

О.П. Корж

ОСНОВИ ЕВОЛЮЦІЇ

Навчальний посібник



УНІВЕРСИТЕТСЬКА
КНИГА

УДК 575.83(075.8)
ББК 28.02я73
К66

Рецензенти:

В.П. Бессонова, завідувач кафедри садово-паркового господарства Дніпропетровського державного аграрного університету, професор, д.б.н.;
О.І. Кошелєв, завідувач кафедри зоології Мелітопольського державного педагогічного університету, професор, д.б.н.;
В.І. Лисенко, завідувач кафедри екології та ОНС Таврійської агротехнічної академії, професор, д.б.н.

Гриф надано Міністерством освіти і науки України.
Лист № 14/18.2-411 від 20.02.06.

Корж О.П.
Основи еволюції: Навчальний посібник. – Суми: ВТД «Університетська книга», 2006. – 381 с.

ISBN 966-680-289-9

Навчальний посібник «Основи еволюції» містить три розділи: «Мікроеволюція», «Макроеволюція» та «Шляхи розвитку життя». Кожний розділ завершується тестами для самоконтролю з метою встановлення студентами рівня засвоєння викладеного матеріалу. Призначений для вивчення курсу «Теорія еволюції» та самостійного більш детального опрацювання окремих тем студентами спеціальностей «Біологія», «Екологія», інших природничих напрямків. Буде корисним учителям біології та всім, хто цікавиться питаннями розвитку життя на Землі.

ББК 28.02я73

© Корж О.П., 2006
© ТОВ «ВТД «Університетська книга», 2006

ISBN 966-680-289-9

ЗМІСТ

ВСТУП 7

Частина I

МІКРОЕВОЛЮЦІЯ

Розділ 1. Історія розвитку синтетичної теорії еволюції 13

Розділ 2. Популяція як елементарна еволюційна одиниця 17

2.1. Поняття популяції 17
2.2. Основні характеристики популяції 19

Розділ 3. Елементарний еволюційний матеріал 35

3.1. Мінливість як основа еволюційних змін 35
3.2. Мутації як елементарний еволюційний матеріал 39
3.3. Характеристика мутацій 43
3.4. Насиченість мутаціями природних популяцій 46

Розділ 4. Мутаційний процес як елементарний еволюційний фактор 50

4.1. Вимоги до елементарних еволюційних факторів 50
4.2. Мутаційний процес 51
4.3. Перегини редукціонізму 54

Розділ 5. Популяційні хвилі 58

5.1. Динаміка чисельності популяцій та її причини 58
5.2. Еволюційне значення популяційних хвиль 61
5.3. Типи популяційних хвиль та їх характеристика 63

Розділ 6. Ізоляція 70

6.1. Еволюційне значення ізоляції 70
6.2. Типи ізоляції 72

Розділ 7. Природний добір 83

7.1. Боротьба за існування 83
7.2. Зміст та біологічне значення природного добору 90
7.3. Форми природного добору 94

Розділ 8. Адаптація як біологічне явище 110

8.1. Зміст і біологічне значення адаптації 110
8.2. Пристосувальне значення властивостей організмів 112

8.3. Пристосування як невід'ємна риса організації життя	132
8.4. Шляхи формування адаптацій	135
Розділ 9. Вид як одна з головних форм організації життя	139
9.1. Історія розвитку поняття "вид"	139
9.2. Сучасні уявлення про вид	142
9.3. Сучасні проблеми виду	147

Розділ 10. Видоутворення як основне явище еволюційного процесу

10.1. Зміст видоутворення	151
10.2. Алопатричне видоутворення	151
10.3. Симпатричне видоутворення	153
10.4. Інші форми видоутворення	157
<i>Тест-контроль</i>	160
<i>Список рекомендованої літератури</i>	162
	165

Частина II

МАКРОЕВОЛЮЦІЯ

Розділ 11. Засоби перетворення органів та функцій

11.1. Передумови еволюції органів та функцій	169
11.2. Модуси органогенезу	169
11.3. Субституція, або заміщення органів та функцій	172
11.4. Гетеробатмія і компенсація	178

Розділ 12. Еволюція онтогенезу

12.1. Особливості онтогенезу в різних систематичних групах	182
12.2. Цілісність та стійкість онтогенезу	183
12.3. Ембріоналізація онтогенезу	188
12.4. Автономізація онтогенезу	193
12.5. Співвідношення онтогенезу та філогенезу	196
	200

Розділ 13. Особливості здійснення філогенезу

13.1. Форми філогенезу різних груп	205
13.2. Напрямки філогенезу	205
13.3. Правила еволюції груп	213
13.4. Темпи еволюції груп	217
	220

Розділ 14. Прогресивна еволюція

14.1. Проблеми, пов'язані з визначенням прогресу	224
14.2. Необмежений прогрес	224
14.3. Біологічний прогрес	228
14.4. Біотехнічна та групова форми прогресу	230
14.5. Взаємозв'язок різних напрямків прогресу	233
14.6. Уявлення про спеціалізацію та регресивну еволюцію	237
	241

Розділ 15. Мегаеволюція

15.1. Концепція екосистеми	245
	245

15.2. Екологічна сукцесія	248
15.3. Біосфера як глобальна екосистема	251
15.4. Уявлення про еволюційну екологію	255
15.5. Еволюція острівних екосистем	258

Розділ 16. Сучасні проблеми еволюції

16.1. Постановка питання	261
16.2. Генетичні основи здійснення еволюційних перетворень	261
16.3. Монофілія та поліфілія в еволюції	263
16.4. Проблеми спрямованої еволюції	264
16.5. Мікро-, макро- та мегаеволюція	267
16.6. Еволюція еволюційних механізмів	271
16.7. Проблеми дискретності та безперервності	273
<i>Тест-контроль</i>	275
<i>Список рекомендованої літератури</i>	279
	282

Частина III

ШЛЯХИ РОЗВИТКУ ЖИТТЯ

Розділ 17. Геохронологія

17.1. Методи визначення геологічного віку	237
17.2. Теорії походження життя	287
17.3. Геохронологія життя	289
	294

Розділ 18. Розвиток нижчих організмів

18.1. Уявлення про добіологічну еволюцію	307
18.2. Типи живлення	307
18.3. Три ароморфози протерозою	311
18.4. Віруси та їх місце в еволюції життя	313
	318

Розділ 19. Основні напрями розвитку живих організмів

19.1. Основні моменти розвитку рослин	320
19.2. Вихід рослин на суходіл	320
19.3. Мохоподібні як тупикова гілка вищих рослин	322
19.4. Виникнення насінни як етап еволюції вищих рослин	328
19.5. Квіткові як вершина еволюції вищих рослин	329
	331

Розділ 20. Основні етапи розвитку багатоклітинних тварин

20.1. Перші предстваники та найважливіші напрями еволюції багатоклітинних	336
20.2. Ускладнення будови тіла тварин як необхідний етап їх еволюції	338
20.3. Перехід до паразитизму	341
20.4. Розвиток порожнини тіла	344
20.5. Походження вториноротих	349
20.6. Існування у водному середовищі	353
20.7. Вихід хребетних на суходіл	354
20.8. Прогресивний розвиток суходільних рис	357

Розділ 21. Антропогенез	362
21.1. Історичний літопис розвитку людини розумної	362
21.2. Передумови розвитку людини	366
21.3. Соціальна еволюція	368
<i>Тест-контроль</i>	373
<i>Список рекомендованої літератури</i>	377
ЗАКЛЮЧНЕ СЛОВО	379

В еволюційній теорії є один дуже цікавий аспект: кожний вважає, що він розуміє її.

Жак Моно

ВСТУП

У першій половині XX століття праці вітчизняних учених багато в чому визначили загальний рівень еволюційних поглядів людства, однак нині доступних публікацій з цієї проблеми стає все менше. У той же час необхідність подібного назвального посібника зумовлюється не лише нестачею спеціальної літератури. Кожний з еволюціоністів має свій особистий погляд на розвиток багатьох природних процесів, що особливо наочно простежується на прикладі мікроеволюційних механізмів. Загально не захоплення в наш час генетичними та молекулярнобіологічними основами еволюційних процесів сприяло неправомірному зміщенню на задній план інших, не менш важливих механізмів еволюціонування організмів, з чим ніяк не можна погодитися.

Термін *еволюція* досить широко використовується різними галузями науки, у тому числі сусільними й гуманітарними дисциплінами. Вживається він у двох значеннях: у першому (широкому) позначає розвиток в цілому, а в другому (вузькому) його розуміють як поступовий розвиток, на відміну від революції. Еволюція органічного світу – це незворотний і певною мірою спрямований розвиток живої природи, який полягає у перетворенні одних органічних форм на якісно інші шляхом їх пристосування до відповідних умов існування.

Еволюційне вчення спрямоване на пізнання закономірностей розвитку органічного світу. Часто до цього додають: з метою подальшого керування цим процесом. Проте, на наше глибоке переконання, не слід сподіватися на повне опанування ним. Людина може вносити лише незначні корективи, і найближчим часом ситуація навряд чи зміниться. Уся історія людства свідчить про те, що ми поки що здатні лише оцінювати минулі події в природі – передбачати ж майбутнє ми ще не навчилися. Досить виразно це простежується на прогнозах навіть

найближчих наслідків нашої діяльності – у найкращому разі їх достовірність сягає 50%. Незважаючи на це, еволюційне вчення набуває виключного як теоретичного, так і практичного значення, оскільки сьогодні воно стало теоретичною базою всіх без винятку біологічних дисциплін.

На наш погляд, проблеми походження життя та його подальшого еволюціонування мають досліджувати різні теорії. Подібна можливість була передбачена ще Ж.Б. Ламарком, який зазначав, що все існує, без сумніву, лише завдяки волі всемогутнього Творця всіх речей. Але чи можемо ми, запитував себе вчений, нав'язувати йому правила та вказувати на способи виконання Його волі, коли нам дозволено лише пізнавати цю волю спостереженнями? Хіба безмежна могутність Творця не могла створити порядок речей, який зумовив поступове виникнення всього того, що ми бачимо, і того, що існує в реальності, але чого ми не знаємо? І Ж.Б. Ламарк доходить висновку, що на те була воля Божя наділити природу цією здатністю та цією могутністю.

Отже, визнаючи божественний шлях походження природи, Ламарк все ж наполягав на реальності закономірностей, що зумовлюють її еволюцію. Теорія еволюції пояснює саме механізми, які визначають розвиток живої матерії, не зачіпаючи проблем її походження. До цього слід додати, що деякі вчені інколи переносять механізми еволюціонування живих організмів і на добіологічний рівень, що потребує окремого вирішення.

Курс теорії еволюції завершує цикл фундаментальних загальнобіологічних дисциплін. Особливістю його вивчення є те, що студент вже знайомився з окремими положеннями цього вчення та зі значною кількістю прикладів під час засвоєння інших біологічних дисциплін – це значно полегшує сприйняття нового матеріалу. У той же час обмежений обсяг навчального посібника вимагає від студентів володіння теоретичною базою та здатності до самостійного опанування інших джерел.

Спираючись на дані спеціальних дисциплін, еволюційне вчення вивчає загальні закономірності й рушійні сили історичного розвитку життя. Але теорія еволюції не є штучним конгломератом окремих дисциплін – вона самостійно вирішує завдання, що виникають з необхідності вивчення загальних закономірностей еволюції, причин та механізмів перетворення живого на всіх рівнях його організації.

Робота над навчальним посібником упродовж п'яти років дала зрозуміти, що еволюцію не можна осягнути до кінця (особливо це стосується другого розділу – з макроеволюції, яка взагалі

є на сьогодні суцільною біологічною проблемою). Тільки-но здавалось, що певний розділ закінчено, як з'являлися нові аспекти, яким не було приділено належної уваги. Це ще раз свідчить про досить поверховий та однобічний підхід до висвітлення проблем еволюції таких сучасних видань, як, наприклад, книга Джона Хоргана "Кінець науки".

Автор посібника в жодному разі не претендує на вичерпність викладу, розуміючи, що певні аспекти все ж залишаться поза увагою. Деякі розділи, що стосуються історії розвитку еволюційних поглядів, доказів наявності еволюційного процесу, аналізу точок зору окремих учених тощо, і не передбачалися, оскільки вони добре висвітлені в наявній літературі (наприклад, В.М. Епштейн, М.Ю. Грешнер "Лекції по історії біології"; І.П. Аносов, Л.Я. Кулинич "Основи еволюційної теорії", Н.Н. Воронцов "Развитие эволюционных идей в биологии" та ін.). Мінімальну увагу також було приділено математизації біології, бо, на наш погляд, М.В. Тимофеев-Ресовський цілковито мав рацію стосовно невеликого значення математичної біології або біологічної математики, для розвитку біології. Важко не погодитися з думкою класиків, що у випадку, коли людина не розуміє проблеми, вона пише багато формул, а коли нарешті збагне, у чому річ, то залишається в кращому разі дві формули.

У посібнику класичним роботам, можливо, відведено більше місця, ніж сучасним, але це є принциповою позицією автора: неприпустимо нехтувати поглядами класиків. До того ж чимало цікавих робіт, особливо з проблематики макроеволюції, було написано до середини ХХ століття. Сьогодні про них згадують все рідше, використовуючи при цьому не першоджерела, а посилання на них в іншій літературі. У цьому випадку знов-таки не можна не погодитися із М.В. Тимофеевим-Ресовським, який вважав, що хороші книги не старіють і що кожному біологу буде значно корисніше перечитати ще раз працю самого Дарвіна, ніж сучасну брошуру про нього.

Матеріал, викладений в посібнику, апробовано під час викладання курсу "Теорія еволюції" в Запорізькому національному університеті. Третій розділ "Шляхи розвитку життя" написаний за участю В.О. Гоженка та О.В. Дубової. Оригінальні рисунки виконані О.В. Карнауховим.

Висловлюю щирі вдячність усім, хто сприяв здійсненню цього задуму. Особливу подяку складаю: члену-кореспонденту НАН України, проф., доктору біол. наук І.Г. Ємельянову, проф., доктору біол. наук Н.В. Колісник та проф., доктору біол. наук В.О. Ляху за конструктивну критику, цінні зауваження та

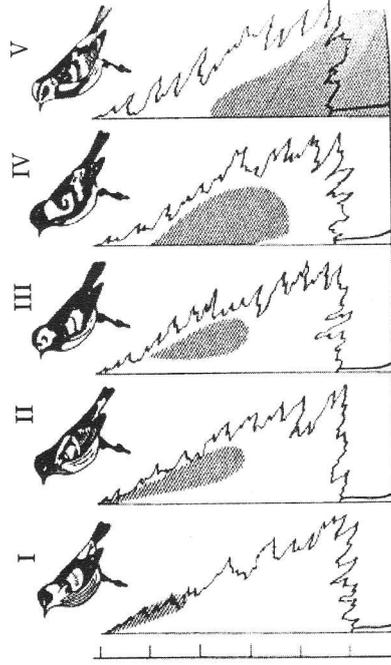
рекомендації стосовно змісту посібника; доц., кандидату філол. наук В.Д. Семиряк за редагування тексту; доц., кандидату біол. наук О.В. Дубовій за допомогу в роботі над текстом; О.В. Карнаухову за виконання оригінальних рисунків; Д.О. Фролову, А.В. Бунчуку та Н.М. Бунчук за надання технічної й організаційної допомоги, а також усім, без кого ця робота не була б завершена.

Частина I

МІКРОЕВОЛЮЦІЯ

Якщо б еволюція цілком і повністю залежала лише від природного добору, то від бактерій походили б лише численні форми бактерій.

С. Оно



Історія розвитку синтетичної теорії еволюції

Сьогодні еволюційну теорію умовно поділяють на мікро- та макроеволюцію. Змістом цієї частини є мікроеволюція, яка вивчає механізми, що зумовлюють появу нових біологічних форм і закінчуються видоутворенням. Хоча, на наш погляд, подібний поділ еволюційної теорії не зовсім коректний.

Мікроеволюція, за загальним визнанням, – найдосконаліше розроблена частина синтетичної еволюційної теорії. Більше того, на думку М.В. Тимофеева-Ресовського, саме мікроеволюційне вчення виявляється в методологічному плані найбільш розробленою галуззю всього природознавства. Це єдиний розділ біологічних дисциплін, у межах якого виділено елементарні структури та процеси, що зумовлюють еволюційні зміни відповідних організмів. Використання означених методологічних підходів дозволяє детально вивчати з використанням експериментальних засобів природний перебіг еволюційних подій на макроеволюційному рівні.

У цьому випадку не можна не погодитися з Дж. Хорганом (автор книги “Кінець науки”), що будь-які еволюційні узагальнення обов’язково повинні містити природний добір: незважаючи на надзвичайні суперечки щодо значущості та реальності цього еволюційного фактора, немає жодних підстав сумніватися у його наявності. І в той же час навіть предмет цього розділу викликає неоднозначне сприйняття механізмів еволюціонування організмів.

Так, природний добір, як слушно зауважує С. Оно, є не єдиним еволюційним фактором, що уможливило еволюційне перетворення організмів. Але які саме природні явища слід визнавати за еволюційні фактори? Тут думки різних фахівців певним чином розходяться.

Після опублікування головної роботи Ч. Дарвіна “Походження видів” ідея еволюції була сприйнята майже всіма вченими, але науковці дискусії розгорнулися навколо можливості визнання природного добору рушійним фактором еволюції. Багатьох хвилювало питання: яким чином сприятливі ознаки особин, що вижили внаслідок добору, зберігаються у нащадків, не розчиняючись серед інших проявів тієї самої ознаки при схрещуванні? Ця проблема непокоїла й самого Дарвіна – невдовзі після виходу його книжки каменем спотикання стало “Страхіття Дженкінна”. Будучи математиком, Ф. Дженкін суто механічно довів, що при схрещуванні носіїв певних ознак з особинами, які не мають подібних ознак, має простежуватися поступове розчинення ознаки від покоління до покоління, унаслідок чого дія природного добору стає неможливою. Відповідь на це змогла дати лише генетика, яка вивчає закономірності спадковості та мінливості організмів. Однак перші генетики піддали сумніву не лише погляди Дарвіна на механізми спадковості, а й саму ідею природного добору.

Другим питанням було з’ясування здатності природного добору, який виконує начебто лише функцію сита, забезпечувати поступовість еволюційного процесу. На думку С.С. Шварца, принципи дискусії щодо теорії природного добору навіть сьогодні зводяться до питання: добір є творцем чи редактором еволюційних перетворень? Деяко згладити гостроту цієї проблеми у свій час дозволило створення синтетичної теорії еволюції – синтезу, в першу чергу, класичного дарвінізму та генетики.

Сьогодні існує значна кількість теорій еволюції. Загально-визнану класифікацію їх запропонував Е. Майр. Згідно з нею еволюційні теорії поділяються на:

А. Моністичні (спіраються на дію одного фактора).

1. Екзогенні (безпосередня детермінація середовищем):

- а) випадкові зміни (дія випромінювання тощо);
- б) пристосувальні зміни.

2. Ендогенні (детерміновані внутрішніми причинами):

- а) цілеспрямовані (ортогенез);
- б) вольові (справжній ламаркізм);
- в) мутаційні обмеження;
- г) епігенетичні обмеження.

3. Випадкові спонтанні мутації.

4. Природний добір.

Б. Синтетичні (спіраються на дію багатьох факторів).

1. Більшість ламаркістських теорій ($1a + 2a + 2b$).
2. Деякі сучасні ламаркістські теорії ($1b + 2b + 2v + 4$).
3. Початковий етап формування синтетичної теорії еволюції ($3 + 4$).
4. Сформована синтетична теорія еволюції ($1a + 2v + 2g + 3 + 4$).

Однак, на думку К.М. Завадського, така класифікація потребує певних уточнень, що передусім стосується вчення Ч. Дарвіна. По-перше, воно не належить до моністичних (або монофакторіальних) теорій, оскільки передбачає кілька передумов еволюційного процесу. По-друге, у наведеній класифікації не приділено уваги боротьбі за існування, яка вважалася Дарвіном однією з найважливіших передумов еволюційного процесу. Синтетичніми можна також вважати й деякі інші теорії еволюції.

Праці Г. Харді та В. Вайнберга математично обґрунтували співвідношення гомо- та гетерозигот у популяціях. Закон Харді – Вайнберга $(p + g)^2 = p^2 + 2pg + g^2$ свідчить, що спадковість сама не призводить до зміни частот алелей і генотипів за певними показниками. Він пояснює будь-яке тривале зберігання в популяції концентрації двох алелей одного гену, але за таких умов:

- 1) популяція повинна бути нескінченно великою;
- 2) у ній зберігається абсолютна панміктичність (необмеженість варіантів схрещування);
- 3) відсутній мутаційний процес;
- 4) селективна цінність алелей повинна бути однаковою;
- 5) перекриття поколінь у ній не повинно простежуватись.

Якщо ці умови не дотримуються, навіть у випадку однакової селективної цінності двох алелей може відбуватися витіснення одного з них із популяції. Це явище отримало назву *дрейфу генів*.

Одну з найважливіших ролей у формуванні сучасної синтетичної теорії еволюції відіграли роботи С.С. Четверикова, який довів, що:

- 1) мутаційний процес відбувається в природних популяціях;
- 2) більшість мутацій, що виникають, знижують життєздатність їх хазяїв, хоча інколи спостерігається її підвищення;
- 3) за умови вільного схрещування вид залишається достатньо стійким, унаслідок чого відповідно до закону Харді – Вайнберга співвідношення частот алелей може впродовж необмеженого часу зберігатися без змін;
- 4) більшості індивідам кожного виду властива гетерозиготність за різними алелями;
- 5) через “старіння” виду в ньому накопичуються мутації, які “розхитують” вихідні ознаки;
- 6) генетична мліливість набуває найбільшого розвитку за умови утворення ізольованих колоній.

Таким чином, було доведено, що однорідність може стосуватися лише фенотипічних ознак, а генотип майже завжди виявляється гетерозиготним і сповненим багатьох мутацій. Саме цей учений відкрив явище, яке отримало назву *популяційні хвилі*, або *хвилі життя*.

Теоретичну популяційну генетику започаткували класичні роботи Р. Фішера та С. Райта. У математичній формі ними був доведений вплив добору на ознаки, що успадковуються.

Ю.А. Філіпенко запропонував поділ еволюційного вчення на мікроеволюцію (процеси видоутворення) та макроеволюцію (утворення надвидових таксонів). Зроблено це було з тією метою, щоб наголосити на різних походженні та шляхах еволюційного вчення видового й надвидового рівнів. У сучасному розумінні ці терміни почали використовувати Ф.Г. Добжанський та М.В. Тимофеев-Ресовський. Перший з них сформулював уявлення про систему ізолюючих механізмів еволюції, а другий запропонував такі терміни, як елементарний еволюційний матеріал, елементарне еволюційне явище, елементарна еволюційна одиниця, елементарні еволюційні фактори. Слід також пригадати І.І. Шмальгаузена, завдяки роботам якого було розкрито значення кількості еволюційних питань (стабілізуєча форма добору, розвиток онтогенезу, кібернетичні питання в біології тощо). Зрозуміло, що вчених, які брали участь у розробці синтетичної теорії еволюції, значно більше і про внесок кожного з них можна писати окремо.

Популяція як елементарна еволюційна одиниця

Отже, у 40-х роках ХХ століття було сформульовано основні положення *синтетичної теорії еволюції*.

Назву ця теорія отримала завдяки книзі Дж. Хакслі "Еволюція: сучасний синтез", що вперше вийшла у 1942 році. Синтетична теорія й досі залишається провідною еволюційною теорією, але, на думку багатьох учених-еволюціоністів, уже наразі не необхідність створення нового синтезу, який би міг поєднати в собі всі переваги попередньої теорії з новими фактами, отриманими останнім часом різними науковими дисциплінами.

Думки вголос

За час існування людства виникла така кількість гіпотез про основні закономірності еволюції живих організмів, що сьогодні, можливо, вже практично не лишилося ніким не висвітлених прогалин. У той же час проблем у сучасній еволюційній теорії не стало менше – навпаки, з кожним днем їх кількість невпинно зростає. Це стосується не лише якихось подробиць, але й основних положень синтетичної теорії еволюції. Можна сподіватися, що нові, навіть незначні, відкриття примусять нас переглянути свої уявлення про причини та механізми еволюціонування живої матерії.

