий лоб, нижня щелепа без виступу підборіддя. Разом із черепом знайдені примітивні знаряддя з кварцу і кременя.



**Метальна зброя
гейдельберзьких людей**

Більшість знахідок гейдельберзької людини зроблені на теренах Південної Європи – в Іспанії, Франції, Угорщині та Греції. В Африці давні кістки цього виду знайдені на території Танзанії, в Марокко і Замбії.

Гейдельберзькі люди були вправними мисливцями, про що свідчать досить досконалі кам'яні знаряддя, стріли для полювання та інше.

Форма мозку *H. heidelbergensis* свідчить про прогрес у сфері контролю за рухами, в тому числі здатність прогнозувати і планувати свої майбутні дії. Варто також відмітити бурхливий розвиток сфери, що забезпечує узгоджену дію мови і рухів рук, а також рельєфний виступ у зоні Брока, що є свідченням використання мови.

У тому, що предком неандертальців була гейдельберзька людина, сумнівів практично немає. Крім того, цей вид вважають і попередником виду *H. sapiens*. Як зауважують фахівці, їм не вистачало тільки культури.

Більше читайте в Інтернеті: http://antropogenez.ru/uploads/tx_fossils/Arago_.jpg.

Homo neanderthalensis

Неандертальці заселяли Європу та Західну Азію (від Іспанії до Узбекистану) у кінці плейстоцену (200–28 тис. років тому). У 1856 р. в долині



річки Неандерталь, недалеко від Дюссельдорфа, в печері було виявлено черепну кришку з великими надочними валиками і кістки скелета. Згодом були знайдені й інші викопні черепи зі схожим набором ознак. Зрозуміло, що вони є представниками давніх людей, які населяли Європу та істотно відрізнялися від сучасних людей. На честь місця знахідки цих давніх людей назвали неандертальцями.

Клімат був холодним, і за час існування неандертальців декілька разів спостерігалися зледеніння. Морфологія неандертальців досить своєрідна, й антропологи вбачають у ній результат адаптації цієї групи давніх людей до суворих



© Pamela Gore, 2006

Черепи неандертальця і сапієнса

кліматичних умов. Вони були широкоплечими кремезними людьми невеликого зросту – довжина тіла чоловіків становила 160–163 см, з масивними кістками, товстими стінками кісток, гарно розвиненою мускулатурою. За статурою неандертальці були схожі на корінних мешканців

Півночі. Спеціальні дослідження показали, що саме така статура є оптимальною для життя в умовах холодного клімату.

Проте кожного разу, коли антрополог бере до рук череп неандертальця, він відчуває невеликий шок. Череп великий, низький і довгий, обличчя велике і сильно видається вперед, дуже великі очниці, над якими нависають надбрів'я у вигляді масивного надочного валика, різкий згин потиличної кістки утворює позаду характерний виступ – "шиньон". Об'єм черепа неандертальців іноді сягав 1900 см³!

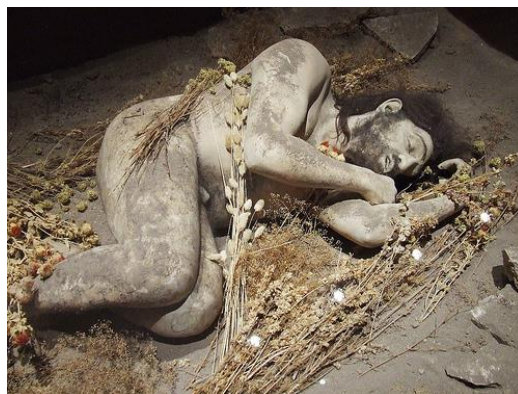
Тривалість життя була невеликою – в середньому близько 25 років. Очевидно, неандертальці були однією з маргінальних у прямому і переносному значенні групою давніх людей – вони жили на найбільш північній околиці тодішньої ойкумени і були спеціалізованим варіантом адаптацій до екстремальних умов льодовикового періоду.

Неандертальці були вправними мисливцями і харчувалися в основному м'ясом. Донедавна думали, що вони взагалі нічого іншого не їли. На це нібито вказували результати ізотопного і мікроелементного аналізу кісток і зубів. Проте останні дослідження зубних каменів неандертальців показали, що рослинна їжа була в їх раціоні, причому цю їжу піддавали термічній обробці (варили кашу). Детальний аналіз зубної емалі неандертальців свідчить про те, що вони вміли використовувати лікарські рослини, наприклад, ромашку, деревій тощо.