2.1. Поняття популяції

Більшість теорій еволюції визнають за *найменшу еволюційну одиницю* окрему особину. І справді, з окремими організмами ми щодня стикаємося в природі, але особина сама по собі не здатна до еволюційних змін у поколіннях.

На думку М.В. Тимофеева-Ресовського, елементарна еволюційна одиниця повинна відповідати таким вимогам:

- бути далі неподільною, тобто виступати в часі й просторі як певна єдність;
- бути здатною в часі, тобто в черговості поколінь, до спадкової мінливості;
- реально існувати в природних умовах.

Виходячи з цього, як елементарну еволюційну одиницю слід розглядати групу особин, різноманітних гено- та фенотипно. Вид у цілому, як і особина, також не може бути *елементарною* одиницею еволюційного процесу, оскільки має складну будову і майже ніколи не утворює реальної просторової єдності – особини розміщуються на всьому ареалі нерівномірно.

Для розрізнення групи гетерозиготних особин та гомозиготних організмів (чиста лінія) В. Іогансен у 1903 році запропонував термін "популяція", який став швидко поширюватись у середовищі біологів і остаточно ввійшов у науковий обіг, передусім у генетику та екологію.

У наш час під *популяцією* розуміють сукупність особин одного виду із спільним генфондом (наявний той чи інший ступінь панміксії), яка впродовж значної кількості поколінь населяє певний простір з відносно однорідними умовами існування. Популяція

завжди відокремлена від інших подібних сукупностей особин через наявність певного тиску будь-якої форми ізоляції. Вона має властивості еволюційної долини, тобто здатна протягом теоретично необмеженого часу розвиватись у сприятливих умовах доквілля.

Крім того, що популяція – елементарна одиниця еволюційного процесу, вона є й основною формою існування виду. Виділяють велику кількість форм популяцій, з яких на особливу увагу заслуговують дві:

1) **географічна популяція** – група особин одного виду, що населяють простір з географічно однорідними умовами існування, у межах якого спостерігається єдиний ритм життєвих явищ та інші функціональні особливості, що створюють морфологічний тип, який відрізняє певну популяцію від подібних, які знаходяться в інших географічних умовах (інколи цю форму популяції порівнюють до підвиду);

2) **екологічна популяція** – сукупність особин одного виду, що мешкають у межах одного біогеоценозу. Цей термін все частіше застпується синонімічними назвами – *місцева*, або *локальна популяція*. За значенням останні відрізняються від попереднього тим, що така популяція одночасно може входити до складу кількох біогеоценозів (займає цілий біогеоценологічний комплекс).

Таким чином, популяція має складну структуру, і тому далеко не всі групи особин можуть бути визнані за популяції. З цих міркувань доцільніше аналізувати не просторову, а просторово-екологічну структуру популяції. У природних умовах чіткі межі між двома популяціями одного рангу встановити майже неможливо.

Особливі проблеми виникають при визначенні популяції у паразитичних форм, зокрема в ендопаразитів. Розвиток цих форм може відбуватись у різному середовищі. Первинним середовищем відносно паразита вважають відповідні органи й тканини тіла хазяїна, а навколишнє середовище хазяїна є вторинним. На певних етапах свого життєвого циклу паразит може знаходитись як у вторинному середовищі свого існування (довкільля), так і паразитувати в тілі різних хазяїв, що значно ускладнює визначення меж його популяції.

Зрозуміло, будь-яка популяція складається з особин, що передбачає певну тотожність останніх. Насправді, жодна особина не ідентична іншим з кількох причин. По-перше, майже всі організми впродовж свого життя проходять певні стадії розвитку, на кожній з яких особини зазнають впливу різних факторів. Унаслідок цього процеси міграції, розмноження та загибелі ор-

ганізмів на зазначених стадіях можуть суттєво відрізнятись. Тому кожна стадія розвитку потребує особливих підходів до її вивчення. По-друге, особини бувають переважно різноякісними навіть на одній і тій самій стадії розвитку. Найбільш помітні відмінності полягають в анатомо-морфологічних особливостях організмів, а генотипно особини майже завжди є унікальними.

2.2. Основні характеристики популяції

Однією з найважливіших характеристик популяції є її чисельність.

У більшості видів визначення меж окремого організму не вимагає особливих зусиль. Однак це стосується лише *унітарних організмів*, будова яких зумовлена генетично. Етапи розвитку, як і сама будова цих організмів, є цілком передбачуваними (за винятком суттєвих порушень): два вуха у зайця, шість ніг у комах, два крила у птаха тощо.

У *модулярних організмів* із зиготи розвивається певна одиниця будови (модуль), яка здатна давати початок новим модулям, що нагадують початковий. Ці організми майже завжди є розгалуженими і нерухливими. Складаються вони з певного набору основних елементів, кількість яких залежить переважно від взаємодії організму з довкіллям, а основною програмою їх розвитку є накопичення модулів, призначених для виконання певних функцій. Такі модулі можуть давати початок новим організмам, унаслідок чого з однієї зиготи утворюється кілька особин (загальна сукупність таких особин називається *кльоном*). На певному етапі розвитку з'являються спеціалізовані репродуктивні модулі, які нових модулів здебільшого не утворюють, а дають початок новим зиготам.

Найбільш яскравими прикладами модулярних організмів є рослини, хоча трапляються й серед тварин (рис. 2.1). У більшості екосистем саме вони є організмами, що утворюють серцевицю (дерева в лісі, корали на коралових рифах тощо). Таким чином, стосовно модулярних організмів проблема полягає не лише у вивченні кількості особин, а й у дослідженні чисельності та поширення модулів.

Загалом між модулярними та унітарними організмами існують певні відмінності: а) лише в модулярних організмів тіло може водночас складатися з молодих, активно функціонуючих та старих модулів (унітарні організми в певний момент можуть

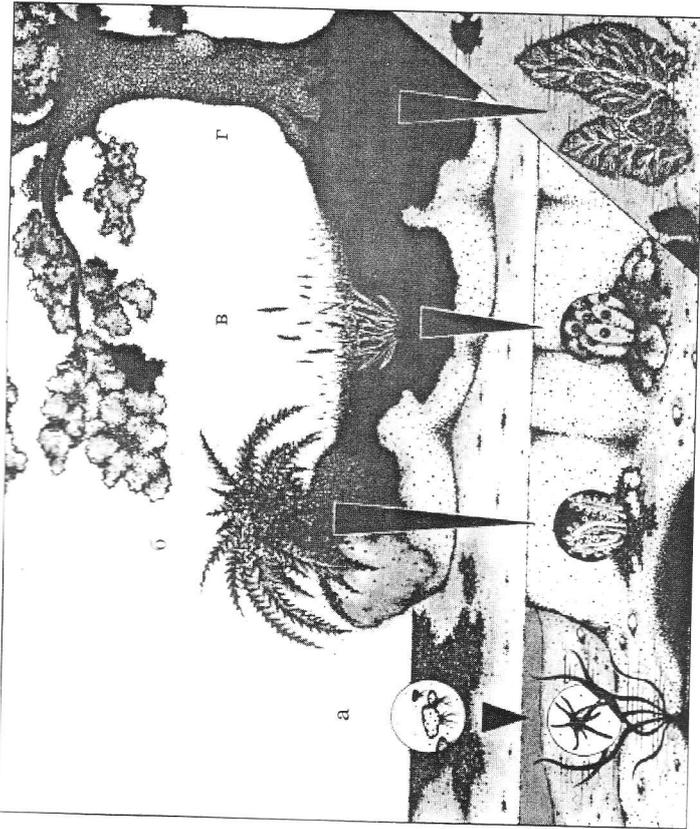


Рис. 2.1. Приклади модулярних організмів серед рослин і тварин (рис. О. В. Карнаухова)

а - рястка (*Lemna sp.*) та гідра (*Hydra sp.*) з ростом організму розпадаються на частини; б - папороть (*Dryopteris filix-mas*) та кампануларія (*Sarracullaria sp.* типу *Snidaria* класу *Hydrozoa*) розростаються в горизонтальному напрямку; в - вісаяниця (*Festuca octoflora*) та мохуватка (*Cryptosula sp.*) складаються зі щільно прилягаючих модулів; г - дуб (*Quercus sp.*) та корал (*Gordonia sp.*) є довгоіснуючими розгалуженими організмами

знаходиться лише на одній стадії розвитку); б) систематика модулярних організмів побудована переважно не за ознаками всього організму, а за його окремими модулями; в) взаємодія модулярних організмів із середовищем визначається їх загальною будовою, можливість "рухів" обмежена "переростанням" на нові місця або утворенням спеціалізованих модулів для розселення.

Виходячи з цього чисельність унітарних організмів можна визначити як:

$$N_n = N_i + B - D + C - E,$$

де N_n - сучасна чисельність особин; N_i - попередня чисельність; B - кількість народжених за цей проміжок часу; D - кількість загиблих; C - іммігранти; E - емігранти.

Стосовно модулярних організмів виникає необхідність у додатковій формулі:

$$N_n = N_i + B - D.$$

Кількість сучасних модулів "дорівнює" кількості попередніх модулів "плюс" кількість знову відроджених, "мінус" кількість відмерлих.

Розрізняють загальну чисельність особин, тобто загальну кількість особин на всіх стадіях розвитку, ефективно величину чисельності - кількість особин, що здатні розмножуватись, та мінімальну чисельність, тобто критичну величину, нижче якої популяція приречена на вимирання. Спроба визначення мінімальної життєздатної популяції (ідеться про чисельність, при якій популяція ще здатна існувати досить тривалий час), була безрезультатною, оскільки з'ясувалося, що єдиної кількості особин, яка б забезпечувала цю життєздатність відносно будь-якого організму, насправді не існує. У кожному окремому випадку необхідно підходити індивідуально, враховуючи видову належність організмів, місце, час та інші чинники.

Однією з найважливіших рис будь-якого таксону поряд з його морфологічними та екологічними характеристиками є ареал, який він займає.

Ареал - це частина земної поверхні (територія або акваторія), у межах якої поширений певний таксон і відбувається повний цикл розвитку його представників.

Популяція як частина виду також має свій певний ареал. Причому при його визначенні не враховується постійність мешкання особин та наповненість простору. Структура ареалів у різних організмів може бути досить складною, їх класифікація, запропонована Н.Ф. Реймерсом, наведена в схемі (рис. 2.2).

Ареали видів формувалися внаслідок взаємодії процесів еволюції самих тварин або рослин та зміни середовища їх мешкання в різні геологічні епохи. Тому за станом сучасного ареалу як окремих популяцій, так і певних таксонів у цілому можна скласти уявлення про процеси, що відбуваються з тією або іншою групою організмів.

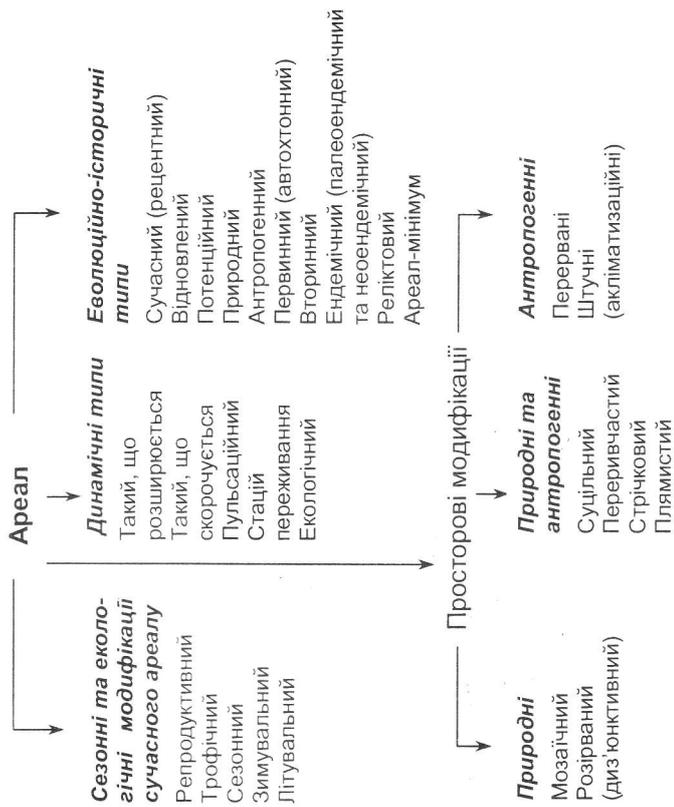


Рис. 2.2. Класифікація ареалів видів за Н.Ф. Реймерсом (1991)

Широтна складова ареалу є його основною географічною одиницею, оскільки свідчить про зональне поширення певних організмів. Вона визначається насамперед кліматичними, зокрема температурними, параметрами (часто їх розрізняють за зоною – арктична, бореальна, степова тощо). *Висотна складова* ареалу певною мірою аналогічна попередній, бо також визначається переважно за температурними умовами (альпійські, субальпійські та монтанні форми). *Довготна складова* визначається ступенем віддаленості від океану, що зумовлює характер клімату (аридний, або континентальний, та гумідний, або морський).

Ареали характеризуються різноманітністю, причому майже кожен з них унікальний. Форма та розміри ареалів залежать від цілого комплексу як сучасних, так і історичних причин. Однією з умов обмеження розмірів ареалу певної популяції може бути радіус репродуктивної активності особин, який часом сягає від кількох метрів (особливо це стосується рослин) до кількох тисяч кілометрів (водні та літаючі тварини).

Наслідком структури ареалу та чисельності популяції стає щільність особин.

Цей показник також досить важливий, оскільки за умови низької щільності здатні до розмноження особини можуть не знайти одну одну в межах відносно великого ареалу (подібна ситуація нині простежується в багатьох рідкісних та зникаючих видів).

Важливою характеристикою, пов'язаною з попередніми ознаками популяції, є *мереживо ареалу* виду. У природі завжди спостерігається згуртування особин в одних місцях і різке розрідження аж до повної їх відсутності в інших, що робить середовище схожим на мереживо. Це призводить до того, що межі популяції майже завжди є нечіткими. Найбільш яскраво таке явище простежується на прикладі плямистого ареалу (рис. 2.3).



Рис. 2.3. Мозаїчний ареал на прикладі поширення сарни (*Lepus timidus*) в Європі (рис. О.В. Карнаухова)

Розміщення особин у просторі буває трьох видів, причому всі вони пов'язані між собою певними механізмами. *Випадкове* розміщення виникає тоді, коли будь-яке місце може бути зайняте з однаковою вірогідністю, а присутність одного організму ніяк не впливає на присутність інших. *Регулярне*, або *рівномірне*, розміщення формується в тому випадку, коли особини, що виявилися досить наближеними одна до одної, гинуть чи залишають популяцію. *Групове* розміщення створюється за умови привабливості особин популяції до конкретних ділянок місць існування.

При визначенні типу розміщення певних організмів слід враховувати масштаб, який використовується в конкретному випадку. Розміщення організмів будь-якого виду ареалом має переважно випадковий характер, однак у межах окремої популяції воно може стати груповим (кілька зграй вовків, мурашині колонії тощо). При розгляді ще дрібніших структур розміщення виявляється переважно рівномірним, що регламентується потребою в просторі для кожної особини (вовки всередині зграї, попелиця на листку тощо).

Життєві цикли як результуюча біологічних потенцій виду. Як зазначалося раніше, чисельність є результуючою кількох різномаямованих процесів, з яких найбільш важливими є народжуваність та смертність. Саме вони, а також деякі інші біологічні особливості організмів складають специфіку їх життєвих циклів, які, у свою чергу, зумовлюють особливості динаміки популяцій.

Річний життєвий цикл звичайно триває близько 12 місяців, і особини вже до початку наступного сезону розмноження гинуть. Тому подібні покоління називають такими, що не переживаються. Особини можуть брати участь у розмноженні лише один раз, після чого гинуть, або кілька разів, але не більше, ніж упродовж року. Прикладами таких життєвих циклів можуть бути однорічні трав'янисті рослини (деякі злаки, представники роду *Vegetica* тощо), а також значна кількість переважно дрібних безхребетних тварин (деякі прямокрилі, метелики, пелетинчастокрилі та ін.).

Цикл з багаторазовим розмноженням і перекриванням поколінь властивий організмам з порівняно великою тривалістю життя, але з розмноженням лише в певні сезони року. Прикладами подібних життєвих циклів можуть бути хребетні тварини з сезонним розмноженням, дерева помірної зони тощо.

До варіантів зазначених вище типів життєвих циклів слід віднести: дворічні організми, розмноження яких відбувається на другий рік їх існування; багаторічні організми з невизначеною тривалістю життя і одноразовим розмноженням, після чого

вони гинуть; організми з безпервним багаторазовим і безпервним одноразовим розмноженням (останні, як правило, дають за рік кілька генерацій).

Особливості життєвих циклів, а також екологічні взаємодії носини організмів з довкіллям визначають динаміку чисельності популяцій. У певні сезони року вона може значно відрізнятися, що характерно переважно для дрібних організмів з високою репродуктивною здатністю, але й з великою смертністю. Різка зміна чисельності деяких видів пов'язана з наявністю кількох фаз розвитку, унаслідок чого аналізувати стан популяцій подібних видів слід лише з урахуванням стану особин, що знаходяться на всіх можливих фазах розвитку.

Причини різноманіття та формування конкретних життєвих циклів поки що залишаються загадковими і потребують подальших досліджень. Вважається, що розміри організмів є однією з передумов формування особливостей життєвих циклів. Більші за розмірами організми конкурентоспроможніші, краще зберігають постійний рівень функціонування в умовах коливання параметрів середовища, що сприяє підвищенню їх виживання. Із зростанням зазначених параметрів (у першу чергу — розмірів тіла) відповідно збільшується ймовірність постраждати від усіляких негараздів.

Формування певного життєвого циклу багато в чому залежить від динаміки народжуваності й смертності організмів. Найбільш класичними є три типи кривих виживання — *опукла*, яка стосується переважно К-стратегів (характеризується порівняно низькою репродуктивною здатністю та піклуванням про нащадків, що сприяє низькому рівню загибелі на перших етапах розвитку організмів); *прямолінійна*, при якій імовірність загибелі з віком не змінюється, та *увігнута*, властива r-стратегам, у яких найбільшій відсоток загибелі припадає на перші етапи онтогенезу. Встановлено, що в чистому вигляді такі криві майже ніколи в природі не трапляються. У більшості видів така крива має вигляд ламаної лінії, що відповідає періодам з підвищеною загибеллю (кризові періоди), які чергуються з відносно сприятливими умовами існування і низькою загибеллю. Особливо така періодичність простежується у видів з кількома фазами розвитку життєвого циклу.

При вивченні багатьох унітарних організмів, крім народжуваності й смертності, слід враховувати наявність *міграційних процесів*, які в деяких випадках можуть спричинятися до більших змін у динаміці чисельності, порівняно з попередніми параметрами. Популяції багатьох організмів упродовж свого

життя можуть здійснювати багаторазові переміщення з одного місця існування до інших з тривалістю міграційних циклів від кількох днів до місяців і навіть років. Досить часто розмежованість біотопів, у яких відбувається живлення тварин та їх відпочинок, змушує останніх до постійного добового пересування з одного місця до іншого.

Сезонні переселення можуть пов'язуватися зі зміщенням ресурсів відповідно до сезонів року з одних ділянок ареалу до

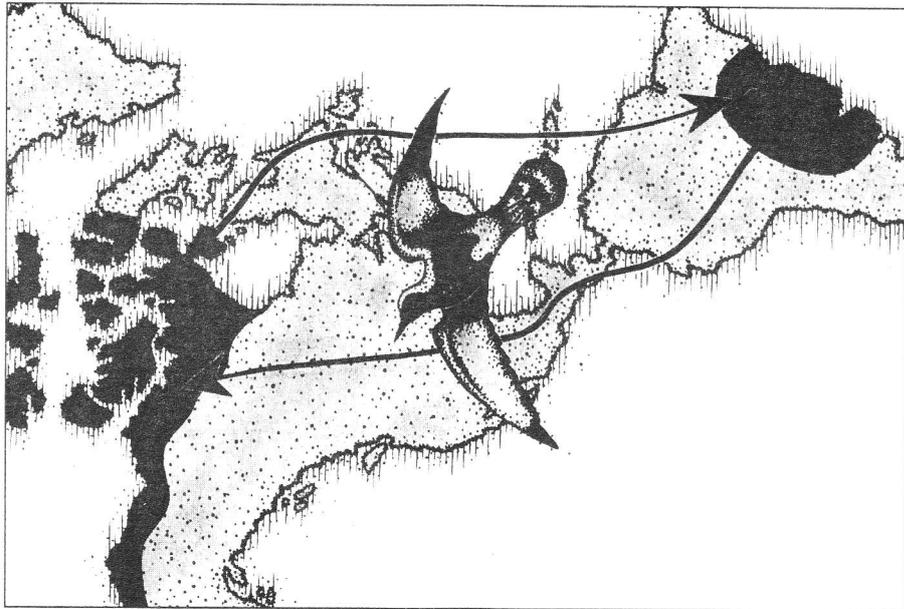


Рис. 2.4. Складний ареал і шляхи міграції сивки бурокрилої (*Pivialis dominica*) у Південній та Північній Америці (рис. О.В. Карнаухова)



Рис. 2.5. Схема міграцій вугра європейського (*Anguilla anguilla*) до місць нагулу в Європі та розмноження в Саргасовому морі (рис. О.В. Карнаухова)

інших. Зокрема, вертикальні міграції копитних у горах зумовлені пишним розвитком трав'янистої рослинності влітку на високогір'ях та більш м'яким кліматом взимку в долинах.

Найбільш цікавими є *міграції на значні відстані* (рис. 2.4, 2.5). Зміст їх полягає переважно в переміщенні особин з одної віддаленої області до іншої, у кожній з яких є надлишок їжі, але лише впродовж певного сезону. Оскільки в інший час умови для існування на тій самій території стають вкрай неприйнятними, то осіле перебування популяції такої самої чисельності в межах лише однієї території стає майже неможливим. Відповідні втрати як популяції в цілому через підвищену загибель під час міграцій, так і окремих особин через їх виснаження компенсуються наявністю значної кількості "вільних" ресурсів, завдяки чому і відбулося еволюційне закріплення подібних міграцій.

Вікова та статева структура популяції майже завжди знаходиться в динаміці та є унікальною.

Вікова структура популяції визначається співвідношенням різних вікових груп організмів, що залежить від особливостей

(*Ondatra zibethica*) переважну частину популяції становлять тварини до одного року, але трапляються дворічні і навіть трирічні особини.

Значно ускладнюється вікова структура популяції в тварин, особини яких різняться не лише за календарним, але й за біологічним віком. Так, до популяції ведмедів (*Ursus arctos*) можуть входити ведмежата-цьоголітки, лончаки (яким більше року і які йдуть від матері), поодинокі ведмеді, що не беруть участі в розмноженні, та особини-плідники. Крім того, у ній часом перебувають і старі тварини, які участі в розмноженні не беруть через неконкурентоспроможність із молодшими особинами, але в природних популяціях подібна категорія трапляється відносно рідко.

Слід враховувати, що в природі співвідношення різних когорт і генерацій за сезонами року завжди змінюється. Цей показник залежить від участі в розмноженні особин різного віку і відповідних передумов. У деревних рослин з їх порівняно тривалим життям структура популяції може бути складнішою, що зумовлюється взаємним заплідненням старих і молодих особин. Вікова структура популяції є показником репродуктивних властивостей, здатності до захоплення простору, процесів саморегулювання тощо.

Для популяції бісексуальних видів, крім співвідношення окремих вікових груп, велике значення має ще й **статева структура**. Наявність статі, тобто розвиток усередині виду двох типів особин, здатних до схрещування, є загальною рисою майже всіх еукаріотичних організмів. Формування статей пов'язане з анізогамією (різні розміри статевих клітин), що добре простежується на формах з оогамією (утворення нерухливої яйцеклітини і дрібних рухливих сперматозоїдів). Проте воно не обов'язкове, оскільки існують і гермафродитні види, які мають певні переваги: усі особини популяції в цьому випадку здатні виводити потомство, а поодинокі особини можуть також служити для розширення ареалу відповідного виду. Стосовно різностатевих організмів, то далеко не всі з них беруть участь у розмноженні. Відомий приклад, коли в морських слонів 4% самців запліднювали 88% самиць. Отже, деякі самці за своє життя не отримують навіть можливості реалізувати свій репродуктивний потенціал, хоча використовують ресурси популяції так само, як і інші, більш спритні тварини. Вважається, що наявність різностатевих особин (у першу чергу це стосується самців, які інколи розглядаються як не зовсім потрібний надлишок) необхідна для забезпечення нових комбінацій генів і підтримання різноманітності в популяції.