Вважають, що неандертальці рідко або зовсім не користувалися металюною зброєю. Хоча їх предки гейдельберзькі люди це робили вправно. Схоже, вони надавали перевагу ближньому бою. Можливо, тому багато неандертальських скелетів мають сліди численних травм і поранень, завданих переважно спереду. Цим вони відрізняються від хитрих кроманьйонців – сапієнсів, які заселили неандертальську Європу 45 тис. років тому. У кроманьйонців травм менше, багато з них завдані ззаду.

В цілому життя неандертальців було не мед. Але людський дух здатен піднятися над життєвими негараздами. Неандертальці не полишали своїх: навіть дуже скалічені, хворі, не здатні полювати продовжували жити зі своїми сім'ями. Зрозуміло, що про них турбувалися, годували.

У неандертальців з'явилися перші містичні, релігійні вірування: вони ховали померлих (у позі "ембріона").



**Реконструкція поховання
неандертальця**

Чи мають неандертальці стосунок до сапієнсів?

Повне прочитання генома неандертальців було оприлюднено у 2010 р. Ці результати стали несподіваними не тільки для широкого загалу, а й для дослідників. *Генетики довели, що давні сапієнси все-таки схрещувалися з неандертальцями.* Сенсація полягає в тому, що геном неандертальця виявився найбільше схожим на геном європейців, азіатів і папуасів, ніж на геном африканців.

Отримані результати вказують на гібридизацію сапієнсів з неандертальцями, яка зачепила євразійські популяції, проте не торкнулася африканських. Вчені припускають, що перша зустріч неандертальців із сапієнсами могла відбутися 120–80 тис. років тому в Передній Азії. У холодні періоди сапієнси відступали звідси знову в Африку, на зміну їм із півночі приходили неандертальці, а у періоди потепління процес відбувався у зворотному напрямку.

У мешканців різних районів Євразії відсоток неандертальських генів приблизно однаковий. Отже, сліди давніх змішаних шлюбів виявилися в генах сучасних людей. Якою б мізерною не була ця спадщина, все-таки не можна тепер стверджувати без деяких філософських застережень, що неандертальці повністю вимерли. Крім того, тепер ми знаємо, що справжні чистокровні сапієнси – це темношкіре населення Африки на південь від Сахари. Решта – злегка метиси.

Між сапієнсами і неандертальцями відбувався процес метисації, це на сьогодні визнаний факт. Як же це вплинуло на подальшу долю неафриканських сапієнсів? На які фенотипові ознаки сучасних людей впливають неандертальські алелі? Завдяки швидкому розвитку палеогенетики відповіді на ці запитання, спочатку вкрай розпливчасті, стають все більш чіткими та детальними.

Більше читайте і дивіться в Інтернеті:

- [http://antropogenez.ru/single-news/article/531/;](http://antropogenez.ru/single-news/article/531/)
- [http://antropogenez.ru/single-news/article/467/;](http://antropogenez.ru/single-news/article/467/)
- [http://antropogenez.ru/species/4/;](http://antropogenez.ru/species/4/)
- http://royallib.com/read/vishnyatskiy_leonid/neandertaltsi_istoriya_nesostoyavshegosya_chelovechestva.html#0 (електронний варіант книги Л. Б. Вишняцького "Неандертальці: історія несостоявшогося человечества");
- <http://postnauka.ru/video/6562> (коротка лекція С. Дробишевського про неандертальців);
- <https://www.youtube.com/watch?v=3ztfLE3mjzU> (лекція М. Добровольської "Один день из жизни неандертальца").

Денисівські люди

Денисова печера на Алтаї – одна з найвідоміших археологічних пам'яток епохи середнього і пізнього палеоліту на території Росії. Розкопки тут проводяться вже давно і досить ретельно. Знайдена велика кількість артефактів, проте лише у 2008 р. розкопано фалангу дитячого мізинця. Вчені припускають, що у печері людей не ховали.

Знахідку передали в Інститут еволюційної антропології ім. Макса Планка у Лейпцизі, де генетики під керівництвом С. Пяabo виділили з кісток ДНК і зібрали зі шматків повний мітохондріальний геном давнього мешканця Денисової печери.