життєвого циклу певного виду та конкретних умов існування. Крім календарного віку (час існування організмів), велике значення для популяції має біологічний вік, який свідчить про стадії онтогенезу, на яких перебувають ті чи інші групи особин. Віковий склад популяції характеризує її властивості, які відображають онтогенетичний стан останньої як цілісної системи.

Більш просту вікову будову має популяція, яка складається з особин майже одного віку. Вона властива деяким однорічним рослинам і тваринам. Наочним прикладом її можуть бути штучні популяції однорічних культур (кукурудза, горох, соняшник тощо) в агроценозах. У природних системах навіть у цьому випадку межі календарного віку двох суміжних вікових етапів можуть дещо перекриватися внаслідок індивідуальної мінливості в особливостях розгортання онтогенетичних змін. Так, навесні в багатьох гризунів, яким властивий однорічний цикл (велика піщанка – *Rhombomys opimus* та ін.), особини, що перезимували, дають два приплоди, а в деяких випадках і три. До того ж окремі самці першого приплоду поточного року також можуть брати участь в останньому розмноженні. Після цього дорослі тварини гинуть, і на наступну весну залишаються лише особини попереднього року народження.

Таким чином, відносно гомогенні, на перший погляд, популяції складаються з кількох когорт (последовні виводки однієї когорти батьків) і навіть генерацій (покоління). Було з'ясовано, що сезонні вікові когорти можуть мати для популяції різне значення. Подібні вікові відмінності позначаються не лише на загальних параметрах росту й розвитку, але й на особливостях, що впливають на біологічну активність та місце популяції в біоценозі.

Тварини весняної та ранньолітньої когорти відзначаються підвищеним рівнем метаболізму і, як наслідок, незвичною тривалістю життя – переважна більшість їх не доживає до наступної весни. Пізньолітні та осінні когорти мають протилежні властивості, тобто повільний ріст, але більш тривале життя. Тварини цих когорт забезпечують успішне долаття популяцією скрутних умов за екологічними умовами зимового періоду, зберігаючи здатність до розмноження навесні. Тварини ранньовесняних когорт (нащадки попередньої групи) відрізняються високою швидкістю статевого дозрівання і забезпечують швидке відновлення чисельності популяції.

Природні популяції можуть складатися з особин кількох последовних років народження. Так, вікову структуру популяції крока звичайного (*Talpa europaea*) утворюють цьоголітки (60–70%) та інші особини – віком від 1 до 5 років. В ондатри

Співвідношення статей має значення для реалізації репродуктивного потенціалу та саморегуляції (самопідтримання) популяції. Крім цього, фізіологічні та екологічні відмінності самців і самок сприяють зменшенню внутрішньопопуляційної конкуренції, бо мають дещо різні потреби. Таким чином, підтримання біологічної різноманітності в популяції також може вважатися однією з причин формування різностатевості.

Найбільш чітко статеву структуру популяції простежується на членистоногих та хребетних тваринах, яким притаманні не лише кількісні відмінності між статями, а й просторово-функціональні. Відповідна динаміка багато в чому пов'язана з віковою структурою, у зв'язку з чим розрізняють первинне, вторинне й третинне співвідношення статей.

Первинне співвідношення визначається суто генетичними механізмами, що спираються на різноякісність статевих хромосом. У ссавців, як і в більшості інших тварин, самці й самки мають різний набір статевих хромосом (XY та XX). Цей механізм створює передумови для рівного співвідношення статей у нащадків, яке й приймається за первинне. Проте навіть під час запліднення первинне співвідношення статей може порушуватися через неоднакову здатність сперматозоїдів до запліднення або через вибірність яйцеклітин. До цього слід додати можливий вплив середовища, що також може позначитися на розвитку певних зигот або на інших етапах формування статі майбутньої особини.

Вторинне співвідношення – кількість самців та самок серед новонароджених особин. Воно може значно відрізнятись від первинного через неоднаковий рівень загибелі ембріонів різної статі.

Третинне співвідношення статей виступає дорослим тваринам що розмножуються, і складається внаслідок неоднакової кількості втраг особин певної статі в ході їх онтогенезу. Саме воно може свідчити про репродуктивний потенціал популяції й значно відрізняється у представників різних систематичних груп.

Найбільш докладно демографічні процеси вивчені в людини, що пов'язано з практичною необхідністю. Вікова структура популяції розвинених країн з низькою народжуваністю та смертністю суттєво відрізняється в державах, що розвиваються (вісока народжуваність при відносно високій смертності). Статеве співвідношення залежить від багатьох факторів, але в цілому воно складається таким чином: незначне переважання хлопчиків у вторинному співвідношенні, рівний склад на час досягнення повноліття і подальше переважання жінок.

Структура популяції має певне значення для її подальшої долі.

Усі популяції безперервно змінюються, оскільки нові організми народжуються або іммігрують, а попередні гинуть чи емігрують. Незважаючи на це, флуктуації розмірів популяцій ніколи не бувають безмежними: вони не можуть нескінченно зростати, але й вимирають відносно рідко.

Питання про механізми регулювання чисельності популяції спочатку розглядали як дихотомічну альтернативу – дію внутрішніх чи зовнішніх чинників. Сьогодні вже зрозуміло, що і структура популяції, і її динаміка залежать від цілого комплексу умов, у яких опинилась та чи інша популяція. Жодні екологічні фактори не можуть впливати на будь-який вид самостійно, незалежно один від одного, унаслідок чого і виникає необхідність використання в аналізі популяційних процесів інтегральних показників.

При вивченні еволюційного процесу важливе значення має дослідження *геофонду популяції* (сукупність генотипів усіх особин). Безпосередньо ми можемо спостерігати лише фенотипи (сукупність зовнішніх ознак), а не окремі гени чи навіть генотипи (набір генів однієї особини). Мінливість геофонду може бути описана частотами генів або генотипів. Природним популяціям притаманна генетична мінливість, причому вона значно перевищує морфологічну різноманітність, яку ми спостерігаємо.

Математичні розрахунки свідчать, що навіть два організми (крім монозиготних близнюків або клонів) не можуть бути тотожними один одному, а також жодному з попередніх і майбутніх організмів. Таким чином, виникає генетична гетерогенність популяції. Її підтриманню в природі сприяє поява мутацій, комбінативна мінливість і кросинговер, які ще більше урізноманітнюють її за рахунок нових ознак та формування їх нових сполучень.

Незважаючи на відмінності окремих особин, тобто їх гетерогенність, популяція характеризується генетичною єдністю. Саме вона є мінімальною за розмірами генетичною одиницею, яка здатна до самостійного існування впродовж значної кількості поколінь. Завдяки *панміксії* (вільному схрещуванню) складна генетична структура популяції знаходиться в стані динамічної рівноваги. Через відсутність необхідної кількості статевих партнерів для підтримання генетичного різноманіття ні окрема особина, ні сім'я, ні інші, дрібніші за популяцію, угруповання особин таких властивостей не мають.

Разом з тим не завжди навіть усередині популяції панміксія буває повною. На вибір статевого партнера може впливати його

генотип (таке явище називають *асортативним схрещуванням*). Наприклад, кількість шлюбів, які укладаються між двома білими або двома неграми в Америці, перевищує кількість змішаних пар, що свідчить про певну вибірність статевого партнера за кольором шкіри. Проте це не означає, що подібна вибірковість стосується й інших ознак, наприклад групи крові. Асортативне схрещування в природі притаманне не лише людині — його крайньою формою можна вважати самозапіднення.

До особливостей певної популяції відносять її екологічну нішу. *Екологічна ніша* — це сукупність усіх факторів середовища, у межах яких можливе існування виду в природі (або екосистемі), та його середовищеутворююча діяльність. Іншими словами, це місце виду переважно в біоценозі та його підрозділах, причому не лише в розумінні просторового розташування, а й функціональної ролі.

Враховуючи те що в жодного виду не існує двох подібних популяцій, слід визнати, що місце цих популяцій у відповідних біоценозах, а, як наслідок, і відповідна екологічна ніша, є унікальними. Теоретично можна припустити наявність "вільних" екологічних ніш у певному біоценозі — недовикористаних ресурсів, які активно використовуються в інших подібних екосистемах. В реальності жодна екологічна ніша виникає разом з формою, яка її займає.

Наведений вище матеріал свідчить про *унікальність кожної популяції*.

Популяції будь-якого виду відрізняються одна від одної статистично майже за всіма показниками. Це стосується чисельності та її динаміки, статевого й вікового складу, а головне — генетичної структури. Відмінним у популяціях є також кількісне співвідношення різних алелей і частот виявлення того чи іншого фенотипу.

На рівні популяції індивідуальна різноякісність доповнюється відмінностями у складі та особливостях функціонування окремих внутрішньопопуляційних угруповань. Так, у копитних поряд із достатевими угрупованнями в популяції існують окремі стада самців-холостяків, поодиноких особин, групи лише самиць та нестабільного складу. У популяціях кашалотів (*Physeter catodon*) описано понад шість типів внутрішньопопуляційних угруповань. Слід зазначити, що подібні угруповання можуть відігравати різну роль у житті популяції. Зокрема, холстяцькі стада (складаються переважно з молодих тварин) ви-

водять молодь з-під пригнічуючої дії домінантів, що дозволяє їм нормально розвиватись, доки вони не стануть здатними брати участь у розмноженні.

Навіть у видів з обмеженим ареалом окремі популяції мешкають в умовах різного рельєфу, рослинності, мікроклімату тощо. Усе це призводить до появи відмінностей морфобіологічного типу у тварин відповідних популяцій. У середині однієї популяції, навпаки, особинам властива схожість морфобіологічного типу та єдність ритму життєвих відправлень, що пояснюється загальною спрямованістю пристосувань індивідів у схожих умовах. В еволюційному процесі *популяція* виступає як екологічна, морфобіологічна і генетична єдність, яку визнають елементарною одиницею, у межах якої може відбуватись еволюція. Лише вона, а не окрема особина чи група особин допопуляційного рівня, має свою еволюційну долю.

При цьому виникає питання: чи не можна визнати за популяцію кілька особин-засновників, які в подальшому дають початок справжній популяції? Прикладами можуть бути кролики Австралії, ондатра й колорадський жук Європи, більшість ост-рівних форм. Проте ця невеличка група не може дорівнювати популяції, бо вона не має необхідних характеристик, і до часу формування справжньої популяції може загинути не одна подібна мікропопуляція. Так, у Підмосков'ї у 60–70-х роках ХХ століття створили штучну популяцію мисливського фазана, яка кілька років існувала в природі в кількості близько 30 особин. У зимовий період її підгодовували, але, незважаючи на це, в одну з особливо суворих зим вона повністю вимерла. Таким чином, долю кожної мікропопуляції можна зрозуміти лише з часом.

Популяція до певної міри має ті самі властивості, що й окрема особина — може виникати, рости, диференціюватися тощо. Але, на відміну від особини, вона може існувати в часі необмежено при більш-менш сприятливих умовах. Властивості популяції визначаються в першу чергу властивостями особин, що до неї входять, тобто залежать від їх віку, статі, фізіологічного стану тощо. Однак, крім цього, важливими характеристиками стають просторова структура популяції, її динаміка і навіть відносини особин одна з одною. Тому популяції звичайно виступають як єдине екологічне та генетичне ціле.

Визнання популяції елементарною еволюційною одиницею свідчить про те, що всередині неї й відбуваються процеси, які зумовлюють еволюційні зміни. Біологічна еволюція — це процес накопичення змін в організмах і збільшення їх різноманіття. Підґрунтям для її здійснення стають генетичні, тобто спадкові

зміни. Тому на генетичному рівні еволюцію можна уявити як накопичення змін у генетичній структурі популяції.

Елементарне еволюційне явище – це тривала спрямована зміна генотипного складу популяції.

Елементарне еволюційне явище ще не можна вважати еволюцією, але саме з таких елементів і складається увесь еволюційний процес.

Думки вголос

Отже, популяцію визнано як елементарну еволюційну одиницю. Однак на практиці окреслити реальні межі будь-якої популяції досить складно, тому дослідження останньої ґрунтуються переважно на виченні вибірок. Питання про те, якими вибірками користувались – з різних популяцій, чи з однієї, – вирішується шляхом використання методів математичного аналізу. Таким чином, уявлення про процеси, що відбуваються всередині елементарної еволюційної одиниці, багато в чому є наслідком екстраполяції, тобто формуються на рівні припущення. Таким чином, реальні події в популяції можуть значно відрізнятися від наших уявлень про їх перебіг. Саме тому польові дослідження стану природних популяцій не завжди дають очікуваний матеріал для осягнення мікроеволюційних механізмів.

Елементарний еволюційний матеріал

3.1. Мінливість як основа еволюційних змін

Мінливість визнається загальною властивістю живих організмів.

Мінливість і спадковість є основними передумовами еволюційного процесу. Ще перші засновники еволюційних теорій надавали великого значення мінливості організмів. Так, на думку Ж.Б. Ламарка, зі зміною умов існування, клімату, живлення, способу життя тощо відповідним чином змінюються й особливості росту, форми, співвідношення частин, забарвлення, а в тварин – ще й рухливості та організації.

Індивідуальні відмінності особин певної популяції можуть мати неоднакове значення, навіть у нащадків однієї й тієї самої пари часом виникають різні зміни. Мінливість фенотипів будь-якої вибірки певного виду визначається різноманіттям генотипів (генотипна, або спадкова, мінливість) і різноманіттям впливу докільля на організми (паратипічна, або фенотипічна, мінливість).

Згідно з Ж.Б. Ламарком, якщо насіння будь-якої трав'янистої лугової рослини перенести на узвишшя й кинути в сухий кам'янистий ґрунт, що зазнає значного впливу вітрів, воно там зможе прорости, але за зовнішніми ознаками рослина значно відрізнятиметься від попередньої. Якщо ж нащадки цієї рослини і далі житимуть у подібних умовах, то утвориться різновид, що відрізнятиметься від лугового (з якого останній походить). Індивідуального різновиду будуть низькорослими, частини їх тіла слабкими, а деякі з їх органів, що розвиваються більш активно, характеризуватимуться іншим співвідношенням розмірів.

Приклад, наведений Ламарком, стосується переважно паратипної мінливості, тобто не має генетичного підґрунтя. Якщо особин високогірного "різновиду" повернути в попередні умови,

відбудеться відновлення попереднього фенотипу. Отже, не можна заперечувати пристосувального значення подібних змін, але вони відбуваються в межах видової норми реакції. У той же час на позначення внутрішньовидових, генетично визначених локальних відповідностей між організмами та середовищем вживається термін "екотип".

Зовнішнє середовище справляє певний вплив на дію генів у розгортанні онтогенезу, а через значні коливання подібного тиску в організмів виникає необхідність пристосовуватись до всього комплексу умов існування. Таким чином формується норма реакції організму, тобто межі, усередині яких фенотип здатний змінюватись без змін генотипу (рис. 3.1).

Зрозуміло, що *норма реакції* за ступенем свого розмаху може значно коливатись не лише в різних видів, але й у різних особин одного виду. Залежить це від багатьох параметрів, головни-

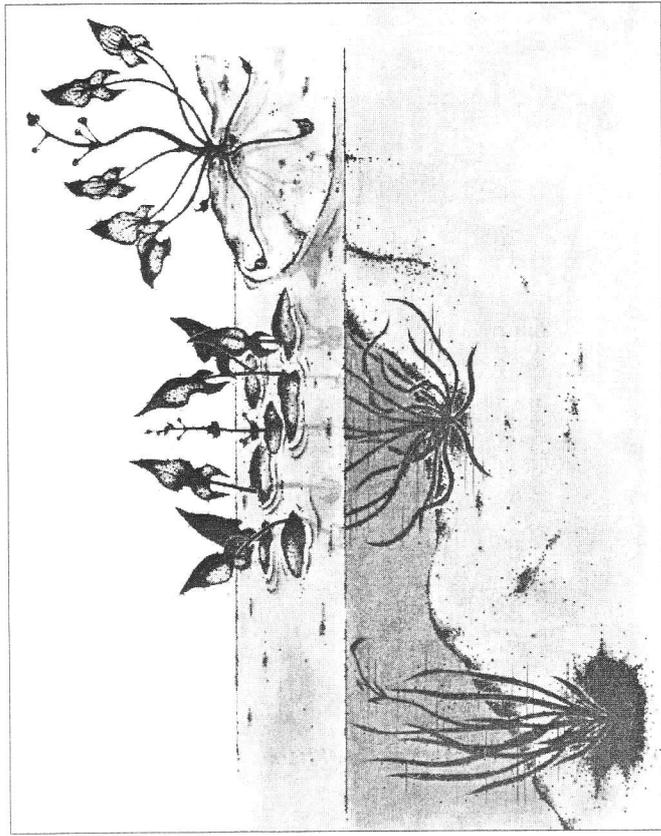


Рис. 3.1. Приклади фенотипічної мінливості стрілиці звичайної (*Sagittaria sagittifolia*) залежно від умов існування, яка визначається не дією води, а інтенсивністю освітлення рослини (рис. О.В. Карнаухова)

ми з яких є рівень організації організму, умови середовища існування тощо.

Згідно з еволюційним розвитком, резистентність (стійкість) організмів до середовища може зростати. Так, плазуни, птахи і ссавці більш пристосовані до сухопутного існування порівняно з амфібіями, оскільки їм для розмноження не потрібне водне середовище (його нестачу компенсує розвиток амніону – зародкової захисної оболонки). Теплокровні тварини значно легше переносять різкі коливання температури, ніж холоднокровні. Але збільшення нормативних меж норми реакції тваринам дозволяють поведінкові особливості, зокрема зміна місць існування з метою уникнення несприятливих умов (кочування, міграції) або перехід до іншого фізіологічного стану (діапауза, анабіоз).

Сукупності особин різних популяцій можуть відрізнятись одна від одної в першу чергу внаслідок відмінності генотипу особин-засновниць. Відмінності ці зростатимуть із збільшенням віддаленості біотопів мешкання певних видів або за наявності значних перешкод (гірські системи, острови тощо). Якщо ж постійний притік мігрантів із сусідніх популяцій нівелює випадкові відхилення, зумовлені початковим генотипом засновників, то відмінності популяцій будуть зумовлюватися особливостями умов мешкання.

Відмінності між популяціями можуть стосуватися будь-яких ознак.

У кожного виду розрізняють два типи мінливості – дискретну та безперервну. *Дискретна*, або *переривчаста*, мінливість характеризує якісні ознаки, наприклад забарвлення деяких органів рослин і тварин, групи крові в людини й деякі інші параметри (рис. 3.2).

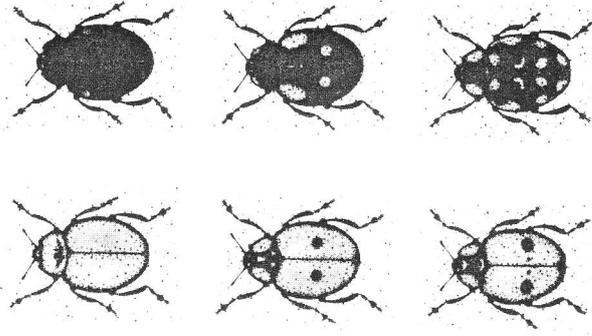


Рис. 3.2. Деякі морфи сонечка двокрапкового (*Adalia bipunctata*) як приклад поліморфізму природних популяцій (рис. О.В. Карнаухова)

Безперервна мінливість виникає в тому разі, якщо ознаки змінюються в певному діапазоні, наприклад, вага або довжина тіла чи окремих органів, тобто така мінливість стосується метричних параметрів.

Однією з особливостей цих ознак є розподіл їх числових значень у вигляді нормальної кривої. Встановлено, що кількісна мінливість зумовлена частково генетичними відмінностями організмів, а частки впливом довкілля.

Неоднорідність генотипу й фенотипу особин, що входять до популяції, має певне біологічне значення, оскільки залежно від конкретних умов збільшується можливість виживання тих чи інших особин, які досить швидко відтворюють популяцію.

Так, колорадський жук здатний дуже швидко збільшувати свою чисельність навіть після впливу вкрай несприятливих умов (хімічної обробки, відсутності кормової рослини тощо) завдяки неоднаковій тривалості діапаузи в різних особин (можуть знаходитись у ґрунті до трьох років).

Інколи мінливість може бути зумовлена дією зовнішніх факторів, що простежується в популяції мандрівної сарани (*Locusta migratoria*). Підвищена щільність популяції переважно в засушливі роки в разі відсутності сокової їжі зумовлює перехід особин до мігруючої фази, змінюючи не лише фізіологію, але й зовнішній вигляд. Зграї, які може утворювати ця форма, перевищують скупчення будь-яких інших організмів. Так, у Кенії спостерігали таку кількість мандрівної сарани, що під її масою ламалися гілки дерев (проліт тривав три доби зі швидкістю 10 миль за годину, а ширина зграї перевищувала три милі).

Подібний вплив довкілля на фенотип особин спостерігається і в попелиць, у яких крилаті особини з'являються за умови значного скупчення й погіршення умов живлення. Правда, вони не здатні активно перелітати (не можуть боротися з вітром) і не утворюють великих зграй.

Доведено певну залежність забарвлення комах від температур, за яких ті розвиваються. Зокрема, швейцарський ентомолог М. Штандфус за допомогою підігрівання або охолодження отримав метеликів різноманітних кольорових варіацій, що існують у природі в різних температурних кольорових варіацій, що існують у природі в різних температурних умовах (північ та південь арктики). Прикладаючи до одного боку лялечки шланг з холодною проточною водою учений отримав особину, одні крила якої за забарвленням були схожі на південну форму, а інші — на північну.

Поліморфізм (наявність кількох морфологічних типів у популяції) може бути зумовлений і суто генетичними причинами. Прикладом є так званий індустріальний меланізм (найбільш поширений у метеликів), при якому в популяції утворюються дві фенотипічні форми — світла й темна. У районах із підвищеним забрудненням більш адаптивними є меланісти, які менш помітні на темному фоні, а в порівняно чистих районах переважають світлі особини.

Таким чином, завдяки генотипічній та фенотипічній неоднорідності особин збільшується можливість виживання популяції. Зі зменшенням запасів їжі та погіршенням погодних умов може виживати певна частина популяції, сприяючи збереженню загального генотипу останньої в цілому. У будь-якій популяції завжди є особини, спеціалізовані до певних умов існування, та більш універсальні. Так, наприклад, у такого синантропного виду, як кімнатна муха (*Musca domestica*), північні та південні популяції мають певні відмінності за *температурним преферендумом* (інтервал значень фізичних факторів, які обирає організм з усього діапазону). *Внутрішньопопуляційна мінливість* складається з різноманітних проявів норми реакції за будь-якими ознаками особин, що входять до однієї популяції.

3.2. Мутації як елементарний еволюційний матеріал

Зрозуміло, що саме мінливість є основою для будь-яких еволюційних перетворень, унаслідок чого окремі особини можуть мати певне еволюційне значення. Але виникає питання про елементарні одиниці спадкової мінливості, які можна було б розглядати як найпростіші складові еволюційних перетворень. М.В. Тимофеев-Ресовський висуває кілька вимог до будь-якого *елементарного еволюційного матеріалу*:

- 1) ці матеріальні одиниці, що виступають у вигляді елементарних спадкових змін, повинні з певною частотою виникати у всіх живих організмів;
- 2) подібні зміни мають торкатися всіх ознак та властивостей живих організмів, зумовлюючи відхилення в різних напрямках від вихідної форми;
- 3) вони мають стосуватися біологічно важливих особливостей організмів;
- 4) частина подібних змін повинна поширюватись принаймні в певній популяції для подальшої участі у видоутворенні;

б) природні таксони мають відрізнятися один від одного різними наборами та комбінаціями елементарних одиниць спадкової мінливості.

Загально визнано, що відповідають таким вимогам саме мутації, які й вважаються елементарним еволюційним матеріалом.

В основі морфологічних і фізіологічних змін (фенотип) лежать генетичні зміни,

тобто біологічна еволюція стає можливою завдяки здатності ДНК до змін від покоління до покоління. Інколи при передаванні ознак від батьків дітям мають місце помилки, завдяки чому кількість або послідовність ДНК може змінитися. Подібні зміни спадкового матеріалу прийнято називати *мутаціями*. Термін "мутація" був запропонований Г. де Фрізом (1901) на позначення випадкових генетичних змін. Залежно від обсягу спадкового матеріалу, який охоплюється тією чи іншою мутацією, виділяють *генні*, *хромосомні* та *геномні* мутації.