Знаючи лише мітохондріальний геном людини з Денисової печери і не маючи ядерного генома, інших частин скелета, неможливо стверджувати напевно, що це за людина і у яких родинних стосунках вона була з неандертальцями і сапієнсами. Одне очевидно, що материнська лінія, до якої він належав, не була лінією ні сапієнсів, ні неандертальців.

Ядерний геном денисівців прочитали у 2010 р. Це допомогло з'ясувати, що денисівці ближчі до неандертальців, аніж до сапієнсів. Спочатку розділилися предки сапієнсів і двох інших ліній, а потім – денисівці відділилися від неандертальців.

Неандертальські гени є у всіх сучасних євразійців приблизно в однаковій кількості (2,5 %). Денисівські гени є лише у меланезійців. Це означає, що схрещувалися з денисівцями лише окремі групи сапієнсів, нащадки яких згодом оселилися у Новій Гвінеї та на островах поруч.

У 2019 р. вчені з'ясували, що денисівці жили також на території Тибету 160 тис. років тому. Дозволило встановити цей факт використання вченими нового методу. У багатьох кістках ДНК не зберігається, проте вчені сьогодні навчилися виділяти древній білок колаген і на основі цього встановлювати видову належність решток. Саме використовуючи новий метод дослідження, фахівці встановили, що щелепа, знайдена ще у 1980 р. в Тибеті на висоті 3280 м, належить денисівській людині. Крім того, раніше вчені не могли пояснити, чому у геномі денисівці був ген *EPAS1*, що дозволяє адаптуватися до умов високогір'я. Тепер це цілком зрозуміло (https://elementy.ru/novosti_nauki/433476).

Ще одне відкриття 2019 року в антропології – у Денисовій печері знайшли рештки (маленький уламок кістки) жінки (*Denisova 11*), батьком якої був денисівець, з незначною часткою неандертальських генів, а мати – чистокровна неандерталка. Сванте Пяabo та його колеги відсеквенували геном давньої людини, яка жила на Алтаї близько 90 тис. років тому. Такі дослідження свідчать про те, що гібридизація між сапієнсами, неандертальцями і денисівцями відбувалася досить часто (https://elementy.ru/novosti_nauki/4333221).



Портрет денисівської дівчинки

Найсенсаційніше, на наш погляд, відкриття 2019 р. Палеогенетики й антропологи Ізраїлю та

Іспанії розробили *метод реконструкції фенотипових ознак скелета гомінід на основі даних метилювання промоторних ділянок генів!* При розробці методу користувалися інформацією про те, як впливає на фенотип сучасних людей порушення роботи того чи іншого гена. Вчені припустили, що різко підвищений рівень метилювання промотора знижує рівень експресії гена і дає приблизно такий же фенотипічний ефект, як і мутація, що призводить до втрати функції гена. Перевірка методу на видах з відомою морфологією (неандертальцях, шимпанзе) показала, що передбачення справджується на 80 %. Застосувавши цей метод до денисівської людини, дослідники зробили 32 обґрунтовані припущення щодо морфології денисівців, що в подальшому підтвердилося майже на 90 %! Вийшло, що денисівці за багатьма ознаками, а саме: низький лоб, виступаюча щелепа і велика грудна клітка – нагадували неандертальців. Проте мали і свої унікальні особливості, наприклад, їх череп був ширшим, а зубна дуга – довша, ніж у неандертальців і сапієнів. Це дозволило реконструювати вигляд денисівської дівчинки, геном якої прочитано раніше, яку Ви бачите на світлині.

Більше читайте в Інтернеті: https://elementy.ru/novosti_nauki/433540/.

Homo sapiens

Історія відкриття древніх сапієнів була доволі драматичною. Унікальні знахідки були зроблені в районі поселення Кібіш на березі річки Омо в Південній Ефіопії. Місцезнаходження було виявлене у 1967 р. експедицією Кенійських національних музеїв під керівництвом **Річарда Лікі**, якому тоді було лише 23 роки. Знайдено два черепи, названі Омо I і Омо II. Під час переправи через річку експедиція ледь вціліла, дивом не потрапивши на обід крокодилам.



**Р. Лікі (ліворуч)
і П. Абелл
розглядають
череп Омо II**

Людські кістки, викопані членами групи, викликали неабияке захоплення у Р. Лікі. Яким же було його розчарування, коли на місце розкопок прибули батьки і влаштували справжній скандал, заявивши, що їх син просто витрачає гроші на відкопування "анатомічно сучасних людей".