Спадкова інформація, яка міститься в нуклеотидних послідовностях ДНК, зберігається завдяки складним метаболічним механізмам, що забезпечують здійснення реплікації і репарації. Помилки на будь-якому етапі цих процесів можуть викликати появу *генних мутацій*.

Такі мутації можна поділити на дві групи: *із заміною основи* та *із зсувом рамки читування* (вставки або делеції однієї чи кількох нуклеотидних пар). Заміни основи за нормою становлять не більше 20% спонтанних мутацій і полягають у заміні одного пурину чи піримідину на інший (транзиції) або заміни пурину на піримідин чи навпаки (трансверсії).

У процесі еволюції організмів може змінюватися як організація хромосом (зміна розташування окремих ділянок хромосом, перехід їх до інших хромосом тощо), так і їх розміри та кількість. Зміни в структурі хромосом можуть стосуватися кількості генів (делеції та дуплікації) і їх локалізації в хромосомі (інверсії та транслокації). Більшість хромосомних перебудов суттєво знижує фертильність гетерозиготних носіїв, унаслідок чого значна кількість подібних змін не зберігається у вигляді нових ознак.

Делеції, або *нестачі*, виникають у разі втрати ділянки хромосоми, а *дуплікації* (або *подвоєння*) – унаслідок повторення певної ділянки кілька разів. Делеції в гомозиготному стані, як правило, є летальними, що свідчить про абсолютну необхідність

більшості генів для нормального розвитку життєздатного організму. У представників деяких видів наявні незначні делеції (у кишкової палички (*Escherichia coli*) – аж до 1% від геному), нелетальні навіть у гомозиготному стані. Подібні мутації в людини навіть у гетерозиготному стані викликають тяжкі соматичні і розумові розлади, підвищену смертність ще в дитинстві.

При *дуплікаціях* повторні ділянки можуть утворювати тандеми, розташовуючись одна за одною. Якщо послідовності генів у суміжних ділянках протилежні, такий тандем називається *зворотною* (або інвертованою) *дуплікацією*. У випадку, коли дуплікована ділянка розташовується на кінці хромосоми, дуплікація називається *кінцевою*.

Значна кількість дуплікацій та делецій виникає через розриви в хромосомах під впливом іонізуючої радіації, деяких хімічних речовин чи вірусів або при нерівному кросинговері. Ділянки з високим та помірним повторенням нуклеотидів є в генотипах багатьох видів. У мишей близько 10% геному становлять високоповторні нуклеотидні послідовності. В евкаріот взагалі деякі структурні гени в генотипі представлені двома й більше тотожними копіями, або в цих копіях можуть накопичуватись незначні відмінності, завдяки чому вони кодують близькі групи білків (гени імуноглобулінів тощо).

При *інверсіях* гени на певній ділянці отримують зворотне розташування порівняно з вихідним варіантом, причому ні кількість генів у хромосомі, ні кількість самих хромосом не змінюється. Якщо інвертована ділянка містить центромеру, інверсія називається *перичентричною*, а в іншому разі – *парацентричною*. При перичентричних інверсіях може змінюватися конфігурація хромосом, прикладом чого можна вважати людину: 17-та хромосома є акроцентричною, у той час як у шимпанзе відповідна хромосома – метацентрик. Гетерозиготні за інверсіями організми переважно стерильні, оскільки половина гамет після кросинговеру не здатна до нормального запліднення. У хромосомах дрозофіл, комарів та інших комах знайдено велику кількість різноманітних інверсій. Слід підкреслити, що інверсії порушують взаємозв'язок між генами лише в місцях розриву. Зміни функціонування генів у цьому випадку можуть також бути пов'язані з так званим ефектом розташування гену.

Транслокаціями називають зміну розташування будь-якої ділянки хромосоми в хромосомному наборі. Найбільш поширеними є *реципрокні* транслокації, при яких негомологічні хромосоми обмінюються ділянками. У гомозигот з подібними транслокаціями пов'язана зміна характеру зчеплення різних генів

порівняно з вихідними хромосомами. Гетерозиготи за транслокаціями частково стерильні, оскільки продукують дефектні гамети (нормальні нащадки можливі лише у випадку об'єднання двох гамет без транслокацій або обох з транслокаціями). Подібні мутації мають значно більше поширення серед рослин, ніж серед тварин.

Якщо ж транслокація відбувається без обміну, а ділянка змінює своє розташування в тій самій хромосомі або переходить до іншої, говорять про *транспозицію*. Нині навіть знайдені рухливі генетичні елементи, а їх розповсюдженість як серед прокариотів, так і еукариотів свідчить про те, що вони є загальною властивістю організмів. Один із наслідків їх наявності в організмі — суттєві хромосомні перебудови (зокрема, делеції та інверсії), що сприяє значному зростанню внутрішньовидової мінливості хромосомних структур.

Зміна кількості хромосом вважається мутаціями на рівні всього геному організму. При зміні кількості наборів хромосом (поліплоїдія або гаплоїдія) змінюється загальний обсяг спадкової інформації, а у випадках збільшення чи зменшення окремих хромосом (гетерополіїдія) кількість інформації залишається майже незмінною.

При центричному злитті дві негомологічні тілоцентричні хромосоми за центромером зливаються в одну метацентричну. Так само при центричному розподілі з однієї метацентричної хромосоми можуть утворитися дві з обов'язковим формуванням нових центромер (тілоцентричні), оскільки під час клітинного поділу хромосоми без центромери втрачаються.

Інколи злиття або поділ хромосом називають *робертсонівськими перебудовами* на честь В. Робертсона, який першим запропонував теорію злиття хромосом. Вважається, що злиття відбувається частіше, ніж ділення хромосом, — майже в кожній великій групі рослин чи тварин можна знайти хромосомне злиття.

Робертсонівські перебудови хромосом вважаються певною мірою нейтральними мутаціями, оскільки загальний обсяг спадкової інформації майже не змінюється, і в мейозі одна метацентрична хромосома відходить до одного полюса, а обидві акроцентричні — до другого (відсутні незбалансовані гамети, і гетерозиготи зберігають фертильність). Прикладом подібних перебудов може бути невелика популяція мишей (*Mus roschiainus*, $2n = 26$) із Швейцарії, яка за генотипом відрізняється від миші хатньої (*M. musculus*, $2n = 40$). У другого виду всі хромосоми акроцентричні, у той час як у першого з 13 пар 7 є гомозиготними за робертсонівським злиттям.

Анеуплоїди — це організми, у яких одна або кілька хромосом відсутні чи зайві (нульосоміки та моносоміки не мають, відповідно, пари чи однієї хромосоми, а полісоміки мають одну з хромосом у більшій, ніж два гомологічні екземпляри, кількіска). Анеуплоїдія може виникати через неправильне розходження хромосом під час мейозу. Моносоміки й нульосоміки переважно нежиттєздатні, хоча це саме може траплятися й серед поліплоїдів. Трисоміки (одна зайва хромосома) досить поширені, особливо серед рослин (рис, кукурудза, пшениця), тетрасоміки й інші види полісоміків виявляються рідше. Прикладами трисомії в людини можуть бути хворі на синдром Дауна (трисомія за 21-ю хромосомою), Патау (за 13-ю хромосомою) та Едвардса (за 18-ю хромосомою).

Анеуплоїдія за статевими хромосомами може виникати, як і за аутосомами, через неправильне розходження під час мейозу. Найбільш поширеними в людини є синдром Тернера (наявна лише одна X-хромосома), Клайнфельтера (XXY) та трисомія за типом ХYY.

І, нарешті, останньою групою мутацій є утворення *поліплоїдних* організмів з трьома і більше наборами хромосом. Подібні мутації рідкісні у тварин (спостерігаються переважно в гермафродитних та партеногенетичних форм), але значного поширення набувають у рослин, майже половина видів квіткових рослин є поліплоїдними.

Пов'язане це з кількома причинами: 1) поліплоїдія порушує баланс між аутосомами та статевими хромосомами, що ускладнює визначення статі; 2) більшість тварин розмножується переважно хресним заплідненням, тому єдиний поліплоїд сам по собі розмножуватися не може; 3) онтогенез у тварин більш складний, унаслідок чого поліплоїдія може його порушувати.

Виділяють два класи поліплоїдів: *автополіплоїди*, які містять хромосоми одного виду, та *аллополіплоїди*, що мають хромосоми різних видів (міжвидові гібриди). Поліплоїди з непарним набором хромосом майже завжди виявляються стерильними.

3.3. Характеристика мутацій

Нові мутації, безсумнівно, є найважливішим джерелом генетичної мінливості, яка й виступає підґрунтям біологічної еволюції.

Досить часто їх розглядають як випадкові й неспрямовані події. Мутації виступають у якості рідких подій у першу чергу

через те, що є винятками в нормальному регулярному процесі реплікації ДНК, при якому звичайно відбувається правильне копіювання спадкової інформації. Випадковими подібні зміни є тому, що ніхто не може передбачити, виникне мутація в певних генах, клітинах або навіть поколіннях чи ні. Передбачуваними є також зміни конкретних генних локусів чи більших одиниць спадковості. У той же час існує певна ймовірність, що конкретний ген перетвориться на якийсь інший чи в популяції відповідних розмірів виникне мутація. Але ймовірність виникнення будь-яких мутацій не буває однаковою (наприклад, транзицій і трансверсій).

Неспрямованість мутацій полягає в тому, що вони не обов'язково мають адаптивне значення, тобто не завжди збільшують пристосованість організму до умов існування. Більше того, переважна кількість змін спадкової інформації викликає значні порушення нормального розвитку – стерильність організмів, летальні наслідки або знижену життєздатність. Вони можуть торкатись будь-яких тканин, систем органів, особливостей поведінки чи метаболізму з раннього ембріогенезу і на всіх етапах онтогенезу до кінця життя.

Мутації можуть відбуватися як у статевих, так і в соматичних клітинах. Перші передаються індивідам майбутнього покоління і можуть бути в усіх клітинах утвореного організму. Соматичні мутації простежуються лише в нащадків відповідної мутантної клітини, що породжує явище мозаїчності (мозаїки за генними мутаціями – це особини зі змішаними клітинними популяціями). Фенотипічні наслідки в цьому випадку можливі лише за умови порушень специфічних функцій, властивих мутантним клітинам.

Виникають мутації незалежно від того, корисні вони для конкретного організму чи шкідливі.

Переважає кількість спонтанних мутацій є шкідливою: відомо, що 5–7% усіх зачат у людини призводять до утворення ембріонів з хромосомними аномаліями, більшість з яких нежиттєздатна й абортуються. Зрідка народжуються діти з важкими вадами та зниженою життєздатністю. Загибель зигот до імплантації в більшості випадків відбувається непоміченою.

Слід пам'ятати, що мутації корисні чи шкідливі не самі по собі, а відносно певних умов існування. Наприклад, збільшення щільності волоссяного покриву внаслідок спадкових змін може

бути корисним для ссавців помірних і північних широт, але ніяк не екваторіального поясу.

Оскільки пристосувальне значення мутацій залежить від конкретних умов існування, ймовірність зростання пристосованості внаслідок відповідних генетичних змін зростає в організмів, що освоюють нові місця існування. У нових умовах, коли вихідна пристосованість популяції нижча за оптимальну, наступні мутації можуть сприяти підвищенню загального рівня адаптованості організмів.

Інколи відбуваються зворотні мутації, описані переважно в різних видів хребетних тварин (здебільшого часткове повернення до попереднього стану). До них можна віднести появу трьох пальців з кігтями на крилах свійських курей (повернення до стану крил археоптерикса). Відомі випадки розвитку волосся на обличчі та руках людини, що наближує її до безпосередніх “волохатих” предків.

Мутації відбуваються порівняно рідко.

Частота виникнення мутацій може визначатись як ймовірність здійснення мутаційної події за час життя одного покоління (стосується в першу чергу статевих клітин), тобто це частка гамет, у яких відбулися мутаційні зміни певного гену, з усього покоління.

Спонтанні мутації відбуваються без будь-якої відомої причини, але їх ймовірність може значно зростати під впливом деяких факторів (радіація, шкідливі хімічні речовини тощо). Біологічна дія подібних факторів залежить від локалізації джерела (усередині чи ззовні організму), властивостей мутагену (тип і енергія випромінювання, хімічна природа речовин) та особливостей організму (поглинаючі властивості, насиченість киснем тощо). Будь-які опромінення викликають не лише прями, але й опосередковані наслідки.

Для індуkcії мутацій у певній клітині необхідно, щоб остання зазнала безпосереднього впливу радіації. Тому деякі види радіаційного випромінювання (ультрафіолетові та рентгенівські промені) не мають великого значення, оскільки переважно поглинаються покривними тканинами. Проте не слід забувати, що в цьому випадку зростає ймовірність соматичних мутацій, наслідком яких можуть стати ракові захворювання.

Радіація чи інші мутагени не викликають будь-які новоутворення, а лише збільшують ймовірність спонтанних подій в

організмі, тобто мутації, індуковані впливом радіації чи хімічних речовин, не відрізняються від спонтанних, але змінюється відносна частота різних типів мутацій. Велике значення також має доза впливу певних чинників та форма її отримання (одразу за незначний час чи поступово в певному інтервалі).

Вплив радіації на чоловічу статеву систему викликає тимчасову стерильність (її тривалість залежить від дози радіації) з поступовим відновленням плодючості. Самці навіть при низьких дозах опромінювання можуть ставати стерильними назавжди.

Основним наслідком індукування мутацій стає перетворення геному певного організму в цілому або інші значні його перебудови. Це може сприяти збільшенню кількості летальних мутацій і, відповідно, загибелі значної частини зигот.

3.4. Насиченість мутаціями природних популяцій

Більшість популяцій має високодиференційовану структуру, що полягає в існуванні фізіологічно та морфологічно відмінних груп особин з властивими їм функціями.

Подібна диференціація ґрунтується на генетичних особливостях популяції і спрямована на максимальне ефективне використання ресурсів середовища.

Генетична гетерогенність – це будь-яка, навіть мінімальна, генетична різноманітність у популяціях, яку зумовлюють мутації чи процес рекомбінації. Саме рекомбінації між батьківськими генами призводять до утворення нових комбінацій генів у дочірніх геномах. Вважається, що рекомбінація є однією з найважливіших передумов еволюції, оскільки вона сприяє створенню нових комбінацій ознак шляхом об'єднання різних генетичних варіантів.

Значних переваг у цьому плані набувають організми, здатні регулювати свою генетичну активність, щоб пристосовуватись до змін довкілля. Основу мінливості складають не лише мутації та рекомбінації, але й реалізація певного генотипу, що може пов'язуватися з відсутністю фенотипу, відповідного зазначеному генотипу, або з неоднаковим ступенем прояву фенотипу в різних особин.

Пенетрантність гену – це частота прояву алеля певного гена в різних індивідів спорідненої групи організмів, а **експресивність** – ступінь вираження фенотипу. Деякі гени мають повну

пенетрантність та експресивність, тобто ознака з'являється при відповідному генотипі в повному обсязі. Як приклад неповної пенетрантності та часткової експресивності можна навести полідактилію (наявність додаткового шостого пальця в людини). Це явище може викликатись домінантним геном, який контролює кількість кісток, утворених в ембріональних зачатках рук та нг. Навіть в однієї особини на одній руці може бути п'ять пальців, а на другій – шість. Шостий палець може розташовуватись поряд з великим або біля мізинця.

Причини, через які ген проявляється в одних особин і не функціонує в інших або має різну експресивність, можуть полягати у впливі довкілля, генотипу або їх сумісної дії. У першу чергу зовнішні середовище впливає на експресивність морфологічних ознак. Так, у *Drosophyla melanogaster* гомозиготні особини за геном *vg* мають зачаткові крила, але їх розмір залежить від температури, при якій відбувався розвиток комах.

Більшість взаємодій між генами в організмі зводиться до взаємодії між алелями одного локусу (домінантність, рецесивність та кодомінантність). Однак існують також гени-модифікатори та епістатичні гени. Перші впливають на фенотипний прояв гену іншого локусу, а другі – пригнічують його. В останньому випадку для гена аналогічна домінуванню.

Певну різноманітність у фенотипічну структуру популяції може вносити також **плейотропія**, тобто вплив одного гена на кілька ознак. Прикладом подібного явища може бути захворювання людини на фенілкетонурію (неспроможність синтезувати тирозин з фенілаланіну). Наслідком цієї хвороби (за умови відсутності лікування) є відмінності у вмісті фенілаланіну в крові, розмір голови, розумові здібності та світлий колір волосся.

Як правило, на формування фенотипу впливають одночасно зовнішні середовище і генетично закладені ознаки. Організм, який живиться краще, буде більшим за розмірами, але слід пам'ятати, що спадковість вимірює не ступінь визначення ознаки генами, а частку фенотипічної мінливості (норму реакції – здатність організмів реагувати пристосувальними змінами на дію факторів середовища, тобто це межі модифікаційної мінливості, яка контролюється генотипом певного організму). Спадковість залежить від популяції, оскільки відображає відносний вклад генетичних та середовищних відмінностей у фенотипічну мінливість. Відмінності між популяціями небов'язково передбачають, що одна з них краща за іншу. Подібні ознаки можуть мати будь-яке значення лише відносно певних умов середовища, і згідно з цим змінюватимуться й переваги кожної популяції

при потраплянні її до "незвичних" умов. Загалом же, чим більша генетична різноманітність популяції, а також чим більший її генофонд, тим вища життєздатність останньої. Зокрема, збільшується екологічне пристосування популяції, її здатність швидко реагувати на зміни середовища. На думку С. Оно, поліморфізм викликає ще більший поліморфізм через генетико-автоматичні та інші процеси.

У природі спостерігали, що крайні популяції, які мешкають на периферії ареалу виду, фенотипічно мають менший ступінь мінливості, ніж популяції з центральних ділянок ареалу. Згідно з Е. Майром, майже завжди ступінь поліморфізму зменшується з наближенням до меж ареалу, а периферійні популяції можуть бути навіть мономорфними. Пов'язано це з тим, що умови на периферії ареалу вимагають більшої спеціалізації, ніж у центральних частинах. Але, відповідно до інших концепцій, необхідно враховувати також нестійкість умов середовища. Тому слід передбачати, що в периферійних популяціях гетерогенність насправді також повинна бути високою. Сьогодні вважається, що генотипна мінливість у природних популяціях значно більша, ніж можна було передбачати, виходячи з морфологічної мінливості.

За дослідями М.В. Тимофєєва-Ресовського було встановлено поліморфізм у забарвленні елітр сонечка *Adalia bipunctata*. Зокрема, було зафіксовано, що в районі Берліна дві морфи цього жука (світла та темна) мають різну зустрічальність навесні та восени. Після зимівлі в популяції переважали світлі особини (рецесивні), що, імовірно, пов'язано з їх більшою життєздатністю при холодних температурах. Улітку простежувалося значне збільшення темних сонечок (до 70% чисельності популяції) завдяки їх підвищеній репродуктивній здатності.

Однак з'ясувалося, що таке явище невластиве іншим популяціям. Зокрема, у Санкт-Петербурзі подібних сезонних змін не спостерігалося, а співвідношення означених морф було на користь темної в місті (до 85%), а за його межами кількість світлих особин збільшувалася в північному напрямку (до 95%). В інших місцях частка темної морфи може бути ще меншою (у Празі – 11%, у Москві – 7%, у Лондоні – лише 0,4%). Таким чином, поведінка однієї й тієї самої поліморфної структури не однакова в різних умовах.

Сьогодні вже встановлено, що функціональні послідовності ДНК генів вищих еукаріотів мають принаймні два типи генетичних модулів. Кодуючі послідовності утворюють комбінації для синтезу білка, а регулюючі – контролюють експресію генів. У

генах відбуваються різноманітні рекомбінації, які створюють генетичну основу для мінливості. Таким чином, навіть організми з однаковим генотипом (однойцеві близнюки) завдяки експресії мають певні відмінності у формуванні фенотипу, тому популяції завжди відрізняються одна від одної за своєю структурою (насищеність мутаціями, частота зустрічальності різних алелей, паратипна мінливість, експресія генетичного матеріалу тощо).

ДУМКИ ВГОЛОС

Основою еволюційних змін організмів згідно з теорією Ламарка є також мінливість, причому більш важливе значення має паратипна, у тому числі й неспадкова, мінливість. Синтетична теорія еволюції визнає провідну роль лише спадкової мінливості, незважаючи на те що переважна більшість мутацій є несприятливою для організмів. Набуті ж ознаки, хоча вони не є спадковими і звичайно мають невеликий ступінь прояву, завжди мають пристосувальний характер. Слід визнати, що саме ці ознаки можуть сприяти успішності певного організму в боротьбі за існування (завіть при не зовсім сприятливій генетичній основі). Тоді незрозуміло, чому ми не надаємо еволюційного значення цим змінам властивостей організмів.

Мутаційний процес як елементарний еволюційний фактор

4.1. Вимоги до елементарних еволюційних факторів

Відповідно до рівняння Харді – Вайнберга нескінченно велика панміктична популяція досить швидко стабілізується за кількісним співвідношенням наявних генів. Щоб відбулося *елементарне еволюційне явище*, тобто *тривалі й спрямовані зміни генотипного складу популяції*, необхідний тиск на останню з боку певних чинників.

Як уже зазначалося, елементарне еволюційне явище ще не можна вважати еволюцією, яка є спрямованим процесом змін дискретних форм живих організмів. Але воно є необхідною передумовою будь-яких еволюційних змін, у зв'язку з чим виникає потреба з'ясувати їх причини.

Елементарні еволюційні фактори повинні мати певне еволюційне значення, виходячи з чого до них можна сформулювати певні вимоги. Для запуску мікроеволюційних механізмів необхідна наявність щонайменше трьох типів факторів, які впливають на популяцію.

Перш за все елементарні еволюційні фактори повинні *надавати популяції новий елементарний еволюційний матеріал*, без якого взагалі неможлива зміна генотипного складу популяції, тобто здійснення елементарного еволюційного явища. Дія певних факторів повинна також зумовлювати *поділ вихідної єдиної популяції на дві або більше нових*, ізольованих одна від одної будь-якими бар'єрами. Ми вже говорили про відмінності генотипного складу різних популяцій, а тут слід додати, що подібні бар'єри дозволяють останнім піти незалежним еволюційним шляхом розвитку.

І, нарешті, необхідна дія факторів, які *б спрямовували загальний еволюційний рух*. Лише в цьому випадку можна очікувати

змін живих організмів, підвищення їх організації і набуття нових адаптивних ознак. Комплексний вплив усіх зазначених типів факторів є обов'язковою передумовою здійснення процесу видоутворення. Сьогодні вважається достатнім виділення чотирьох елементарних еволюційних факторів, два з яких є поставальниками елементарного еволюційного матеріалу, один створює внутрішньопопуляційні бар'єри, а останній спрямовує еволюційний процес.

4.2. Мутаційний процес

Основним поставальником елементарного еволюційного матеріалу здебільшого вважається мутаційний процес, суть якого полягає у виникненні спонтанних мутацій, їх подальшому комбінуванні при схрещуванні, що зумовлює спадкові зміни в популяціях (певна частина вчених, зокрема О.С. Северцов, вважає, що як фактор слід розглядати мінливість в цілому, а не лише мутаційний процес).

Про надзвичайну біологічну важливість такого явища, як мінливість у природі в цілому, ми вже говорили раніше. Тут слід підкреслити, що принципово новий матеріал все ж таки в популяцію привносить саме мутаційний процес. Генна комбінація, дрейф генів та інші процеси, які формують різноманітність існуючих фенотипів, є вторинними чинниками, що у своїх діях спираються на наявний матеріал.

Мутаційний процес характеризується певними рисами і справляє певний вплив на популяції всіх живих організмів. Якось частина особин у популяції є носієм тих чи інших мутацій, а виникнення нових зумовлює зміну частот однієї алелі стосовно інших.

Частота мутації може коливатись у значних межах і залежить як від характеру зовнішніх впливів, так і від особливостей генотипу певного виду. Конкретні форми життя, зокрема чисельність та характер динаміки популяції, які зумовлюються способами живлення, особливостями розмноження, тривалістю життя, наявністю ворогів, паразитів тощо, визначають у кожному конкретному випадку рівень частоти мутації. Хоча самі мутації виникають лише під впливом змін зовнішніх умов, генотип може виявитись більш-менш стійким до дії різних чинників, унаслідок чого мутабельність окремих генів буває різною.