З роками значення знахідки переосмислили. Довго не могли встановити її точний вік. Результати перших радіовуглецевих датувань свідчили, що кістки старше 40 тис. років. Це означало, що кістки давні для такого методу визначення віку. За співвідношенням ізотопів у мушлях нільських молюсків був визначений вік 130 тис. років, але це датування вважали недостовірним. Нарешті, у 1999 р. велика команда американських антропологів взялася за справу серйозно. Впродовж чотирьох сезонів були проведені масштабні польові роботи. На аналіз зібраних матеріалів знадобилося ще декілька років.

У результаті було встановлено, що вік черепів Омо I і Омо II – 195 тис. років, похибка не більше 5 тис. років. Це означає, що кістки з формації Кібіш є найдавнішими кістками "анатомічно сучасних людей", відомі на сьогодні.

Ніякої "істинно людської культури" у людей Омо не було, усе це з'явилося значно пізніше.

До цього часу лишаються до кінця не з'ясованими час і маршрути виходу сапієнсів з Африки. Генетичні дані не дозволяють досить точно датувати цю подію. Археологічні дані також, на жаль, досить сумнівні.

Найдавнішими свідченнями присутності "анатомічно сучасних людей" за межами Африки є знахідки в печерах Схул і Кафзех на півночі Ізраїлю. Там виявлені скелети людей, хоча з деякими архаїчними ознаками, вік решток 119–81 тис. років. Це приблизно збігається з останнім міжльодовиковим періодом, коли клімат на Близькому Сході був відносно теплим і вологим. До початку цієї теплої епохи на даній території, можливо, жили неандертальці.

Швидше за все, щоб потрапити у Палестину, сапієнси перетнули посушливі райони Північної Африки "Нільським коридором". Але цей *перший вихід з Африки (135–115 тис. років тому)*, схоже, був невдалим. Згодом у цьому районі реєструється присутність не сапієнсів, а неандертальців.

Багато експертів вважають, що сучасне неафриканське людство в основному походить від іншої групи вихідців з Африки, яка залишила рідний материк "південним шляхом", тобто переправилася через Баб-ель-Мандебську протоку в Південну Аравію і згодом розселилася вздовж узбережжя Індійського океану на схід. Вчені вважають, що цей *другий вихід з Африки відбувся близько 90–85 тис. років тому*.

Близько 74 тис. років тому відбулося грандіозне виверження вулкана Тоба на Суматрі, що призвело до ядерної зими і різкого похолодання, яке тривало декілька століть. Популяція людей різко скоротилася, було пройдено так званий ефект "пляшкового горла".

Тим часом розселення людей продовжувалося. Люди проникають в Австралію. Вчені з'ясували, що Австралія була заселена досить давно, не менше 40 тис. років тому. Австралійці не були відсталим народом. Біля озера Манго (Новий Південний Уельс) виявлено два унікальні давні поховання чоловіка та жінки. Тіло чоловіка було вкрите червоною охрою, а жінка, мабуть, була кремована. Це найдавніший в історії людства документований випадок використання кремації й охри у поховальних обрядах.

Після появи людей в Австралії відбулося масове вимирання майже всіх великих місцевих тварин. Багато дослідників пояснюють цю подію негуманними методами полювання давніх австралійців.

Приблизно в той же час, коли сапієнси з Південно-Східної Азії заселили Австралію, або трохи пізніше, їх родичі з Південно-Західної Азії почали мігрувати у північно-західному напрямку і почали заселяти неандертальську Європу (*третій вихід*).

Сьогодні вчені вважають, що заселення Центральної і Західної Європи розпочалося 46 тис. років тому і відбувалося швидко, до 41 тис. років тому швидкість просування становила 400 м за рік. Приблизно з такою ж швидкістю поширювалася Європою культура землеробства (10–6 тис. років тому), яка теж прийшла з Близького Сходу. Цікаво, що обидві хвилі розселення йшли паралельними шляхами: перший – вздовж Середземноморського узбережжя від Ізраїлю до Іспанії, інший – долиною Дунаю, з Балкан – до Південної Німеччини і далі до Західної Франції.