За одним геном тиск мутаційного процесу звичайно незначний, враховуючи загальну кількість генів в організмі, проте цей елементарний еволюційний фактор (разом з генетичною комбінацією) значною мірою впливає на популяції в цілому. Так, частота мутування окремих генів у дрозодфіли не перевищує 0,001–0,004%, у той час як загальна частота мутацій становить до 25% на покоління.

Виникнення мутацій можна вважати результатом певного впливу на організм як зовнішніх, так і внутрішніх факторів. Виникають вони випадково, і навіть у разі індукованих мутацій ми не можемо повністю спрямовувати цей процес. Використання навіть найбільш специфічних мутагенів не дозволяє отримувати спрямовані мутації через наявність цілого спектру відповідей організмів. Вирішити цю проблему (принаймні частково) дозволяє лише генна інженерія.

В одного виду організмів властиві йому мутації можуть виникати повторно, а в близьких видів формуються подібні мутації (форма листка в рослин, пігментація тварин тощо). Деякі мутації виникають у зазначеного організму в конкретних умовах існування з певною частотою. Зміни умов призводять до відповідних змін в інтенсивності мутаційного процесу, але співвідношення частот різних типів мутацій може залишатися майже постійним.

Частота спонтанного мутування може коливатися в межах від $1 \cdot 10^{-5}$ до $1 \cdot 10^{-7}$ на ген за покоління. Вважається, що більша інтенсивність мутування не лише б не прискорила еволюційного процесу, але й могла б його загальмувати.

Мутаційний процес є зворотним, але зворотні мутації, як правило, виникають принаймні на порядок рідше. В одному з напрямків цей процес може відбуватися легше, бо попередня мутація спрощує виникнення наступної в тому самому напрямку (можна говорити про спрямоване мутування). Однак таке явище трапляється дуже рідко, а ще рідше воно може мати позитивне еволюційне значення (переважно – при редукції певних органів).

Нейтральними, або байдужими, відхиленнями є варіації генотипів, які полягають у зміні фенотипу в межах норми реакції. Більшість рецесивних мутацій у гетерозиготному стані взагалі не виявляється на рівні фенотипу.

Переважає кількість мутацій, які виникають, є гіршими за вихідний стан будь-якого організму. Пояснюється це тим, що генотип як єдине ціле формується впродовж тривалого часу шляхом відбору найбільш “вдалих” пристосованих, і тому його

зміни мають переважно негативний характер. Перехід нових генетичних змін у гетерозиготний стан нівеєє негативні наслідки (знешкодження мутації), а в деяких випадках гетерозиготи набувають навіть більшої життєздатності.

До наслідків дії мутаційного процесу можна також віднести так званий “генетичний тягар” – частина спадкової мінливості, яка визначає появу менш життєздатних особин, що підпадають вибірковій загибелі під час дії природного добору. Джерелом генетичного тягара можуть бути мутаційні та сегрегаційні процеси, тому розрізняють мутаційний, сегрегаційний та субституційний (заміщення або перехідний) тягар.

Мутаційний тягар зумовлений повторним виникненням у популяції мутантних алелей. Оскільки природний добір спрямований проти цих алелей, їх частота незначна й вони підтримуються в популяції завдяки мутаційному тиску. Рецесивні мутації ж у гетерозиготному стані повністю пригнічуються або здійснюють незначний ушкоджуючий вплив, завдяки чому зберігаються в популяції.

Сегрегаційний тягар виникає внаслідок вищеплення гетерозиготними батьками менш пристосованих гомозиготних нащадків. При цьому допускається, що значна частина мутацій чинить у гетерозиготному стані позитивний вплив (ефект наддомінування) і постійно підтримується доборою у ряду поколінь. *Субституційний тягар* виникає при змінах адаптивної цінності особин і зберігається в популяції, доки одна алель не змінить іншої.

Незалежно від природи цього генетичного тягара, гомозиготи мають негативні для себе наслідки. У той же час ця шкідливість повинна розглядатись як відносно явище, оскільки генетичний тягар може бути генотипним резервом еволюції завдяки підтриманню генетичного різноманіття, а відповідно, й еволюційної пластичності популяції. Цей резерв може слугувати для створення генетичних систем, що дадуть початок новим пристосувальним особливостям популяції. Одним із найбільш відомих прикладів подібної негативної мутації в людини є серповидна клітинна анемія. Люди, які страждають на цю хворобу (при нестачі кисню еритроцити набувають серповидної форми), переважно гинуть, не досягаючи зрілого віку. У батьків хворих (гетерозиготний стан означеної мутації) клітини еритроцитів набувають лише часткових змін, унаслідок чого важка форма анемії в них відсутня. У той же час гетерозиготи є стійкими до такої важкої хвороби, як малярія, через що подібна мутація набула певного поширення в деяких екваторіальних районах.

4.3. Перегини редуцціонізму

Редуцціонізм являє собою дослідження певної системи шляхом її зведення до складових, які й вивчаються, а отримані результати використовуються для створення уявлення про функціонування системи в цілому. Принципи редуцціонізму поряд з універсалізмом (єдині підходи до вивчення всього фізичного світу) та індуктивізмом (поширення знань про один об'єкт на всю досліджувану групу) досі залишаються визначальними в методичному забезпеченні природничих наук.

Наслідком значного захоплення редуцціонізмом у ХХ столітті став прискорений розвиток генетики, біохімії, а потім і молекулярної біології. Активний розвиток цих напрямків біології сприяв формуванню теорій з вирішення загальнобіологічних проблем, які ґрунтуються переважно на доклітинних структурах, зокрема мутаційному процесі, майже виключаючи з пояснень інші рівні організації життя.

“Творчі” мутації. Одним з перших розробляли молекулярно-генетичний підхід до вивчення еволюційних процесів почав С. Оно, який надавав великого значення так званим нейтральним мутаціям, зокрема дуплікаціям різних компонентів спадкового матеріалу. Подальший розвиток концепції молекулярної еволюції М. Кімураю зумовив формування теорії нейтральності, або так званої “недарвінівської еволюції”.

Природним підґрунтям для подібних теорій, крім нейтралізації шкідливих мутацій шляхом переведення їх у гетерозиготний стан, є селективна нейтральність багатьох мутацій, у першу чергу точкових. Виродженість генетичного коду полягає в тому, що одну й ту саму амінокислоту можуть кодувати кілька триплетів нуклеотидів. Так, синтез амінокислоти серину кодується відразу шістьма триплетами: УЦУ, УЦА, УЦГ, УЦЦ, АГЦ, АГУ. Тому заміна одного триплету внаслідок точкових мутацій на інші з наведених не викликає жодних змін у структурі відповідного білка, оскільки синтезована амінокислота залишиться без змін.

Подібні явища на молекулярному рівні приховані від дії природного добору. Відбуваються вони в достатній кількості і мають приблизно однакову швидкість у різних організмів. При накопиченні значної кількості подібних нейтральних відхилень може відбутися перехід кількості в нову якість: шляхом генетичної комбінаторики подібних мутацій зовсім випадково сформується нова ознака, яка матиме еволюційні наслідки.

М. Кімура запропонував кілька узагальнень молекулярної еволюції:

- 1) швидкість еволюції будь-якого білка є постійною й однаковою навіть у різних філетичних гілках;
- 2) функціонально менш важливі молекули або їх частини еволюціонують швидше, ніж важливі;
- 3) мутаційні заміни амінокислот з меншими порушеннями структури і функції білків є найбільш звичайними;
- 4) функціонально нові гени з'являються внаслідок дуплікацій;
- 5) випадкова фіксація нейтральних мутацій під час еволюції відбувається значно частіше, ніж корисних.

Назву “недарвінівська” ця теорія отримала через заперечення провідної ролі природного добору. Від нього як від елементарного еволюційного фактора не відмовляються, але вважається, що головним є саме мутаційний процес. Формування нових ознак у цьому випадку виглядає як поступове накопичення незначних відхилень від вихідного варіанта, які є нейтральними або слабо негативними, тобто нові ознаки формуються повністю на тлі мутаційного процесу.

Які заперечення викликає ця теорія? По-перше, раніше ми вже говорили про неспрямованість та випадковість мутаційного процесу. Дійсно, його еволюційна роль є дуже великою – поява нового елементарного еволюційного матеріалу, але відбувається це спонтанно. Здавалося б, що через зростання швидкості виникнення нових мутацій внаслідок додавання нових мутагенів штучного походження та інші людські втручання в природу слід очікувати прискорення видоутворення. Насправді поки що ми не спостерігаємо сплеску в появі нових видів, а, навпаки, все більше і більше організмів набувають стагусу зникаючих або перебувають під загрозою зникнення. Отже, мутації самі по собі не можуть стати самодостатнім підґрунтям еволюційного процесу.

По-друге, ми не можемо вважати мутацію нейтральною, корисною або шкідливою безвідносно до умов існування конкретного організму, про що зазначав ще І.І. Шмальгаузен. Навіть у тому випадку, коли ми не спостерігаємо жодних фенотипічних змін при генотипічних перебудовах (зокрема точкові мутації), ми не можемо з повною впевненістю говорити, що подібні зміни можуть бути байдужими для їх носіїв. Ми поки що можемо не знати, у чому полягають наслідки подібних перебудов. Та сама ознака в різних умовах існування може бути як корисною, так і шкідливою, про що вже зазначалося.

Без сумніву, подібні теорії додають певного колориту еволюційним уявленням, але узагальнення слід робити досить обережно, не забуваючи про те, що різні рівні організації живої матерії можуть принципово відрізнятися один від одного.

Більше того, згідно з клітинною теорією Шванна найменшою одиницею життя досі визнають клітину.

“Егоїстичний” Докінз. Наслідком відхилення поглядів у протилежний бік від попереднього стала розроблена Р. Докінзом теорія егоїстичного гену. На переконання самого автора, ця теорія є теорією Дарвіна, але сформульована іншим способом: вона є продуктом ортодоксального неodarвінізму.

Основною тезою зазначеної теорії є те, що люди, як і будь-які інші живі організми, являють собою машини, створювані генами. Причому наголос робиться на тому, що найважливішою ознакою гена, який досягає успіху, є його обов'язковий безжалювий егоїзм. Генний егоїзм, у свою чергу, дає початок егоїстичності в поведінці індивіда. Загальна любов та благополюччя виду як цілого вважаються в біологічному плані беззмисловими концепціями.

Вививання найбільш пристосованого розглядається як наслідок дії більш загального закону – вививання стабільнішого. Під час добіологічної еволюції в певний період виникають досить складні молекули, які відрізняються від попередніх здатністю до реплікації, що привносить у природу новий вид стабільності. Сучасні живі організми є машинами вививання тих самих “реплікаторів”, які виникли на початку формування життя. Гени є майже безсмертними, оскільки вони завжди в тому чи іншому вигляді переходять від батьків нащадкам.

У видів, що розмножуються статевим шляхом, окрема особина є дуже великою за розмірами, але існує нетривалий час, що не дозволяє вважати її одиницею природного добору. З генетичного погляду індивіди або групи організмів є тимчасовими і нестабільними утвореннями в еволюційному масштабі часу.

Окремий організм можна вважати достатньо дискретним, доки він живе, але який же це нетривалий процес! Кожний індивідум є унікальним; статеве розмноження це не реплікація: у природі не існує навіть двох однакових організмів. Еволюція ж, на думку Докінза, неможлива в тому випадку, коли доступним залишається тільки вибір між організмами, кожний з яких знаходиться лише в одному екземплярі.

Гени – прийнятні кандидати на роль основної одиниці природного добору завдяки своєму потенційному безсмертю. Тому основною одиницею природного добору, за Р. Докінзом, краще вважати не вид, не популяцію, не особину, а певну невелику одиницю генетичного матеріалу, тобто ген.

Гени також регулюють поведінку своїх машин вививання опосередковано, заздалегідь забезпечуючи їх необхідними інструкціями. Отже, гени повинні мати здатність, аналогічну передбаченню. Грунтується вона на попередньому досвіді минулих поколінь, гени яких збереглися і потрапили до сучасних нащадків. Один із способів вирішення подібних проблем полягає в тому, щоб надати машині вививання здатності до навчання.

Цитувати Докінза можна ще довго, але основний зміст його теорії, викладений вище, може вміститися практично в одній абзаці. Немає потреби й у спростуванні його думок, оскільки ці “ідеї” говорять самі за себе. Найбільше обурення і нерозуміння викликає крайній редукаціонізм і наділення окремих молекул не просто властивостями живих організмів, а навіть мотиваціями, що вимагає від останніх певної поведінки. Це при тому, що досі великій кількості організмів (наприклад, усім рослинам) відмовляють у наявності поведінки взагалі.

ДУМКИ ВГОЛОС

Не викликає сумніву реальність мутаційного процесу. Деякі розбіжності виникають при тлумаченні його еволюційного значення. Зрозуміло, що мінливість є невід'ємною властивістю природи, яка з часом посилюється. Але чи варто нам очікувати “супермутації” в людині, яка б дозволила вирішити всі проблеми сьогодення? Навіть якщо це буде проходити на тлі стовідсоткового егоїзму, бо, на думку деяких учених, альтруїзм є суспільним егоїзмом.

Очевидно, легше жити казками про “мутацію справедливості”, яка створить “доброго і справедливого правителя”, або ж вважати, що гени й так увійдуть до історії, бо хоча б невелика їх частка залишатиметься в нащадків. Однак чи слід довіряти свою долю якимось там молекулам, навіть усьому спадковому матеріалу? Може, варто спробувати хоч щось зробити? Принаймні для самореалізації.

Популяційні хвилі

5.1. Динаміка чисельності популяцій та її причини

Зміни чисельності певного виду на будь-якій стадії розвитку або всього комплексу в цілому впродовж року чи кількох називають *динамікою чисельності*. Вона може бути пов'язаною як з процесами, що спонтанно відбуваються всередині самої популяції, так і з впливами абіотичних та біотичних факторів ззовні.

Піки чисельності впродовж року з'являються відповідно до кількості генерацій. Якщо ж останніх багато, розвиток живих організмів, як правило, перекивається. У довгоіснуючих організмів піки чисельності більш згладжені, хоча коливання також можуть бути значними (вони дещо уповільнюються). Простежується певна кореляція між чисельністю на послідовних стадіях розвитку, але в життєвому циклі вона відносно й обмежується лише тим, що чисельність на наступних стадіях не повинна перевищувати попередньої (може порушуватись за рахунок мігрантів).

Незважаючи на те що всі популяції постійно змінюються, подібні флуктуації не безмежні: з одного боку, чисельність не може зростати безперервно, а з іншого – види вимирають порівняно рідко.

Верхня межа чисельності зумовлюється наявними ресурсами існування певної популяції, ємністю її середовища. Нижня межа може доходити до повного вимирання, після чого можливе відтворення популяції за рахунок іммігрантів з сусідніх популяцій, що вижили.

Як уже зазначалося, чисельність будь-якої популяції в певний час залежить від стану чотирьох складових: народжуваності, смертності, еміграції та імміграції. У деяких популяціях

значення одного з цих факторів, а інколи й кількох, може бути майже відсутнім, але додаткових, крім зазначених, не має жодна популяція. Усі ці чотири характеристики популяції ніколи не залишаються постійними і залежать від різноманітних умов. Саме через ці показники відбувається вплив різних екологічних факторів на динаміку чисельності.

Народжуваність залежить у першу чергу від біотичного потенціалу виду, тобто його здатності збільшувати свою чисельність у геометричній прогресії (потенціал розмноження). Якщо визначати цей показник середніми розмірами приплоду, то буде зрозуміло, що в r -стратегів цей потенціал початково є значно більшим, ніж у K -стратегів. Висока плодючість може свідчити про досить відчутне навантаження нищівної дії довкілля, що призводить до загибелі більшої кількості народжених нащадків до досягнення останніми дорослого стану. У той же час високий біотичний потенціал може зумовити періодичні спалахи масового розмноження, якщо екологічні фактори створюють сприятливі умови для його реалізації.

Смертність організмів може бути викликана будь-якими причинами. Перш за все не слід забувати, що потенційне безсмертя мають лише одноклітинні організми, а всі інші рано чи пізно гинуть. Тому екологічного та еволюційного значення набуває загибель певних особин до того, як вони залишили нащадків. Потенціал виживання в цьому випадку є ступенем опірності виду несприятливим факторам середовища. Залежить він від екологічної валентності, тобто здатності виду існувати в різноманітних умовах.

В екології чинники, що зумовлюють певну динаміку чисельності, часто поділяють на ті, що залежать від щільності популяції, і ті, що не залежать від неї (регулююча та модифікуюча дія факторів). До перших відносять переважно ворогів популяції (хижаки, паразити, хвороби тощо), нестачу їжі або інших ресурсів та системи саморегулювання. Які саме фактори і в яких умовах відіграють вирішальну роль, визначити досить складно. Вплив абіотичних факторів звичайно вважається таким, що не залежить від щільності популяції.

Абіотичні фактори, суттєво змінюючи рівень загибелі та плодючості організмів, можуть бути однією з причин зміни чисельності останніх у часі. Причому в наземних та водних екосистемах склад та дія абіотичних факторів можуть докорінним чином розрізнятись, але подібні зміни можуть стосуватися також різних широт і навіть сезонів року для одного й того самого середовища.

Для дрібних організмів великого значення набуває таке явище, як мікроклімат. Так, температура навіть у межах однієї рослини може відрізнятися на 5–19 °C, а в межах невеликої ділянки – на 20 °C і більше. Вплив несприятливих температур починає залежати від щільності популяції, оскільки чим вищий цей показник, тим складніше окремі особини знайти відповідні оптимальні умови існування і тим більше популяція підпадає під дію несприятливих факторів.

Подібні коливання можуть стосуватися і загальної вологості (вони інколи перевищують мікрокліматичні коливання за температурою). Так, над самою поверхнею ґрунту в гущину трав'янистого покриття відносна вологість може сягати майже 100%, у той час як безпосередньо над рослинністю (близько 40 см над поверхнею ґрунту) вона становить не більше ніж 50%. Це означається навіть на добовій активності організмів, у яких викликає необхідність максимального економіти вологу. Тому можна вважати, що подібний розподіл екологічних факторів на ті, що залежать і не залежать від щільності популяції, є умовним: будь-який фактор, який впливає на чисельність, залежно від умов може справляти як модифікуючий (дестабілізуючий), так і регулюючий вплив.

Біотичні фактори, що впливають на чисельність популяцій, полягають переважно у взаємодії різних організмів і можуть бути класифіковані у вигляді п'яти основних типів взаємодії: конкуренція, хижацтво, паразитизм, мутуалізм та детритофагія. Конкуренція полягає переважно в тому, що певний організм вживає ресурс, який одночасно був би доступним і для іншого організму. Тобто, одна істота залишає іншу без зазначеного ресурсу (або з його нестачею), через що остання гірше росте, менше залишає нащадків і збільшується ймовірність її загибелі. Конкуренція при цьому може бути як внутрішньою, так і міжвидовою.

У багатьох випадках особини, які конкурують за ресурс, безпосередньо не взаємодіють між собою, а реагують на зниження рівня ресурсу через присутність і життєдіяльність інших організмів. Конкуренція також зростає відповідно до збільшення кількості взаємодій конкуруючих особин, унаслідок чого вона залежить від щільності популяції. Внутрішньовидова конкуренція, впливаючи на народжуваність і загибель, регулює чисельність популяції, підтримуючи її щільність відносно стабільною.

Хижацтво може трактуватися дуже широко: від з'їдання однією твариною іншої до часткового вживання з наступним відтворенням втрачених частин тіла (пасовищний тип живлення). Останнє стосується рослиноїдності, а також ектопаразитів,

що є досить суперечливим. Вплив хижака на окрему особину завжди є негативним для останньої, але для популяції в цілому це не зовсім так. У деяких випадках з'їдаються неговнощні, хворі особини, що може сприяти поліпшенню генетичного складу популяції жертв.

Не існує хижаків, які були б здатні вживати всі типи жертв, оскільки еволюція завжди створює певні форми обмеження, зокрема й щодо живлення. Досить часто спостерігається взаємний вплив щільності популяції хижаків і жертв, але він майже ніколи не буває самодостатнім і потребує пояснення впливу інших факторів.

Особливі проблеми виникають при визначенні паразитизму, зокрема при походженні останнього з хижацтва. Переважна кількість видів і особин (більше половини) на Землі належить до тих чи інших груп паразитів або збудників хвороб. Тому майже не існує організмів, зовсім вільних від паразитичних форм на всіх стадіях розвитку.

Особливості організації, життєвих циклів паразитичних форм зумовлюють специфіку їх еволюціонування, а також розвитку системи "паразит – хазяїн". Щільність популяцій – як паразитів, так і їх хазяїв – може істотно позначатися на динаміці чисельності обох груп видів. Особливо наочно подібна ситуація простежується при спалахах масового розмноження певних груп організмів, про що більш докладно – далі.

У цілому ж майже неможливо визначити зі стовідсотковою впевненістю, які процеси спричинили ті чи інші коливання чисельності. По-перше, ми можемо не знати всіх факторів, що впливають на певну популяцію, тому не завжди можна визначити найважливіші. По-друге, не можна розокремити дію різних факторів, бо їх вплив завжди є комплексним, а також інтегральним: один фактор може впливати на дію іншого, посилюючи або послаблюючи її.

5.2. Еволюційне значення популяційних хвиль

Популяційні хвилі (за С.С. Четвериковим – хвилі життя), як і мутаційний процес, вважаються постачальниками елементарного еволюційного матеріалу.

У той же час слід розуміти, що самі по собі вони нового матеріалу не створюють, а їх еволюційне значення полягає у

змінах генотипного складу популяції. Вони інколи супроводжуються відносно швидким розширенням або скороченням ареалу видів чи їх значної частини.

У результаті проведення великої кількості дослідів було встановлено, що різні генотипи мають відмінні екологічні характеристики. Прикладом може бути вже згадувана *Adalia bipunctata*, темна форма якої, за даними М.В. Тимофеева-Ресовського, відзначається підвищеною загибеллю в зимовий період, але остання компенсується більшою плодючістю цієї форми порівняно зі світлою. Подібні результати були отримані й стосовно інших організмів – у мутантної форми хрущаків (*Tribolium castaneum*). Із зростанням щільності популяції виживаність зменшується інтенсивніше, ніж у дикого типу. Однак зменшення плодючості в мутантів відбувається більш повільно, завдяки чому поліморфізм у популяції підтримується в будь-якому разі.

Спадковість ознак цілком залежить від особливостей популяції – вона трансформується відповідно до змін умов існування і стану популяції. Відмінності як між особинами, так і популяціями ще не свідчать про їх переваги в генетичному плані (як уже згадувалося раніше, “краща” з них в одних умовах нашколившого середовища може бути “гіршою” в інших).

Колівання частот алелей багато в чому залежать також від розмірів популяції. Постійність алельних частот у ландшафті покоління можлива лише за умови значної чисельності особин. Чим менші розміри популяції, тим більша ймовірність випадкових флуктуацій, унаслідок чого може виникати таке явище, як дрейф генів (зміна частот алелей). Під тиском цього явища можуть зростати генетичні відмінності між малими ізолюваними популяціями, а всередині кожної з них збільшуватися гомозиготизація як результат споріднених схрещувань. Як бачимо, стійкість генотипної структури популяції залежить безпосередньо від її розмірів.

Отже, навіть зміни чисельності популяції (зокрема її зменшення) самі по собі можуть викликати непередбачувані зміни частотного розподілу окремих алелей у поколіннях через дрейф генів.

До цього також слід додати зміни концентрації окремих ознак завдяки наявності самих хвиль. Наприклад, якщо в популяції загальною чисельністю 100 особин з новою ознакою було лише дві (відповідно 2%), а під час зростання чисельності концентрація ознак не змінилась, то на 1000 особин з цією

ознакою припадати 20 особин. У тому ж випадку, коли популяційна хвиля піде на спад і чисельність повернеться до попередньої, але всі 20 особин з новою ознакою виживуть, відбується зміна концентрації цієї ознаки з 2% до 20%, завдяки чому дія природного добору за цією ознакою виявиться значно ефективнішою.

У популяціях, що переживають катастрофічні скорочення чисельності, завжди змінюються концентрації частот алелей порівняно з почітковим станом. При цьому деякі раніше присутні в незначних концентраціях ознаки можуть зовсім зникнути або, навпаки, набути значного поширення внаслідок подальшого розмноження особин, що вижили, тобто відбувається випадкове колівання концентрацій різних генотипів, завдяки чому раніше рідкісні ознаки виходять на арену еволюції. Вважається доведеним, що ознаки, які знаходяться в популяції в малих концентраціях, майже не підпадають під дію природного добору. Тому популяційні хвилі розглядають як постачальників елементарного еволюційного матеріалу, бо вони виводять під дію природного добору генотипи, які спочатку мали низьку частоту зустрічальності.

Еволюційне значення популяційних хвиль може полягати ще й у тому, що збільшення чисельності, як правило, збігається з послабленням боротьби за існування, а її спад посилює останню, що певною мірою корегує інтенсивність дії природного добору. У тих випадках, коли популяційні хвилі супроводжуються флуктуаціями (колівання в позитивний та негативний бік, що чергуються більш-менш регулярно) або різким розширенням популяційного ареалу, відбувається виведення певних генотипів у нові умови існування. Хоча подібне виведення є тимчасовим, воно сприяє апробації таких генотипів і подальшому включенню їх в еволюційний процес. Проте саме через випадковість і неспрямованість дії популяційних хвиль також не можуть вважатися самодостатньою причиною еволюційного процесу.

5.3. Типи популяційних хвиль та їх характеристика

Будь-які популяційні хвилі полягають у більш-менш регулярних коліваннях чисельності – від зростання до спаду, на відміну від постійних спрямованих процесів. Подібні колівання можуть здійснюватися стосовно усередненого показника чисельності. Різкі колівання спричиняють спалахи чисельності з наступним виснаженням кормової бази. Класифікація популяційних хвиль

може будуватись на врахуванні їх причин, хоча зрозуміло, що будь-яка класифікація завжди є умовною, а кожне правило має винятки.

Періодичні популяційні хвилі. Подібні коливання чисельності властиві переважно організмам, що існують негравальний термін, зокрема мікроорганізмам, однорічним рослинам, більшість комах тощо. Однією з основних причин зміни чисельності певних організмів є суттєві відмінності в умовах існування в різні сезони року. Для більшості наземних та прісноводних екосистем, крім досить стійких – тропічного лісу, океану, – саме вони зумовлюють коливання чисельності організмів, які їх складають. Тому можна вважати, що періодичні популяційні хвилі є наслідком сезонних циклічних пристосувань організмів до річної динаміки екологічної обстановки.

Більшість організмів (наприклад, комахи) в окремі періоди року перебувають на певних стадіях розвитку, що й формує періодичні хвилі. Одним із пристосувань багатьох видів до сезонних змін довкілля є проспективний (фізіологічний) спокій, основною формою якого вважається діпауза. Чергування активної життєдіяльності та діпаузи, які значно відрізняються за екологічними вимогами до умов існування, зумовлюють синхронізацію життєвих циклів тварин із сезонною динамікою навколишнього середовища. Тому періодичні хвилі не завжди супроводжуються значним вимиранням – переважна більшість організмів переходить на специфічну стадію розвитку, пристосовану до несприятливих умов (усі організми на інших стадіях розвитку звичайно гинуть).

В одноклітинних організмів для переживання несприятливих періодів утворюються цисти, у коловерток – так звані зимувальні (запліднені) яйця тощо. У комах діпауза може мати міспе на будь-якій стадії життєвого циклу, але завжди видоспецифічній – ембріональній (фаза яйця), личинковій, лялечковій та імагінальній.

Подібне явище характерне й для однорічних рослин, у яких несприятливі умови переживає насіння, а в деяких видів – паростки осінньої генерації. Індивідуальні відмінності в життєвому циклі (неоднорічний вихід з діпаузи протягом кількох років, банк насіння) дозволяють певною мірою запобігти різким коливанням чисельності через неочікуване погіршення умов існування. Різкі зміни чисельності за сезонами року властиві таким формам, як віруси (сезонні спалахи вірусних захворювань) і 7-стратеги, у яких висока народжуваність супроводжується значною загибеллю.

У *K*-стратегів сезонні коливання чисельності виражені значно менше, а в дерев майже не простежуються. Інколи коливання чисельності *K*-стратегів може бути пов'язане з їх міграційною активністю, що призводить до різких змін чисельності в окремих частинах ареалу.

Неперіодичні популяційні хвилі. Якщо для періодичних популяційних хвиль характерна сезонна динаміка чисельності, то для неперіодичних – багаторічна. Спричиняються неперіодичні популяційні хвилі в стані популяцій в першу чергу дією чинників у біоценологічних зв'язках кількох видів одночасно. Це може стосуватися зменшення тиску хижаків або паразитів на їх жертви, поліпшення кормової бази або спільної дії низки сприятливих факторів. Виділяють три типи багаторічної динаміки чисельності – стабільну, продромальну та еруптивну.

У видів зі *стабільною чисельністю* наявні лише незначні коливання в межах зони стійкості (стосується в першу чергу типових *K*-стратегів з низькою міграційною активністю та малою плодючістю). Подібні види (великі осади, птахи, деякі види комах тощо) становлять близько 50–60% загального видового складу фауни певної місцевості. Серед комах подібний тип популяційних хвиль властивий, зокрема, шкідникам плодів та насіння, які ведуть прихований спосіб життя і майже не піддаються під негативний вплив погодних умов, а також їм майже не загрожують хижаки та хвороби.

У випадку *продромальної* динаміки сприятливі умови призводять в окремі роки до суттєвого зростання чисельності. Масове розмноження таких видів описується трьома фазами: зростання, максимум та розріджування. Прикладом організмів з подібною динамікою чисельності серед хребетних можуть бути мишоподібні гризуни.

Так, у водяної полівки простежується сезонна зміна місць існування – розмноження відбувається на обводнених територіях, а зимування – у лугових стаціях. У зимувальних стаціях під час зростання чисельності кормові запаси індивідуальної ділянки виявляються недостатніми, унаслідок чого відбувається їх переексплуатація (запас підземної фітомаси на наступний рік зменшується у 4,5 рази порівняно з незаселеним біотопом). Подібна діста позначається на фізіологічних особливостях тварин, зумовлюючи зміни в перетравлювальності кормів навіть в стаціях розмноження, в яких їх запас є надлишковим незалежно від розмірів чисельності. Зазначені умови впливають на життєздатність особин, конкурентоспроможність самців та плодючість самиць переважно через ембріональну загибель значної частини останніх.

Однією з основних причин подібної динаміки у водняній по-
лівки є кліматична цикліка, що визначає наводненість тери-
торії. Максимальна реалізація репродуктивного потенціалу мож-
лива в сприятливі роки, коли ембріональна загибель знижується
до 4%, а популяція досягає піку чисельності. Наслідком такого
зростання стає значний деструктивний вплив на середовище існу-
вання – підірив кормової бази, що й зумовлює наступний спад
чисельності.

Типовими представниками безхребетних з подібним типом
популяційних хвиль є такі комахи, як дубовий коконопряд,
короїди, вусачі тощо. Особливістю аналізованої динаміки є, як
правило, відсутність депресії чисельності.

Види з *еруптивною динамікою* здатні в певних умовах вихо-
дити з-під контролюючої дії екологічних факторів і давати спала-
хи масового розмноження. До видів з подібною динамікою
належать *г-стратеги* з високим рівнем плодючості та міграцій-
ними здатностями. Спалах зумовлюється тривалим відхилен-
ням основних метеорологічних умов від норми, що дозволяє
максимально реалізувати репродуктивні властивості виду.

Зазначені зміни чисельності популяцій властиві комахам, у
першу чергу деяким хвое- та листогризучим шкідникам лісів.
Завдяки відкритому способу життя хвое- та листогризучі шкід-
ники зазнають безпосереднього впливу кліматичних факторів,
ворогів, хвороб тощо. У спалахах масового розмноження комах
виділяють чотири фази.

До *початкової фази* спалаху належить лише одне покоління
комах, що потрапило в оптимальні умови існування. Чисель-
ність унаслідок активного розмноження збільшується незнач-
ною мірою (не більше ніж у 2-4 рази).

У *фазі зростання чисельності*, яка охоплює друге та третє
покоління, загальна чисельність збільшується, але є не настіль-
ки високою, щоб наслідки об'їдання дерев впадали у вічі. На
цій фазі личинки шкідника відзначаються вгорованістю, підви-
щеним вмістом жирів та білкових речовин, а лялечки та яйця
– великими розмірами. Із збільшенням чисельності відбуваєть-
ся розселення останніх по лісовому масиву.

Кульмінація спалаху характеризується різким зростанням
чисельності виду. Ця фаза триває 2-3 роки, через значну чисель-
ність шкідника починають відчувати нестачу корму, через що слаб-
шають, знижується плодючість особин, зростає захворваність,
а також збільшується кількість ентомофагів.

У *фазі кризи* чисельність шкідника різко зменшується, пло-
дючість падає аж до повного безпліддя, а в популяціях почина-
ють переважати самці. Відсоток особин, заражених ентомофа-
гами та хворобами, зростає, чисельність знижується до мініму-
му (депресія) – спалах закінчується (фаза триває 2-3 роки). Між
спалахами чисельність цих видів знаходиться на низькому рівні,
хоча також постійно коливається.

Різкі коливання чисельності внаслідок надзвичайних подій.
Два попередні типи популяційних хвиль можна назвати пер-
винними, оскільки властиві вони майже всім організмам і є
наслідком природної циклічності. Але до цієї динаміки дода-
ються надзвичайні події, які можуть викликати різкі зміни
чисельності. Оскільки вони наче накладаються на природну
цикліку популяцій, тимчасово змінюючи останню, то їх можна
вважати вторинним явищем.

Спалахи чисельності в нових районах пов'язані з наявністю
кормової бази та відсутністю природних ворогів і хвороб
(рис. 5.1). Особливістю цієї динаміки є те, що незначна кіль-
кість особин, яка потрапляє до нових сприятливих умов, дає
різкий спалах чисельності, що значно перевищує звичайні межі
коливання для зазначеного виду. У подальшому кормова база
швидко виснажується, з'являються природні вороги, що викли-
кає відповідну депресію чисельності. З часом остання набуває
звичайного вигляду багаторічної динаміки.

Прикладів подібних популяційних хвиль багато, причому
більшість із них пов'язана в сучасних умовах з людською діяль-
ністю. Це спроби акліматизації (ондатра в Європі, кролі в Авст-
ралії), випадкове завезення (коларадський жук в Європі та біль-
шість інших карантинних шкідників), це й процес синантропі-
зації, через який окремі види набувають надзвичайного поши-
рення на тривалій час (таргани, синантропні мухи тощо).

Різке зниження чисельності через природні катаклізми від-
бувається переважно внаслідок руйнування цілих природних
комплексів (від біогеоценозів до ландшафтів). Подібні зміни
можуть викликатися певними природними чинниками, зокре-
ма тривалою спекою, пожежами, а стосовно дрібних організмів
навіть звичними природними явищами – градом або тривалими
дощами. У будь-якому разі через несприятливі умови значна
кількість особин популяції гине, і це призводить до суттєвої
перебудови генетичної структури останньої. Близьким за свої-
ми наслідками до подібного типу популяційних хвиль є й ан-
тропогенне перетворення біотопів. Відмінність полягає в тому,
що дія антропогенних чинників завжди є більш тривалою і

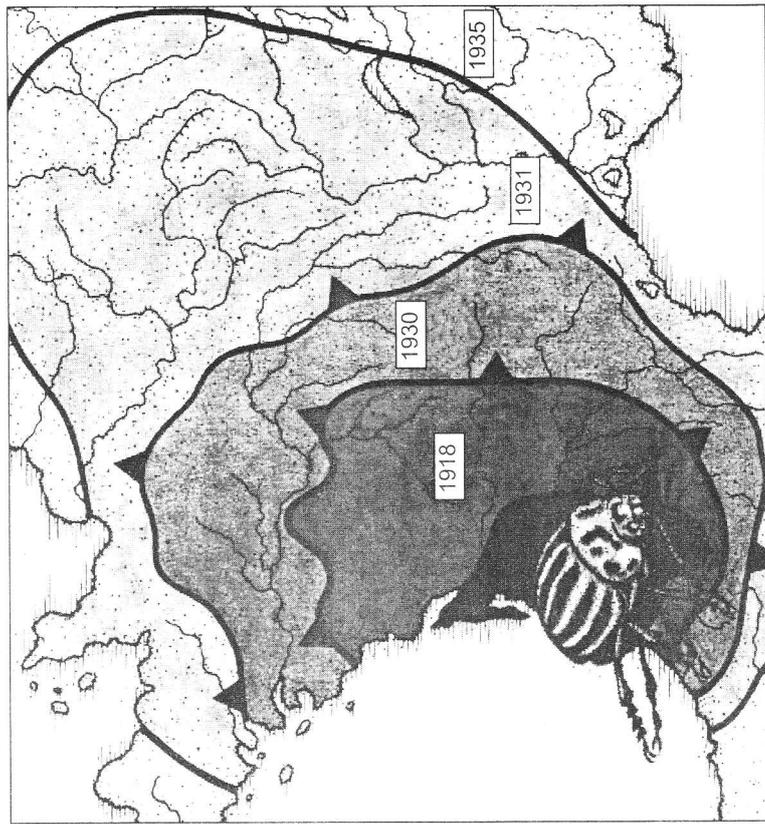


Рис. 5.1. Схема поширення колорадського жука (*Leptinotarsa decemlineata*) у Франції (рис. О.В. Карнаухова)

ємність середовища з часом не збільшується, через що популяції за цих умов переважно гинуть.

Особливістю останнього типу популяційних хвиль є те, що і потрапляння особин до нових умов існування, і катастрофічне скорочення чисельності популяцій пов'язані з такими екологічними ефектами, як «горлечко пляшки» та «ефект засновника». Ці явища часто супроводжуються докорінною зміною генотипного складу популяції.

ДУМКИ ВГОЛОС

Таким чином, коливання чисельності (популяційні хвилі) самі по собі можуть мати для популяції еволюційні наслідки. Незважаючи

на те що дія цього елементарного еволюційного фактора є непрямою і випадковою, процес коливання чисельності певної мірою можна вважати керованим. Так, розміри будь-якої популяції завжди обмежуються наявними ресурсами, що виражається через ємність середовища. Оскільки ця ємність може змінюватися за сезонами року та по окремих роках, її флуктуація стає підґрунтям для формування динаміки чисельності відповідної популяції. Сезонні зміни ємності середовища (у тропіках така зміна зумовлюється коливаннями сезонів дощів та засухи) формують періодичні популяційні хвилі, властиві майже всім організмам, а багаторічна флуктуація викликає формування неперіодичних популяційних хвиль. Вплив на ці процеси додаткових чинників, здатних різко змінювати ємність середовища, вносить у динаміку чисельності свої корективи.

ІЗОЛЯЦІЯ

6.1. Еволюційне значення ізоляції

Сприятливі комбінації ознак можуть спричинитися до їх закріплення за умови обмеження панміксії. Подібне обмеження буває повним або частковим і виникає внаслідок дії ізоляції в тій чи іншій формі.

Ізоляція – це просторове або фізіолого-морфологічне відмежування особин чи їх груп одна від одної, що ускладнює або навіть унеможливує схрещування між ними.

З генетичної точки зору в характеристиці ізоляції найважливішим є обмеження панміксії, що в максимальному своєму прояві зводиться до виключення можливості вільного схрещування. Вона має велике еволюційне значення, створюючи внутрішньогрупові бар'єри, і вважається ще одним елементарним еволюційним фактором. Лімітуючи обмін між двома популяціями, ізоляція визначає своєрідність їх генотипів і напрямків дії добору, завдяки чому активно сприяє урізноманітненню життєвих форм.

Територіальне або біологічне обмеження схрещування зберігає своє значення протягом відносно тривалого часу й має тенденцію до поглиблення. Починаючись як часткове обмеження свободи схрещування внаслідок постійної міграції окремих особин, з розвитком відмінностей між відокремленими популяціями воно доповнюється більш суттєвими перешкодами. Рано чи пізно цей процес закінчується повним унеможливленням схрещування.

Ізоляція сама по собі не створює нових генотипів або внутрішньовидових форм. Значення її полягає в тому, що вона *закріп-*

лює і посилює початкові стадії генотипного диференціювання, що забезпечує збереження специфічності генотипу форм, які *дивергують*. Отже, порушуючи панміксію, вона закріплює виниклі відмінності генетичної структури ізолюваних частин популяції, прискорюючи формування гетерогенності. Ізоляція безпосередньо взаємодіє з початковими елементами еволюційного матеріалу – мутаційним процесом та популяційними хвилями.

Ізоляція, як правило, – фактор тривалої дії, завдяки чому постійно справляє більш значний тиск на популяцію, ніж мутаційний процес, і наближається за своїм значенням до дії популяційних хвиль. Значна ізолюваність груп може викликати в них різні напрямки дії добору, визначаючи характер їх еволюціонування. Разом з тим її дія на еволюційний матеріал, так само як і двох попередніх елементарних еволюційних факторів, є випадковою і неспрямованою.

Усі представники сучасної флори та фауни виникли внаслідок дії тих чи інших форм ізоляції. Найбільшим експериментом природи за участі ізоляції можна вважати поділ єдиного на початку фанерозою материка Пангея і формування сучасних материків.

Відразу після відокремлення Південної Америки від колишньої Гондвани фауна ссавців цього континенту складалася лише з представників трьох основних груп – сумчастих (походили від примітивних опосумів), ксенартрів (переважно броненосці) та кондилартрів (примітивні генералізовані копитні). Такий фауністичний комплекс був унікальним, оскільки на інших континентах кількісний та якісний склад основних груп ссавців мав значні відмінності.

У Північній Америці також були наявні такі основні стовпи, як сумчасті (у значно меншому різноманітті) та копитні. Останні завдяки ізолюваності на той час Південної та Північної Америки еволюціонували на цих материках у різних напрямках. Найбільші відмінності полягають у тому, що в Північній Америці були наявні ще вісім родів ссавців, не пов'язаних за походженням ні з сумчастими, ні з копитними. Отже, у ранньому кайнозой Північна Америка мала більш різноманітну та збалансовану фауну порівняно з Південною. Це й зумовило особливості еволюціонування фаун відповідних материків, які були поглиблені в подальшому процесами їх об'єднання.

Таким чином, ізоляція не лише обмежує вихідне розмаїття форм, що зумовлює навіть структуру певних біоценозів, але й

великими ареалами. До них можна віднести звичайну білку (*Sciurus vulgaris*) або звичайного фазана (*Phasianus colchicus*), у яких виникає значна кількість підвидів.

Ізоляцію простором пов'язують з репродуктивною активністю тих чи інших організмів, яка зумовлюється рухливістю останніх. Якщо радіус індивідуальної активності малий відносно розмірів популяції й відстані між сусідніми популяціями, то в цьому випадку тиск просторової ізоляції досить відчутний. І, навпаки, значна індивідуальна активність сприяє зменшенню тиску цього фактора. Так, перелітні птахи відзначаються слабкою внутрішньовидовою диференціацією (зокрема, денні хижакі та гу-сеподібні). Гніздовий консерватизм (лелеку та деякі інші види птахів) також може сприяти формуванню просторової ізоляції. Більш очевидною є ізоляція бар'єрами, яка полягає у створенні між популяціями певних перешкод географічного (механічного) походження. Розмір необхідних перешкод для задіяння цього елементарного еволюційного фактору багато в чому також залежить від активності тих чи інших видів.

Найбільш типовими прикладами зазначеного є ізоляція водою та гірськими системами для суходільних нелітаючих форм, а для водних – суходолом, морською водою – для прісноводних форм. Але для форм з низькою рухливою активністю навіть невеликі бар'єри можуть стати нездоланими перешкодами.

Виділення в географічній ізоляції наведених вище форм слід вважати умовним, оскільки дія однієї з них часто не лише не виключає, а навіть передбачає дію іншої. Для перелітних птахів відстані, що долаються ними щороку, можна вважати і певним бар'єром, який спричиняє підвищену загинбель особин. Для дрібніших форм подібний зв'язок відстані і перешкод стає ще більш очевидним. Так, на острові вулканічного походження Оаху є 25 долин, порослих тропічним лісом і розмежованих між собою скельними хребтами без рослинності. У кожній з них живе свій вид равликів р. *Achatinella*, що пояснюється неспроможністю останніх перейти з однієї долини до іншої через хребти, які добре прогрівуються. Нездатність перебороти цю незначну відстань стала нездоланим бар'єром, унаслідок чого географічна ізоляція зумовила формування 25 незалежних видів.

У житті рослин географічна ізоляція є ще більш складним явищем, оскільки їх рухлива активність обмежується переважно розселенням у фазі насіння чи спор, а розмноження залежить ще й від перенесення пилку запилювачами або вітром. Тому географічна ізоляція рослин значною мірою визначається рухливою активністю тварин-запилювачів.

сприяє різноспрямованому еволюціонуванню одних і тих самих груп організмів. Для остаточного розмежування форм великого значення набуває тривалість дії ізоляції. Найбільш чітко навіть сьогодні ці процеси простежуються на островахних системах, біо-та яких завжди відрізняються дефектністю (відсутність важливих представників звичайних фаун чи флор) та великим ступенем ендемізму.

6.2. Типи ізоляції

Явище ізоляції надзвичайно різноманітне, тому не завжди вдається встановити справжні причини походження тієї чи іншої її форми. Обмеження схрещуваності особин може бути *повним* унаслідок дії будь-якої різкої ізоляції або *частковим*, коли розмежованість між новою та вихідною формами встановлюється лише поступово. Крім обмежень схрещуваності в просторі, можливе обмеження ще й у часі. Окремі вчені говорять про первинні та вторинні форми ізоляції, що додатково ускладнює класифікацію цих явищ.

Географічна ізоляція як розмежування особин у просторі. Під *географічною ізоляцією* розуміють перебування особин у різних ареалах, через що вони не можуть зустрітись. З її дією не пов'язана наявність у вихідних форм обов'язкових біологічних відмінностей – вони можуть з'явитися пізніше.

Цей тип ізоляції властивий майже всім організмам, бо існують передумови для його формування: часткове обмеження схрещування досягається вже характером розміщення окремих особин у просторі, за винятком хіба що вузько ендемічних форм, які мають зовсім малий ареал, через що панміксія може бути майже повною. Останні й виникають передусім унаслідок тривалої дії географічної ізоляції. Науці відомо чимало прикладів (Дарвінові в'юрки, гавайські квіткарки, Галапагосові черепахи тощо), коли на островах в умовах ненасичених біогеоценозів деякі види розвивались шляхом адаптивної радіації (розвиток значної кількості споріднених форм, пристосованих до різних умов існування) з утворенням великої кількості ендемічних видів.

Різні популяції в межах видового ареалу вже з самого початку мають певну географічну ізоляцію, через що обмін генетичним матеріалом між ними ускладнюється. Найбільш яскравим прикладом цього явища слід вважати відносно малорухливі види з

Особливості біологічної ізоляції

На відміну від географічної ізоляції, пов'язаної з мешканням особин у межах різних ареалів, *біологічна полягає в унеможливленні самого процесу схрещування*. Усі форми біологічної ізоляції об'єднують у дві великі групи – докопуляційну та післякопуляційну.

Докопуляційна біологічна ізоляція здійснюється без участі гамет і спрямована на запобігання в той чи інший спосіб процесу копуляції. Механізмів подібної ізоляції розрізняють багато, зокрема *ізоляцію в часі*, яку можна поділити на *фенологічну* та *чергування поколінь*.

Фенологічна ізоляція пов'язана з існуванням так званих ярових та озимих рас, що добре простежується в деяких видів риб. Озимі раси йдуть на міцця нересту восени, а ранньою весною в них починається розмноження. Ярові ж раси з настанням весни лише розпочинають переміщення до місць нересту, через що їх процес розмноження в них відбувається значно пізніше. Унаслідок цього вони виявляються ізовованими від попередньої раси в часі. Подібні причини викликають також фенологічні зміни строків у розмноженні птахів та деяких інших організмів.

Однією з форм *чергування поколінь* є зміна статевого розмноження на вегетативне, що властиве як найпростішим, так багатоклітинним організмам (статевий процес чергується з нестатевим поділом або пущуванням). Подібна стратегія дозволяє випробувати нові генетичні комбінації, утворені під час статевого процесу, тривалою дією природного добору при вегетативному розмноженні, тобто при стійкому збільшенні кількості особин. Це значно послаблює вплив шкідливих факторів на окремі комбінації й не заважає подальшій мінливості шляхом статевого розмноження.