Крім того, з'ясувалося, що період спільного проживання сучасних людей і неандертальців у більшості районів Європи був значно коротшим, ніж вважали раніше, не 10 тис. років, а лише близько 6 тис. років, а в деяких районах (захід Франції) лише 1–2 тис. років. Після цього вцілілі неандертальці доживали свій вік у віддалених куточках Європи (півострів Гібралтар, Балкани, Крим) аж до повного вимирання приблизно 28 тис. років тому.

Все це є свідченням того, що корінне неандертальське населення Європи зникло під тиском близькосхідних прибульців значно швидше, ніж вважали раніше. Напевно, переваги сапієнсів – технологічні чи соціальні – були настільки значні, що ні фізична сила неандертальців, ні їх витривалість, ні пристосованість до життя у холодному кліматі не змогли врятувати приречену расу.

Заселення сапієнсами (жодних інших гомінід, окрім сапієнсів, у Новому Світі ніколи не було) Америки відбулося верхньопалеолітичними мисливцями з Азії. Вони скористалися сухопутним мостом – Берінгією, яка в той льодовиковий час з'єднувала Чукотку з Аляскою. Згідно з однією з гіпотез, приблизно 13,5 тис. років тому переселенці вперше пройшли по вузькому коридору між льодовиками в Західній Канаді і дуже швидко розселилися по всьому Новому Світу аж до

краю Південної Америки. Згодом вони винайшли дуже ефективну мисливську зброю – дротики з плоскими симетричними і дуже гострими кремнієвими наконечниками (так звана культура кловіс) і знищили більшу частину мегафауни на обох материках. Проте нові факти, отримані генетиками й археологами, вказують, що насправді історія заселення Америки була дещо складнішою. Хоча азіатське походження корінних американців ні в кого не викликає сумніву.



Жіноча статуетка з кістки мамонта

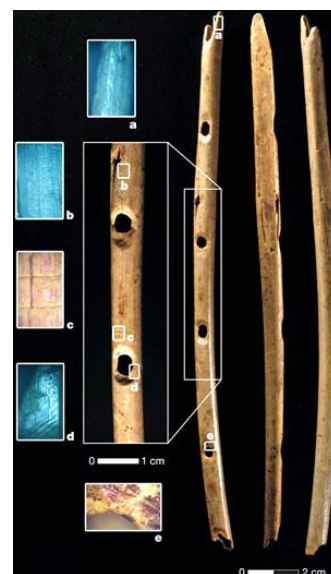
Випадково чи ні, але заселення сапієнсами Європи і витіснення корінного неандертальського населення збігається у просторі й часі з початком оріньякської епохи, що характеризується новими технологіями виготовлення знарядь, а також появою і бурхливим розвитком мистецтва.

Мистецтво епохи оріньяк – це не скромне намисто з мушель чи кігтів, і не геометричні подряпини на шкаралупах яєць страуса, як у культурах із Південної Африки (70–60 тис. років тому). Цього разу наші предки створили щось більше: справжній живопис, музику, скульптуру. Причому відбулося все досить швидко. За межами Європи мистецтво з'являється, напевно, на декілька тисячоліть пізніше.

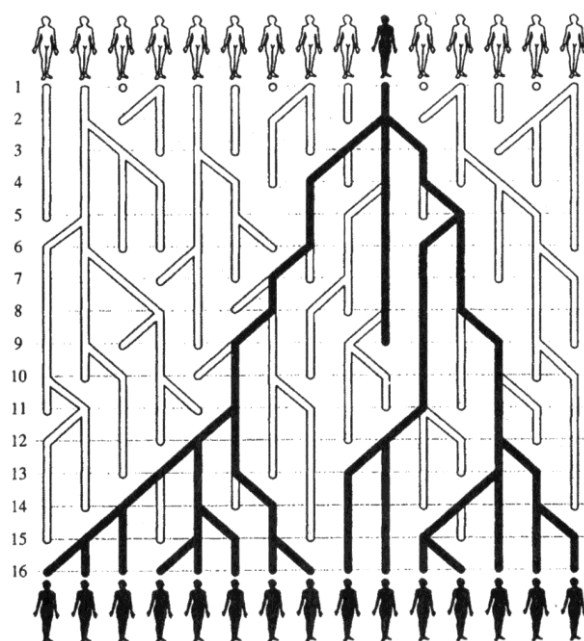
Про одну з перших у світі скульптур дізналися у 2009 р. Знайшли її у печері Холе-Фельс у Німеччині. Це вирізана з кістки мамонта жіноча статуетка – вона є найдавнішим витвором мистецтва, її вік близько 40 тис. років. Статуетка досить реалістична з точки зору анатомії, але де в чому давній скульптор дав волю фантазії – інакше яке ж це мистецтво? Гіпертрофовані жіночі статеві ознаки зближують її з відомими "палеолітичними венерами" більш пізньої епохи. Однією з цікавих особливостей є цілковита відсутність голови. Напевно, давній скульптор вважав цю частину жіночого тіла найменш важливою. Замість голови – кільце, що дозволяло носити фігурку на шнурку. Кільце злегка відполіроване зсередини, хтось його дійсно носив, можливо, як амулет.