У багатоклітинних подібні чергування набувають особливого значення, зокрема в разі сидячого способу життя вегетативного покоління (гідроліди, коралові поліпи, мохуватки, деякі асцидії тощо). Інколи подібний тип розмноження встановлюється надовго, що сприяє формуванню великих колоній і запобігає випадковій загибелі певного генотипу. Ще більшого біологічного значення вегетативне розмноження набуває в рослин.

Еволюційні наслідки чергування поколінь полягають у полегшенні фіксування тієї чи іншої генетичної комбінації на перших, найбільш загрозливих етапах завоювання нею права на

самостійне існування. Розмноження ж нової форми відбувається після випробування її життєздатності.

Ще більш вагомими в еволюційному значенні є життєві цикли з чергуванням статевих поколінь та нестатевого розмноження (деякі тварини, у першу чергу споровики (рис. 6.1), а також більшість рослин). Ця форма ізоляції не обмежується лише збільшенням кількості копій нової форми, а включає й розвиток гаплоїдних організмів, у яких кожна мутація набуває максимального прояву, через що природний добір має більш жорстку дію. Виходить, що гаплоїдне покоління відіграє роль "санітара", тобто захищає вид від засмічування шкідливими спадковими змінами. Але в ході еволюційного розвитку відбувається зосередження дії природного добору переважно на диплоїдному організмі, в

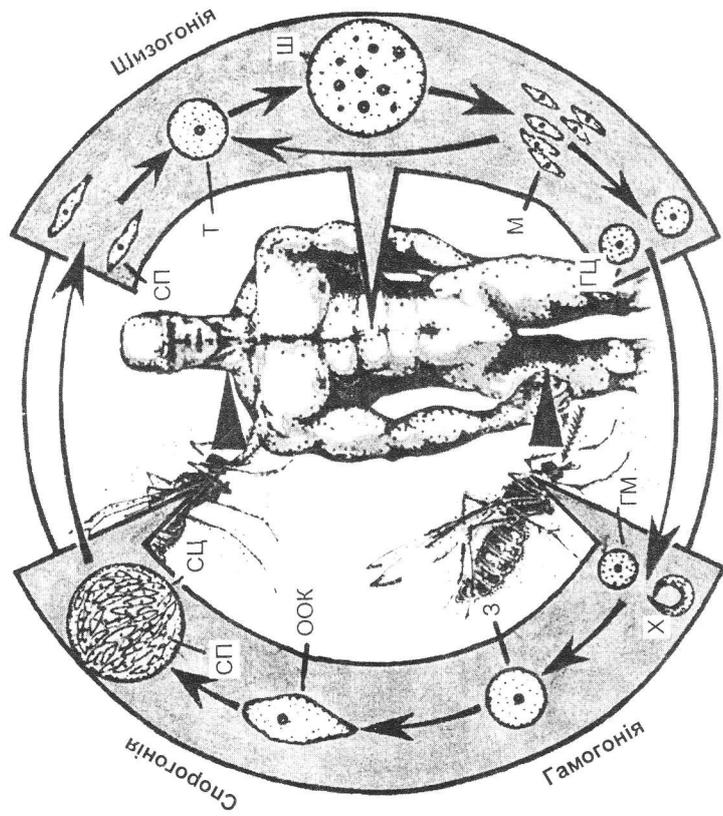


Рис. 6.1. Узагальнена схема циклу розвитку паразитів родини Plasmodium (рис. О.В. Карнаухова):

СП – спорозойт; Т – трофозойт; Ш – шизонт; М – мерозойт; ГМ – гамети; Х – копуляція; З – зигота; ООК – оокінета; СЦ – спорозиста

якому краще реалізуються різні ступені прояву та комбінування нових ознак. Особливо наочно це простежується у вищих рослин, у яких найбільшого розвитку набули покритонасінні (спостерігається максимальна редукція гаметофіту).

Близькими за наслідками до попередніх форм ізоляції різних поколінь є здатність до самозапліднення в рослин і партеногенез у тварин. Більшості рослин (за окремими винятками), крім перехресного запліднення, властиве й самозапліднення. Якщо в деяких випадках починає переважати останнє, то це сприяє швидкому поширенню нової форми за умови її життєздатності та конкурентоспроможності. З одного боку, самозапліднення захищає певну генну комбінацію від дезінтеграції, але з іншого — організми втрачають пластичність і можуть позбутися здатності до подальшого прогресивного еволюціонування.

Партеногенез у тварин відрізняється тим, що більшість їх форм набуває вигляд гетерогонії (чергування статевого розмноження з партеногенетичним). У коловороток, нижчих ракоподібних (гіллястовусих) та деяких комах (попелиці тощо) розвивується навіть сезонна цикліка в розмноженні, при якій статеве розмноження відбувається переважно восени з утворенням так званих зимувальних яєць, а впродовж весняно-літнього періоду розвивається кілька партеногенетичних поколінь. У паразитичних форм подібна гетерогонія спричиняє формування складних життєвих циклів, які найбільш добре простежуються на прикладі трематод (рис. 6.2).

Будь-яка комбінація, що виникає під час схрещування, упродовж літнього сезону здатна розмножитися до розмірів цілої популяції. Як і в усіх попередніх випадках, подібна ізоляція усуває ймовірність випадкової втрати нової форми, хоча перехід до постійного партеногенезу також може завести подальший розвиток групи у безвихідь.

Зменшує ймовірність зустрічі організмів також **екологічна ізоляція**, яка зумовлюється розходженням кількох близьких груп по різних екологічних нішах, тобто відмінностями у виборі місць для розмноження, використаням певних кормів. При екологічній ізоляції зменшується саме ймовірність зустрічі статевих партнерів, але якщо остання відбувається, то процес репродукції проходить без перешкод.

Спочатку можуть виникати мутації, які створюють генотипи з відмінностями в екології розмноження чи репродуктивній території. Так, у птахів часто з'являються форми, що відрізняються місцями локалізації гнізда в різних частинах гніздової стації (нижче чи вище в кроні дерева тощо).

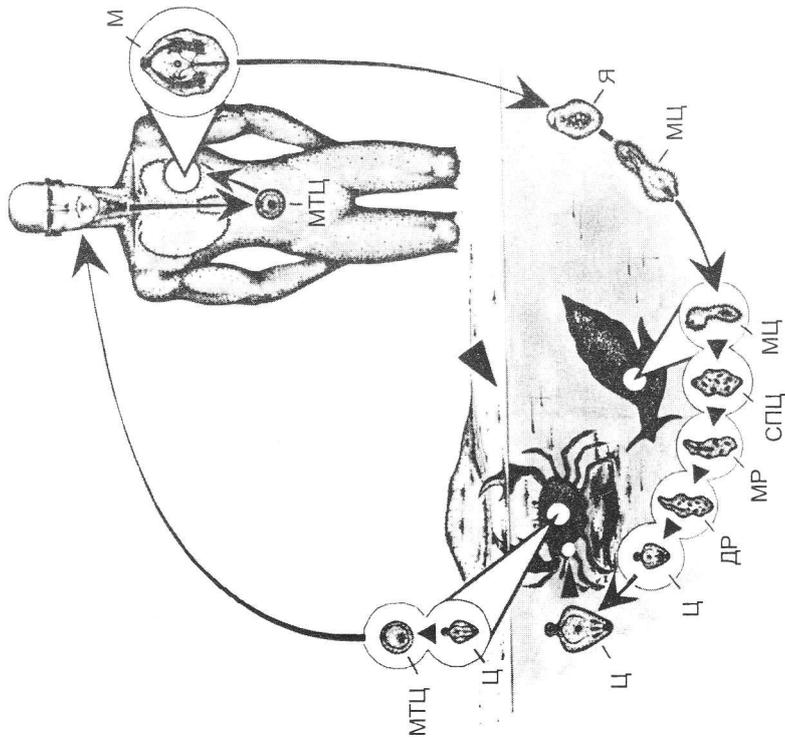


Рис. 6.2. Типовий цикл розвитку трематод на прикладі *Paraginitus westermanni* (рис. О.В. Карнаухова)

М — марита; Я — яйце; МЦ — мірацидій; СПЦ — спороциста; МР — материнська редія; ДР — дочірня редія; Ц — церкарій; МТЦ — метациркарій

Багатьом видам властива екологічна ізоляція, пов'язана з тим, що організми надають перевагу різним біотопам. Зокрема, дрохва (*Otis tarda*) західноєвропейської популяції давно перейшла до гніздування в агроландшафтах. У Казахстані після розорювання цілини та в Росії процеси синантропізації почалися порівняно недавно. На певний період утворилися дві популяції з екологічною ізоляцією між собою: особини першої надають перевагу гніздуванню в умовах цілинних степових ділянок, а другої — в агроландшафтах. Зрозуміло, що в останньому випадку загинуть потомства значно більша, ніж у попередньому, але

уцілла популяція поступово заміщує вихідну через відсутність або нестачу звичайних місць для розмноження. Екологічні відмінності в біотопах мешкання властиві також козулі (*Capreolus capreolus*), що освоєно агроландшафти, чорному дрозду (*Turdus merula*), якого можна бачити в міських парках на протигвагу вихідним біотопам мешкання.

Якщо зустріч організмів можлива в часі й просторі, то включається ще ціла низка ізолюючих механізмів. Серед них **етологічна ізоляція**, пов'язана в першу чергу з відмінностями в шлюбній поведінці представників різних видів. Вона досить типова для тварин, що пояснюється видоспецифічною шлюбною поведінкою, зрозумілою представникам лише певного виду. Більше того, складні шлюбні ритуали, що складаються з багатьох компонентів, призначені також і для попередження міжвидового схрещування.

Вважається, що саме етологічна ізоляція є основним механізмом, який запобігає утворенню значної кількості міжвидових гібридів тварин, тому вона й має значне поширення.

У кожній тварині існує вроджена здатність як подавати особливі сигнали, властиві лише її виду, так і реагувати виключно на них.

У природі можна спостерігати численні випадки статевої реакції представників одного виду на інших, але дуже рідко вони закінчуються утворенням пар та заплідненням. Так, у метеликів сатири *Семела* (*Eumenis semele*) самці починають залицяння з переслідування статевого партнера в повітрі. Ним може бути метелик іншого виду, якийсь жук, муха чи дрібний птах, аж до листя, що падає з дерев, і навіть власна тіль. Проте лише самиця сатири, якщо вона готова до спарування, відповідно реагує на переслідування самця – приземляється і не рухається. Інші види переважно тікають. Навіть у випадку схожої поведінки самиці споріднених видів не здатні відтворити всі компоненти шлюбної поведінки, через що спарування не відбувається.

Подібна картина властива й іншим видам, зокрема плодовим мухам (*Drosophila*), спарування між якими унеможливується на різних стадіях залицяння через помилки як самця, так і самиці. Шлюбна поведінка риб триголкової (*Gasterosteus aculeatus*) та дев'ятиголкової (*Pungitius pungitius*) колючки схожа, децю відмінним є шлюбний наряд самців та їх поведінка в

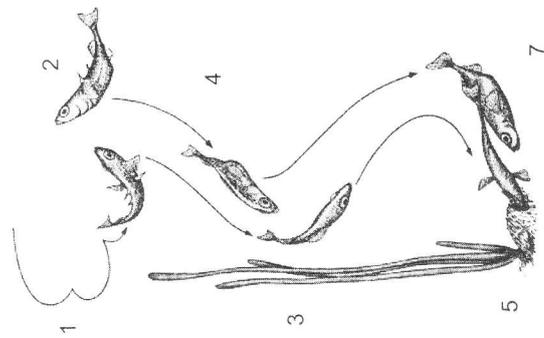


Рис. 6.3. Послідовність залицяння в триголкової колючки (*Gasterosteus aculeatus*), яка набуває вигляду реакції за принципом «сигнал – відповідь» (за Н. Тінбергеном, 1993):

- 1 – зигзагоподібний танець самця;
- 2 – залицяння самиці; 3 – самець веде самку до гнізда; 4 – вона слідує за ним;
- 5 – самець показує вхід до гнізда;
- 6 – самиця входить до гнізда; 7 – самець поштовхує самицю, після чого вона відкладає ікру і випливає

гнізді під час відкладання ікри, чого вистачає для попередження схрещування (рис. 6.3).

Одним із механізмів формування етологічної ізоляції є імпринтинг (фіксація в пам'яті прикметних ознак об'єктів на ранніх етапах життя) особин свого виду. Зокрема, у Дарвінових в'юрків репродуктивна ізоляція забезпечується не тільки відмінностями екологічних ніш, але й специфічною реакцією кожного партнера лише на характерну для його виду форму дзьоба, що пов'язане з особливостями живлення. У деяких випадках, навпаки, імпринтинг може сприяти появі гібридів: при спільному вирощуванні канадської казарки (*Branta canadensis*) та сірої гуски (*Anser anser*) можуть утворюватися змішані статеві пари, оскільки вони з дитинства звикають одне до одного.

Особливого значення при формуванні етологічної ізоляції набувають так звані релізери – сигнали, що викликають інстинктивну відповідну реакцію в особин свого виду (рис. 6.4). Так, у самиць триголкової колючки таким релізером є червона пляма на череві, а в дев'ятиголкової – смолянисто-чорне забарвлення. У багатьох птахів релізерами також виступають яскраві плями в забарвленні пір'яного покриву, розташування, форма і колір яких завжди є видоспецифічними.

Цікавим прикладом етологічної ізоляції є утворення біологічних рас зозулі звичайної (*Cuculus canorus*), що відрізняються

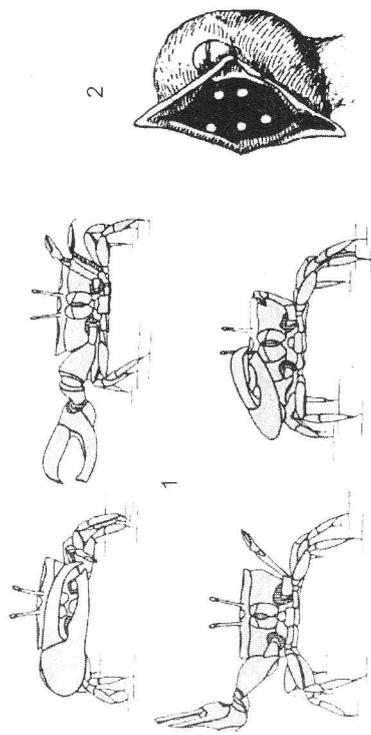


Рис. 6.4. Приклади релізерів, які мають видову специфіку й попереджують міжвидову гібридизацію (за Р. Шовеном, 1972):

1 – самець краба (*Uca lactea*) використовує клешно як релізер, який свідчить про його стать; 2 – ігнорування синиці (*Parus major*) демонструє батькам кольорові плями в дзьобі (релізери), що стимулює останніх до його годування

одна від одної генетично закріпленим забарвленням яєць, які схожі на яйця різних видів дрібних горобиних. Репродуктивна ізоляція між ними підтримується видами-хазяями шляхом знищення яєць, які не мають відповідного маскуючого забарвлення. Водночас цей приклад може розглядатись і як екологічна форма ізоляції, оскільки особини займають різні екологічні ніші.

Утруднення схрещування між організмами виникає й внаслідок **морфологічної ізоляції**. Вона зумовлена окремими мутаціями або морфозами, що виключають можливість хресного запліднення або схрещування. Спочатку особини, що втратили здатність до схрещування, не мали суттєвих генетичних відмінностей. У рослин морфологічна ізоляція залежить від дрібних мутацій, що змінюють швидкість проростання пилку, викликають часткову гетеростилію або інші зміни в будові квітки, що впливає на її взаємовідносини з запилювачами.

У тварин морфологічна ізоляція пов'язана перш за все зі змінами будови чоловічих копулятивних апаратів. Так, у багатьох комах і ссавців будова статевих органів має певні відмінності, що використовуються навіть у систематиці (рис. 6.5). Основним змістом подібної ізоляції є неспроможність організмів здійснити статевий акт через невідповідність будови їх статевих органів або ж через відмінності в загальній будові організму. Така ізоляція добре простежується на прикладі дії штучного

добору, унаслідок якої різні породи свійських тварин (зокрема, собаки) не можуть між собою схрещуватися через суттєві відмінності в їх конституції. Таким чином, при морфологічній ізоляції зменшується не ймовірність зустрічі особин одна з одною, а стає неможливим їх запліднення через суттєві морфолого-фізіологічні відмінності.

До **ізоляційних механізмів після копуляції** належить власне **генетична ізоляція**, яка може полягати в загибелі зигот після запліднення, розвитку часткової або повної стерильності гбридів чи понижень їх життєздатності. Найбільш очевидною причиною генетичної ізоляції є суттєві каріотипові відмінності організмів. У рослин цьому сприяє поліплоїдія, у живих організмів у цілому – хромосомні мутації.

Генетична ізоляція може початися **загибеллю статевих продуктів після копуляції ще до запліднення**. У цьому разі виявляється біохімічна несумісність сперматозоїда з тканинами чужого організму та його ядра з плазмною яйцеклітини. Якщо запліднення все-таки сталося, зародок може загинути на ранніх або пізніших етапах ембріогенезу внаслідок порушення процесів обміну, що лежать в основі онтогенезу та життєвих процесів.

Прикладом останнього типу ізоляції можна вважати американську та європейську норку (*Mustela vison* і *M. lutreola* відносно), гібриди між якими не утворюються через резорбцію ембріонів. Загальновідомими є також приклади **гібридів** (як штучних,

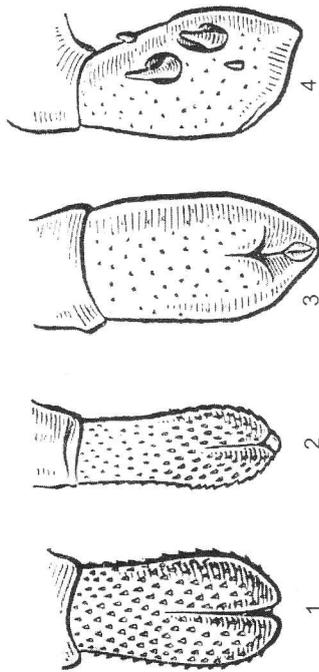


Рис. 6.5. Головки статевих членів самців деяких видів мишівок (за Б.О. Кузнецовим, 1975):

1 – одноколірної (*Sicyopterus japonicus*); 2 – кавказької (*S. caucasicus*); 3, 4 – алтайської рудої (*S. paraea*) спереду та збоку

так і природних), які відрізняються стерильністю або пониженою життєздатністю.

За механізмом дії всі форми ізоляції принципово схожі і полягають у закріпленні групових відмінностей унаслідок порушення панміксії у випадку тривалої дії. Первинно можуть виникати будь-які форми ізоляції під впливом зовнішніх стосовно організмів причин (географічна ізоляція) чи внутрішніх (біологічна ізоляція). Наслідком подібного явища завжди є поглиблення відмінностей в утворених популяціях, що може закінчитися вресіті-решт генетичною ізоляцією.

Думки вГолоС

Сучасні наукові дані свідчать на користь того, що ізоляція є не лише необхідною, але й обов'язковою передумовою формування нових форм живих організмів. Стануть ці форми новими видами чи навіть набудуть інших систематичних категорій, залежить від багатьох факторів. Ізоляція ж забезпечує саму можливість формування подібної групи. Проте генетична ізоляція стає необов'язковою за умови функціонування інших форм.

Особливого статусу набувають агамні та партеногенетичні форми, кожний представник яких відразу є генетично ізольованим від усіх інших. Таким чином, для цих форм індивідуальні пристосування зрештою можуть набути еволюційного значення.

Природний добір

7.1. Боротьба за існування

Ч. Дарвін сформулював теорію природного добору, спираючись на явище боротьби за існування, необхідність якої ґрунтується на безмежному прагненні організмів до розмноження. Виникає вона внаслідок геометричної прогресії розмноження, через що ресурсів для життя вистачає не на всіх.

Природна неоднорідність – основа для боротьби за існування.

Ще до Дарвіна вчені вказували на суттєву відмінність між потенційною плодючістю та реальним розмноженням різних видів тварин і рослин. Причому в прагненні організмів до розмноження, розселення і захоплення природного простору само по собі темп розмноження не відіграє особливої ролі. Прояв їх життєвої енергії як діячів природи не вичерпується лише здатністю до розмноження. Скоріше навпаки, висока плодючість компенсує значний відсоток винищення особин, тобто свідчить про незначну пристосованість певного виду та суттєву активність його ворогів.

Наочними прикладами різкого зростання чисельності організмів можна вважати явище "цвітіння" води, розвиток представників планктону або масову появу шкідників лісового чи сільського господарства (види з еруптивним типом популяційних хвиль). У нормі потенційна здатність до розмноження не реалізується через вплив обмежуючих факторів довкілля, які можна розглядати як тиск життя. Зменшення перелон, навіть незначне пом'якшення винищення, за Дарвіном, сприятиме майже моментальному зростанню чисельності виду до будь-яких розмірів. У безмежності геологічної тривалості життя, за теорією В.І. Вернадського, геохімічний ефект обох морфологічних форм

— слона та бактерії — буде вресіт-решт за своїм змістом однаковим. Організм, який розмножується найповільніше, у біосфері є такою ж величезною силою, як і організм, який розмножується найшвидше, у плані зміни довкілля.

Продуктування більшої кількості організмів, ніж здатної жити, а також неоднорідність останніх, спричиняють **боротьбу за існування**. Розуміти її слід ширше, ніж просто боротьбу: це залежність однієї істоти від інших, у тому числі стосовно здатності реалізувати свої репродуктивний потенціал.

Якщо межа чисельності певного виду організмів встановлюється переважно обмеженістю життєво важливих ресурсів, то розмноження організмів наптовхується на протидію середовища. Через нестачу поживного матеріалу організми впадають у стан фізіологічної депресії й не розмножуються. Загострення активної конкуренції призводить, як наслідок, до елімінації багатьох особин, зменшення плодючості й сприяє максимальній економності організмів у використанні ними відповідних ресурсів.

Оскільки обмеженість ресурсів у разі відсутності піклування про нащадків позначається в першу чергу на молодянку, то його кількість може значно зростати. Збільшення розміру яєць, кількості дитинчат чи загальних розмірів тварин можна вважати найпростішим способом забезпечення потомства всім необхідним для виживання. Такий напрямок змін властивий у першу чергу хижим організмам, розвиток яких може стримуватися нестачею саме поживних ресурсів.

Якщо ж чисельність виду обмежується головним чином унаслідок систематичного винищення іншими організмами, що живляться ним, протидія середовища є більш слабкою. Розмноження не наражається на перешкоди, а, навпаки, заохочується наявністю вільної поживної бази. Тому всі переваги знаходяться на боці найбільш плодючих організмів. Переважання пасивних форм конкуренції та прямої елімінації в зазначених умовах сприяє підвищеній плодючості, більш швидкому статевому дозріванню і навіть прогресивному подрібненню — як найбільш простому способу захисту життя. Усе це притаманне найменш захищеним організмам, що займають переважно нижчі щаблі філогенетичних сходин. Проте сьгодні схожі наслідки простежуються й у природних популяціях, які активно використовують людина (промислові риби, мисливські тварини тощо).

Боротьба за існування є результатом активності самих організмів.

Крім активності середовища, яке протидіє розмноженню та розселенню організмів, ще більшого значення в боротьбі за існування набувають різні форми активності самих організмів. Боротьба за існування передбачає певну активність організмів у їх відносинах з навколишнім середовищем, з якого вони отримують необхідні для життєдіяльності ресурси. Належний рівень активності є однією з обов'язкових провідних характеристик живої матерії. Більше того, активність самого середовища є наслідком безпосередньої дії організмів, що його населяють.

Форми й ступені активності організмів (індивідуальна, суспільна, внутрішня- та міжвидова поведінка тощо) можуть бути різними. Проте спрямованість цієї активності для всіх організмів є спільною — на збереження життя. Вона спочатку полягає в захопленні необхідних матеріалів та енергії, а в подальшому — у захисті отриманих ресурсів від інших організмів.