Це не просто найдавніший витвір мистецтва, а ще й найперше зображення людини, яке дійшло до нас. Унікальне вікно у минуле, єдиний спосіб своїми очима поглянути на людину ранньоріньякського часу. Шкода, що воно дуже стилізоване і без голови.

У 2008 р. була зроблена ще одна сенсаційна знахідка – флейта (вік її близько 40 тис. років), вирізана з променевої кістки білоголового сипа. Довжина частини флейти, яка збереглася, – 21,8 см, діаметр – 8 мм. У флейти п'ять отворів для пальців і два глибокі V-подібні вирізи



Флейта з кістки білоголового сипа



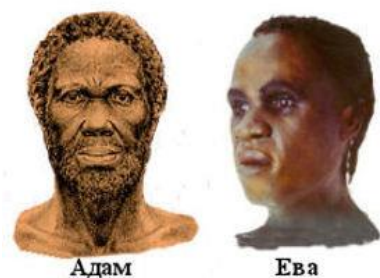
Схематичний приклад генеалогічного дерева передачі мт ДНК

на тому кінці, у який дув музикант. Фахівці припускають, що з інструмента можна було почути не менше п'яти нот.

Можливо, гра на музичних інструментах, була звичною і поширеною справою у наших предків. Музика сприяла зміцненню колективів кроманьйонців і певним чином сприяла їх швидкій експансії.

Порівняльний аналіз мітохондріальної ДНК (мт ДНК) та Y-хромосом сучасних людей засвідчив, що людство походить від невеликої популяції, що жила у Східній Африці 160–200 тис. років тому. Це збігається з археологічними даними. Згодом у певний момент, швидше за все, між 100 і 60 тис. років тому (дані аналізу мт ДНК), невелика група сапієнсів вийшла з Африки, і нащадки цієї групи згодом заселили весь світ: від них походить усе сучасне неафриканське людство. З цим сьогодні майже ніхто не сперечається.

1 січня 1987 р. британський журнал "Nature" опублікував статтю "Мітохондріальна ДНК та еволюція людини". У статті мова йшла про те, що усі сучасні люди отримали свою мт ДНК від однієї жінки, яка жила в Африці 160–200 тис. років тому. До цього висновку прийшла група генетиків у результаті вивчення мт ДНК представників усіх рас та регіонів.



"Мітохондріальна Єва" – це жінка, чия мт ДНК присутня у всіх сучасних людей, це найбільш пізній спільний предок усіх людей по материнській лінії. Цілком природно, що генетики цю африканську жінку, праматір математично вирахованої мітохондріальної лінії, назвали Євою. Але щойно це трапилось, позначилася інерція людського мислення, і виникло помилкове

уявлення про те, що генетики виявили єдину жінку – праматір усього сучасного людства – і що вона взагалі була єдиною жінкою, яка на той час жила на землі.

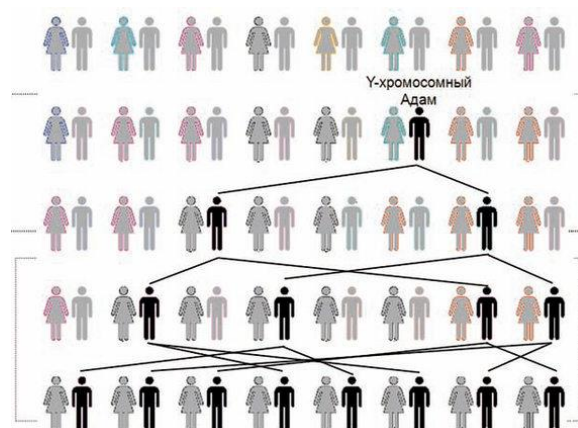
Насправді, "мітохондріальна Єва" аж ніяк не єдина наша праматір, і з біблійною Євою у неї спільне лише ім'я. Наприклад, усі жінки по лінії батька теж є нашими предками, але вони залишили свій слід у нашій ядерній ДНК, яка, власне, і визначає передачу спадкової інформації. Розрахунки генетиків означають лише те, що з багатьох тисяч жінок, які передали нам свої ядерні гени, лише одній вдалося передати свої мітохондрії в генофонд сучасного людства. В усіх інших лініях мітохондріальна передача була перервана. З яких причин це могло статися? Та хоча б через народження синів. Їх мітохондріальні лінії могли продовжити лише рідні сестри, а коли сестер не було, ці лінії переривалися.

Таким чином, збереглася лише одна лінія, в якій у кожному поколінні народжувалася хоча б одна дівчинка. "Доньки Єви" виходили за чоловіків представників інших мітохондріальних ліній, продовжуючи і розповсюджуючи таким чином "лінію Єви".

Будь-яка популяція будь-якого виду обов'язково мала в минулому свою мітохондріальну Єву – останню праматір усіх сучасних представників даної популяції по материнській лінії.

Y-хромосомний Адам. Схоже поняття молекулярної антропології визначає найбільш близького спільного предка усіх сучасних людей по чоловічій лінії. Оскільки Y-хромосома передається лише від батька до сина, то усі сучасні Y-хромосоми походять від чоловіка, якого називають Y-хромосомним Адамом. Схоже на те, як мітохондріальна Єва не була єдиною жінкою на той час, не був єдиним і Y-хромосомний Адам. Y-хромосома значно довша, ніж ДНК мітохондрій, приблизно на 60 млн пар основ, і має нижчу мутабельність, ідентифікація її поліморфізму сповільнена, і як наслідок, знижується точність оцінки частоти мутацій.

Раніше вік Y-хромосомного Адама оцінювали приблизно у 100 тис. років і менше, що створювало кумедну невідповідність з оцінкою часу життя мітохондріальної Єви – 140–200 тис. років, таким чином Єва старша за Адама на 50 тис. років. Взагалі, вік обох предків за різними ділянками ДНК (мт ДНК і Y-хромосоми) і не повинні збігатися, оскільки процес зникнення алелей у популяції є випадковим. У 2013 р. з'явилися нові дані про те, що Y-хромосомний Адам жив 120–156 тис. років тому.



Схематичний приклад передачі Y-хромосоми

Варто пам'ятати, що, крім мітохондріальної Єви та Y-хромосомного Адама, у людства було багато інших предків. Навіть лише два покоління тому у кожного з нас було не два предки, а чотири: крім бабусі по материнській лінії і дідуся по батьківській, не можна забувати і про бабусю по батьківській лінії, і дідуся по материнській. Рухатися родоводом "вгору" можна не лише по материнській і батьківській лініях, а й великою кількістю інших шляхів. Такі "змішані" лінії сучасних людей теж будуть зустрічатися одна з одною, просуваючись назад у часі. При кожному способі руху вгору по родоводу врешті-решт знайдеться

індивід, у якому зійдуться лінії усіх 7 мільярдів людей, які сьогодні живуть на Землі. Кожен такий індивід буде поруч з мітохондріальною Євою і Y-хромосомним Адамом одним із загальних предків для всього сучасного людства. Деякі з таких генеалогічних спільних предків жили раніше, деякі пізніше, ніж Єва й Адам.

Проте лише для мітохондріальної Єви та Y-хромосомного Адама ми знаємо точне походження від них ділянок генома. Переважна більшість наших генів – аутосомні, не щеплені зі статтю. Такі гени походять не від мітохондріальної Єви та Y-хромосомного Адама, а від інших спільних предків. Встановити, які саме ділянки наших генотипів були отримані нами від кожного з інших спільних предків, неможливо: статевий процес перемішує їх у кожному поколінні. Деякі з наших предків, яким генетично "не поталанило", не залишили в геномі сучасного людства жодних слідів.

Що ж виявиться, якщо спробувати використовувати для датування загального предка сучасних людей не мт ДНК і не Y-хромосому, а ділянки генома, не щеплені зі статтю – аутосомні ділянки? Аналізуючи час, отримаємо велику різницю. Є й такі ділянки, загальний предок яких жив раніше, ніж лінія людини відгалузилася від шимпанзе. Наприклад, різні варіанти людського гена Mhc-DRB, пов'язаного з імунітетом, знаходяться під постійною дією балансуєчого відбору. Вони схожі на відповідні варіанти цього гена, що зустрічаються у різних особин шимпанзе, більше, ніж на варіанти цього ж гена в людській популяції. Це, до речі, є наочним свідченням того, що **сучасне людство ніяк не може бути біологічним нащадком лише однієї пари**. Більш тонкі популяційно-генетичні міркування дозволяють стверджувати, що з моменту відділення лінії людини від предкового виду кількість людей жодного разу не опускалася нижче від декількох сотень.

Більше читайте і дивіться в Інтернеті:

<http://postnauka.ru/video/11648>.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Докинз Р. Самое грандиозное шоу на Земле: доказательства эволюции. Москва: Астрель: CORPUS, 2012. 496 с.
2. Иорданский Н. Н. Организмы, виды и эволюция. Москва: Книжный дом ЛИБРОКОМ, 2011. 176 с.
3. Иорданский Н. Н. Эволюция жизни: учеб. пособие. Москва: Академия, 2001. 432 с.
4. Корж О. П. Основи еволюції: навч. посіб. Суми: ВТД Університетська книга, 2006. 381 с.
5. Кузьменко Л. П. Антропология у запитаннях і відповідях: навч. посіб. Ніжин: НДУ ім. М. Гоголя, 2016. 143 с.
6. Кузьменко Л. П. Развитие эволюционных идей у біології: навч. посіб. Ніжин: НДУ ім. М. Гоголя, 2008. 118 с.
7. Кунин Е. Логика случая. О природе и происхождении биологической эволюции. Москва: ЗАО "Издательство "Центр-полиграф", 2014. 527 с.
8. Марков А. Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. Москва: Астрель: CORPUS, 2010. 527 с.
9. Марков А. Эволюция человека. Москва: Астрель: CORPUS, 2012. Кн. 2. Обезьяны, нейроны и душа. марков. 512 с.
10. Марков А. Эволюция человека. Москва: Астрель: CORPUS, 2012. Кн. 1. Обезьяны, кости и гены. 464 с.
11. Марков А., Наймарк Е. Эволюция. Классические идеи в свете новых открытий. Москва: АСТ: CORPUS, 2014. 636 с.
12. Мукерджи С. Ген. Надзвичайна історія. Харків, 2017. 768 с.
13. Северцов А. С. Теория эволюции: учебник для студентов вузов. Москва: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. 380 с.
14. Тыщенко В. П. Введение в теорию эволюции: курс лекций. Москва: КомКнига, 2010. 240 с.
15. <http://antropogenez.ru>
16. <https://elementy.ru>

ЗМІСТ

Передмова	3
Лекція 1. Еволюційна біологія сьогодні.....	4
Лекція 2. Походження життя на Землі	16
Лекція 3. Історія розвитку органічного світу на Землі	28
Лекція 4. Докази еволюції та методи її дослідження.....	47
Лекція 5. Вчення про вид та видоутворення	68
Лекція 6. Адаптаціогенез	79
Лекція 7. Генетичні та екологічні основи еволюції	86
Лекція 8. Фактори мікроеволюції. Головні напрямки еволюційного процесу. Форми філогенезу. Еволюція онтогенезу	101
Лекція 9. Проблеми еволюції та походження людини	114
Список використаних джерел.....	137

Навчальне видання

Кузьменко Людмила Петрівна

ЕВОЛЮЦІЙНА БІОЛОГІЯ

Конспект лекцій

Технічний редактор – І. П. Борис
Комп'ютерна верстка – Н. О. Приходько
Літературне редагування – О. М. Лісовець

Підписано до друку 09.09.2020	Формат 60x84/16	Папір офсетний
Гарнітура ComputerModern	Обл.-вид. арк. 8,08	Електронне видання
Замовлення №11	Ум. друк. арк. 6,14	



Ніжинський державний університет
імені Миколи Гоголя.
м. Ніжин, вул. Воздвиженська, 3-А
(04631) 7-19-72
E-mail: vidavn_ndu@ukr.net
www.ndu.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи
ДК № 2137 від 29.03.05 р.