Згідно з соціальним архетипом (теоретичний прообраз усього спектру певної категорії явищ) поведінки Ю.М. Плюсіна, соціальна поведінка будь-яких організмів ґрунтується лише на чотирьох життєво важливих для них потребах. Індивідуально необхідними є потреба власного збереження шляхом присвоєння певних ресурсів (територіальна поведінка) та відтворення в майбутніх поколіннях шляхом розмноження (шлюбна поведінка). Суспільні потреби стосуються захоплення й утримання свого місця індивідом у спільноті, що проявляється через ієрархічні взаємовідносини, та збереження спільноти, що неможливе без дружніх стосунків між родичами (альянси). Боротьба за існування багато в чому спирається на ці життєві потреби організмів.

Як це не дивно, але й у рослин такий тип взаємовідносин з довіллям може пояснити формування боротьби за існування. По-перше, індивідуальні життєві потреби в ресурсах для самопідтримання та розмноження рослин мають той самий зміст, що й для тварин; по-друге, у рослинних угрупованнях окремі особини також намагаються зайняти своє місце, що реалізується в ярусності; по-третє, рослини також намагаються зберегти своє угруповання, що полягає в більшій стійкості певних насаджень порівняно з окремими особинами.

Інколи складається враження, що в ході еволюції відбувається безперервне зростання значущості особини, а діяльність організму спрямована в першу чергу на самозбереження. Насправді майже вся активність організмів зосереджується на збереженні наступності життя, забезпеченні його в нащадках. Тому в розмноженні виявляється найбільш примітивна активність організмів, хоча зростання плодючості само по собі не вирішує

всіх проблем збереження виду. Збільшення тривалості індивідуального життя та здатності до розмноження є результативнішим способом боротьби за існування (краще пристосовані організми залишають більше потомства), але в цьому випадку може втратитись пластичність та відбутись обмеження подальших еволюційних можливостей організму.

У вищих тварин вдосконалюються форми піклування про нащадків, з'являється сім'я (у широкому розумінні), а в деяких видів – навіть суспільство. Висока активність організмів забезпечує їй високі темпи життя, що позитивно позначилося на еволюції відповідних форм.

У боротьбі за існування та розмноження гине велика кількість організмів від несприятливих фізичних впливів, взаємодії з організмами, нестачі їжі або інших ресурсів тощо. Оскільки гинуть або не розмножуються переважно слабші з них, то можна вважати, що боротьба за існування зумовлює виживання найбільш пристосованих, у чому й полягає дія природного добору.

На думку Ч. Дарвіна, боротьба за існування може вважатись універсальним явищем, оскільки її дія ніколи не припиняється. Зрозуміло, що вона не обов'язково завершується природним добором; при масовій загибелі організмів з різних стихійних причин кагастрофічного характеру останній може взагалі не відбуватись. Для популяції подібні явища ніколи не проходять без наслідків – аж до повного вимирання, що трапляється в першу чергу з дрібними організмами, наприклад комахами.

Форми боротьби за існування. Найбільш важливі форми боротьби за існування були окреслені ще Дарвіном, проте їх загально визначеної класифікації досі не існує. Значна частина сучасних еволюціоністів взагалі не згадує про неї, зводячи еволюційні механізми до молекулярно-генетичного рівня. На наше переконання, мають рацію ті вчені, які вважають неможливим здійснення будь-яких еволюційних подій без боротьби за існування.

Будучи прозорим за значенням, термін "боротьба за існування" слід сприймати доволі метафорично – як активність організму, що проявляється в самозбереженні та відтворенні свого виду. Проте, як стверджує А. Шопенгауер, причиною подібної активності може бути "сліпа воля до життя", через яку організм намагається зробити все можливе для свого самозбереження. Але остання завжди нагтовхується на таку ж волю з боку інших організмів у вирішенні їх життєво важливих потреб.

У боротьбі за існування пропонувалося розрізняти пряму й опосередковану форми елімінації та змагання. Ч. Дарвін виділяв внутрішньовидову та міжвидову боротьбу за існування, до

яких згодом додали ще так звану конституційну (завдяки особливостям своєї будови організми здатні краще протидіяти впливу абіогічних факторів). Зауважимо, що в інших формах боротьби особливості конституції теж можуть відігравати важливу роль. Щодо поділу на пряму й опосередковану форми, елімінацію та змагання, то чітку межу між ними провести досить складно, до того ж наявність однієї форми не виключає інших. Головним же є те, що незалежно від назви боротьба за існування полягає в з'ясуванні неконкурентоспроможності окремих організмів. Тому ми будемо дотримуватись класичних поглядів щодо класифікації боротьби за існування.

Внутрішньовидова боротьба за існування відбувається середіні одного виду між особинами, що його складають. Головною її причиною є вихідна активність особин у реалізації волі до життя внаслідок задоволення життєвих потреб. Навіть проте споживання ресурсів уже призводить до боротьби за існування, бо відбувається неспецифічне перетворення середовища існування. Життєдіяльність високорозвинених організмів зі складною поведінкою супроводжується різноманітними, часто досить несподіваними її проявами.

Поділ цього типу відносин на індивідуальну, міжмейну або міжгрупову боротьбу є, на наш погляд, досить умовним, оскільки будь-які взаємодії як всередині популяції, так і в біогеонозі в цілому пов'язані зі своїми носіями – особинами. Тому всі форми боротьби за існування реалізуються лише через особи. Так, у примітивних еусоціальних комах (джмелі, деякі види ос), крім міжмейної конкуренції існує, принаймні періодично, індивідуальна боротьба окремих самиць за місце царіці.

Цей вид боротьби за існування найбільш жорсткий, оскільки задіяні в ньому особини, є близькими біологічними системами, а отже, мають схожі вимоги до умов середовища та наявності ресурсів. Змагання організмів може переходити в канібалізм, супроводжуватись загибеллю одного з претендентів, навіть приклад, унаслідок шлюбних поєдинків, і навіть перетворюється на елімінацію. Таким чином, поділ індивідуальної боротьби за існування на змагання та елімінацію також є штучним.

Міжвидова боротьба за існування стосується організмів різних видів, пов'язаних між собою ланцюгами живлення. Можна на виділити три головні типи міжвидових взаємовідносин.

Перший тип – *конкуренція*, яка полягає в тому, що плодючість, виживаність та розвиток особин одного виду безпосередньо залежать від інтенсивності використання певного ресурсу іншим видом. Виникає вона лише в тому випадку, коли

заячений ресурс наявний у недостатніх обсягах. Конкуренція може мати різну природу, що пов'язано з типом ресурсів, за які вона відбувається. Так, конкурентні взаємовідносини між двома видами підмаренників (*Galium hercynicum* і *G. pumilum*) у Великобританії призводять до того, що в природних умовах перший вид розселений переважно на кислих ґрунтах, а другий — на лужних. При вирощуванні їх у штучних умовах було встановлено, що обидва види добре почувуються на різних ґрунтах при ізолюваному вирощуванні. Але при їх спільному вирощуванні на кислих ґрунтах нормально зростає лише *G. hercynicum*, а на лужних — *G. pumilum*, тобто результати конкуренції в зазначеному прикладі залежить від умов, у яких вона відбувається.

Конкуренція існує також між різними видами морських жолудів, що мешкають на ділянках кам'янистого узбережжя південно-західної Європи. *Balanus balanoides* витісняє або принаймні пригнічує розвиток *Chthamalus stellatus* у межах субліторальної зони, але останні переважають у літоралі завдяки своїй меншій чутливості до висихання.

Конкуренція між різними видами може відбуватися за певні ділянки, у першу чергу — сховища, необхідні для нормального розмноження, що добре простежується на прикладі дуплогнізників (мухоловки, синиці, горобці) або норних тварин (лисиця, єнотоподібний собака, борсук тощо). Конкуренція за їжу в природі досить рідкісне явище, але вона завжди сильна і навіть жорстока за умови існування виду в тимчасових біотопах, що властиво переважно дрібним тваринам. Такими біотопами є залишки органічної речовини, що розкладаються (трупи, гній тощо), та відповідна фауна. Оскільки взаємовідносини в цьому випадку досить напружені, то організми виробляють спеціальні пристосування. Так, імаго комах мають добре розвинені органи чуття, які дозволяють їм першими знаходити зазначені джерела їжі, а личинки можуть виробляти такі хімічні речовини, які зашкоджують появі конкурентних форм — нематод та грибів.

Міжвидова конкуренція може мати два прояви — інтерференцію та експлуатацію, які здебільшого пов'язані між собою. Експлуатація зумовлюється опосередкованою взаємодією особин різних видів: через використання певного ресурсу одним із них знижується життєздатність особин іншого. Інтерференція — це безпосередній вплив одного виду на інший, аж до фізичного витіснення. Міжвидова конкуренція часто буває асиметричною, унаслідок чого один вид майже не впливає на розвиток іншого, хоча залежить від останнього (так званий аменсалізм).

У деяких випадках міжвидова конкуренція може виражатися сильніше, ніж внутрішньовидова, унаслідок чого розвивається взаємний антагонізм. У тварин подібне явище може полягати у відкритій агресивності і навіть взаємному хижацтві, а в рослин — в аелопатії (виділенні хімічних речовин, які гальмують розвиток інших видів). Конкуренція може спричинятися до зникнення одного з видів (екологічно менш пластичного) або ж до порушення рівноваги навіть унаслідок незначних змін екологічної обстановки довкілля.

Другим типом можна вважати *хижацтво*. Зрозуміло, що *хижак* завжди негативно впливає на окрему особину, яку він з'їдає. Проте для популяції жертв цей вплив може бути й позитивним, бо винищені особини, як правило, слабші або неповноцінні, до того ж усілілі можуть залучати компенсаторні механізми.

Численні спостереження за динамікою різних видів у поживних ланцюгах показують, що від хижаків гинуть переважно особини без індивідуальної ділянки існування, поранені, хворі, молоді або зовсім старі. Отже, вплив хижацтва на популяцію виявляється значно м'якшим, ніж можна було б очікувати: гинуть у першу чергу особини, які все одно мали загинути, а не використані ними ресурси залишаються іншим організмам.

Компенсування впливу хижаків особинами, що вижили, відбувається в першу чергу внаслідок зменшення внутрішньовидової конкуренції серед них. Це добре видно на стані популяції жертви за умови підвищеної щільності, через що внутрішньовидова боротьба за існування особливо напружена. У той же час не слід забувати, що можливість подібної компенсації майже завжди обмежені (часто людина вдається до надмірної експлуатації певних популяцій, через що останні можуть вреспті-решт загинути). Послаблення тиску одного типу хижака (або ворогів) на популяцію жертви може призводити до посилення подібного впливу з боку інших організмів.

Досить часто відбувається узгодження особливостей еволюції хижаків та їх жертв. Зокрема, вплив хижацтва на філогенез жертв може зумовлювати вироблення в останніх отруйних або інших захисних хімічних речовин, криптичного забарвлення тощо. Зворотний вплив полягає в розвитку органів чуття у хижака, засобів відловлювання жертв тощо; тобто відбувається певна спеціалізація хижаків, через що вони вже не здатні вживати будь-які жертви (формуються певні еволюційні обмеження). Відомо, що деякі міжвидові системи "хижак — жертва" ко-еволюціонують, взаємно стимулюючи розвиток одна одної

(щоправда, прямі докази наявності подібного в природі поки що відсутні).

Значно глибший взаємозв'язок унаслідок коеволуції має місце у відносинах "паразит - хазяїн", що становить третій тип міжвидової боротьби за існування. Безперечно, еволюція хвороб відбувалася паралельно з розвитком живих організмів: походять від вільноіснуючих предків, паразити еволюціонували разом зі своїми хазяїнами. Розмір шкоди, заподіяної паразитичними організмами своїм хазяєвам, безпосередньо залежить від щільності популяції перших. Але встановити факт загибелі певного хазяїна на від будь-яких паразитів досить складно через необхідність патолого-анатомічних обстежень, а також через те, що паразит погіршує стан здоров'я хазяїна, не викликаючи його негайної загибелі (докладно проблеми паразитизму висвітлено в працях Є.Н. Павловського, В.М. Беклемішева, В.О. Догеля та ін.).

Таким чином, міжвидова боротьба за існування є відносно м'якою і спрямована на формування переважно невеликих за обсягом пристосовань, які полерпцують співіснування кількох видів. Це пояснюється тим, що міжвидові взаємовідносини значно поступаються типами взаємодії внутрішньовидовим, через що є менш напруженими. Загострення їх відбувається переважно під час прямого фізичного контакту особин різних видів, що може супроводжуватись загибеллю організмів.

Боротьба з несприятливими умовами існування в класичному варіанті має назву "конституційна боротьба за існування", що не зовсім точно відбиває її зміст. Суттєвий вплив абіотичних факторів на певну популяцію організмів, згідно з екологічними даними, відбувається у випадку їх нестачі або надлишкового впливу. Стосовно організмів це проявляється у вигляді несприятливих умов існування і має тимчасовий періодичний характер. Вплив цієї форми боротьби за існування на популяції може полягати як у прямій елімінації окремих особин, так і відбуватись шляхом посилення внутрішньо- та міжвидової боротьби за існування.

7.2. Зміст та біологічне значення природного добору

Ч. Дарвін запропонував принцип природного добору, спираючись на результати дії штучного добору, передбачив подібні механізми й у природних умовах. Найбільш важливими відмінностями в результатах дії природного і штучного доборів є те, що в першому випадку закріплюються життєво важливі для певно-

го організму ознаки, а в другому - закріплені властивості можуть бути навіть шкідливими для організму, але корисними для людини. Унаслідок цього дещо відрізняється й механізм дії цих явищ: при штучному доборі відбираються найбільш відповідні вимогам людини особини, а в результаті дії природного добору непридатні особини елімінуються або ж усуваються від розмноження. Саме тому штучний добір не може бути спрямованим на утворення нових видів, оскільки торкається переважно окремих, неважливих для біології виду ознак.

Природний добір можна охарактеризувати як диференціюване виживання та розмноження окремих особин (генотипів), які відрізняються за певними ознаками від тих, що не вижили або не реалізували свій репродуктивний потенціал. Якщо раніше вважалося, що добір діє виключно через елімінацію (І.І. Шмальгаузен), то сьогодні вчені дійшли висновку, що основним є усунення окремих форм від розмноження (за своїм біологічним значенням воно може дорівнюватись елімінації). Виживання організмів і навіть досягнення ними "похилого" віку само по собі ще не має еволюційних наслідків, значно важливішим є вклад кожної особини в генофонд відповідної популяції, тобто реалізація нею свого репродуктивного потенціалу.

Однією з основних особливостей дії природного добору є те, що він завжди відбирає фенотипи, тобто діє на рівні окремих генів чи навіть генотипів у цілому, а лише на тлі реалізованої генетичної інформації. Тому особини навіть з найкращими генетичними властивостями, які не отримали можливості їх реалізувати, можуть виявитись неконкурентоспроможними в певних конкретних умовах, через що загинуть у боротьбі за існування.

Під дію природного добору підпадають абсолютно всі ознаки і властивості організмів, але не у вигляді окремих локусів чи ознак, а тільки як складові єдиного, цілого організму.

Більше того, властивості самі по собі, окремо від їх носіїв, не мають жодного біологічного сенсу. Тому слід обережно ставитись до редукаціоністських теорій еволюціонування окремих генів. Ми не можемо заперечувати еволюційного значення наявності або відсутності певних ознак, за якими добір діє найбільш ефективно, але треба розуміти абсолютну відносність подібних "місць застосування добору". Нерівномірність є однією з головних характеристик еволюційного процесу, що так само стосується й дії природного добору за певними ознаками організмів.

Інтенсивність дії природного добору може бути різною й багато в чому залежати від напруженості форм боротьби за існування. Інколи може змінюватись загальний напрямок дії добору, що полягає в поверненні до організмів з попередніми ознаками. Важливою особливістю при цьому є формування сприятливих для виду ознак, які можуть мати позитивне значення для кількох форм (коеволуція). Закріплення шкідливих для виду ознак добір не припускає: якщо й відбувається формування ознак, шкідливих для окремого організму, то для виду в цілому ці самі ознаки обов'язково корисні.

Однією з функцій природного добору, яка без застережень визнається майже всіма еволюціоністами, є підтримання певного рівня пристосованості популяції (*підтримуючий ефект*) до існування у відповідних умовах. Це стосується як постійних умов існування, так і змінних. Оскільки еволюція не може здійснюватись у напрямку зниження пристосованості, то швидкість змін популяції не поступається швидкості змін довкілля (інакше популяція вимре).

Природний добір – це єдиний елементарний еволюційний фактор, який спрямовує загальний хід еволюції, у чому й полягає його еволюційний зміст.

Дія всіх інших елементарних еволюційних факторів є випадковою, неспрямованою і полягає переважно у непередбачуваних змінах генотипного складу популяції. Природний добір контролює цей доволі хаотичний процес і через диференційне розмноження окремих особин надає йому певної спрямованості.

Одним із прикладів спрямовуючої дії природного добору був індустріальний меланізм, який розвинувся в кількох видів метеликів через забрудненість довкілля. Результатом дії природного добору, як і еволюції в цілому, слід вважати пристосованість організмів до наявних умов (більш докладно про це мова піде в розділі, присвяченому адаптаціям).

На думку деяких еволюціоністів, слід розрізняти спрямовуючу дію добору та загальну еволюційну тенденцію. Так, у певних умовах (інтенсивна елімінація) може відбуватися добір на дрібніші розміри, більш швидке статеве дозрівання та підвищену плодючість. Зовсім інша справа – K - і r -стратегії, які інколи називають K - і r -доброрами.

K -добір спрямований на підвищення *ймовірності виживання* окремої особини (K – верхній врівноважений розмір популяції, тобто її найбільша припустима величина). Популяції цих

організмів мешкають або в незмінних, або в передбачуваних умовах з незначними коливаннями параметрів середовища (найбільш стійкою наземною екосистемою можна вважати тропічний ліс). Навпаки, r -добір – це стратегія, яка використовується організмами в нестійких умовах довкілля і спрямована на максимальне розмноження та швидке збільшення розмірів популяції.

Зазначені стратегії часто суперечать одна одній. Переважна ж більшість організмів займає проміжне положення, а форми ці можна виділити лише умовно.

Узагалі ж про K - та r -стратегії ми можемо говорити лише в порівняльному аспекті. Так, миші є r -стратегіями відносно слонів, але K -стратегіями – відносно переважної більшості комах. K - і r -стратегії мають більше значення не для спрямовуючої дії добору, а для формування певних життєвих циклів та суцесійних процесів.

Досі головною проблемою еволюційного вчення залишається статус природного добору: він творець еволюційних змін чи виконує лише функції редактора? На думку С.С. Шварца, суперечки щодо змісту добору (диференціальне виживання чи диференціальна загибель) не можна вважати принциповими, оскільки перетворення генетичного складу популяції можливе лише в тому разі, коли одні організми залишають більше нащадків, ніж інші. У деяких випадках (суто механічно) ми можемо порівнювати дію добору з ситом, яке лише відсіює з наявних варіантів організмів, забезпечених спадковою мінливістю, найбільш відповідні існуючим умовам. Тобто, в цьому разі зазначений фактор розглядається не більше, ніж редактор, що не привносить нічого нового до вже наявних варіантів. Інколи дію природного добору порівнюють зі скульптором-митцем, який, лише прибираючи зайве, створює витвір мистецтва. В останньому випадку (не менш механістично) визнається “творче” значення навіть простого “усунення зайвого”.

Якщо ж відійти від крайнощів, то слід визнати, що сам організм є головним об'єктом дії природного добору. Але що таке дія природного добору в цілому? Це не що інше, як вихідна життєва активність організмів, яка наптовхується на таку саму активність інших організмів або ж на “агресивність” середовищем будь-чого, а виникає лише внаслідок взаємодії біологічно активних організмів. Вдала реалізація цієї активності сприяє виживанню та розмноженню окремих особин. Цей процес є безперервним і триває впродовж усього життя кожного конкретного організму, тому й творчий характер природного добору цілком залежить від самих організмів.

Спрямованість дії природного добору може розглядатись як певний тиск життя в умовах конкретного стану довкілля. Активність організмів, яка реалізується в цих умовах, корелується відповідним чином з максимальним наближенням до вимог життя. Один і той самий організм в інших умовах підпадає дії інакше спрямованих чинників, унаслідок чого відбувається й інше корелювання його активності. Поступове накопичення незначних позитивних відхилень у поколіннях врешті-решт зумовить формування нової ознаки, що ми й можемо класифікувати як творчу дію природного добору, спрямовану на поступове пристосування особин.

Таким чином, природний добір як узагальнений тиск життя на певних особин вважається поки що єдиним спрямованим елементарним фактором еволюції, що корелує дію інших чинників і формує пристосованість організмів до конкретних умов. У той же час сам по собі, без дії інших еволюційних механізмів, він не працює: здійснення елементарного еволюційного явища можливе лише в межах популяції, певною мірою ізольованої від інших подібних популяцій, за наявності необхідної кількості особин, різноманітних генотипно і фенотипічно, та їх боротьби за існування.

Не слід уявляти природний добір у вигляді особливого "творчого принципу". На думку І.І. Шмальгаузена, в кожному момент природний добір є лише відображенням співвідношення, що складається між організмом та середовищем. Саме воно, постійно змінюючись під час еволюції, виявляється в різних формах боротьби за існування, визначає характер та напрямки дії природного добору й еволюції в цілому.

7.3. Форми природного добору

Існують різні підходи до проблеми класифікації форм природного добору, яких нині налічують понад 30. Деякі вчені намагаються розрізнити в доборі процес і результат – як позитивне (творча дія активного формування ознаки), так і негативне (редагування шляхом простого усунення окремих форм). На думку М.В. Тимофеева-Ресовського та ін., подібні підходи безперспективні, оскільки добір завжди є *процесом* (причому як з позитивним, так і негативним спрямуванням одночасно), а оцінювати його дію можна лише за результатами через певний проміжок часу.

Одну з класифікацій, на наш погляд, надмірно деталізовану, запропонували Ю.І. Рожков та О.В. Проняєв. Згідно з нею існуюче різноманіття типів мінливості організмів, умов середо-

вища, популяційних та видових систем породжує різноманітність процесів добору, згідно з чим слід проводити й класифікацію останнього.

Запропонована цими авторами класифікація ґрунтується на виділенні трьох типів природного добору: індивідуального, позиційного та групового. Але, на їх думку, добір, що діє за кількісними та якісними ознаками, має певні відмінності (табл. 7.1).

Таблиця 7.1. Найважливіші типи й форми добору, які діють за кількісними ознаками (за Ю.І. Рожковим, О.В. Проняєвим, 1994)

Тип добору	Форма добору	Графічні ілюстрації
Індивідуальний	Рушійний I	
	Рушійний II	
	Стабілізуючий	
Позиційний	Дизруптивний добір	
	Антидизруптивний	
	Груповий рушійний	
Груповий	Груповий стабілізуючий	
	Груповий дизруптивний	

Таблиця 7.2. Найважливіші типи й форми добору, які діють за якісними ознаками (за Ю.І. Рожковим, О.В. Проняєвим, 1994)

Тип добору	Форма добору	Графічні ілюстрації	Пояснення
Індивідуальний	Рушійний		Відмінності між станом популяції до і після добору зростають
Позиційний	Дизруптивний		Відмінності між різними популяціями до і після добору зростають
	Антидизруптивний		Відмінності між різними популяціями до і після добору зменшуються
Груповий	Рушійний		Відмінності між станами популяції зростають за рахунок добору субпопуляції

Індивідуальний добір – це відбирання окремих особин у популяціях. У випадку дії за кількісними ознаками розрізняють три форми цього добору – рушійну I, рушійну II та стабілізуючу. Якщо ж добір діє за якісними ознаками певних організмів, то зберігається лише рушійна форма.

Груповий добір стосується водночас цілих груп різного рангу – від сімейних до популяцій і навіть видів. Форми цього типу повністю збігаються з попередніми як у випадку дії за кількісними, так і якісними ознаками.

Позиційний добір є проміжним між попередніми типами і відбувається в тому разі, коли індивідуальні зміни всередині кількох груп зумовлюють їх взаємне віддалення (дизруптивна форма) або ж взаємне наближення (антидизруптивна форма). Форми цього типу, на відміну від попередніх, властиві дії добору як за кількісними, так і за якісними ознаками.

Визначаючи оригінальність наведеного підходу, зазначимо, що доцільніше було б виділити (зрозуміло, що умовно) монофакторні та поліфакторні форми добору. Якщо ж дотримуватись класифікації явищ добору на запропонованій нами основі, то до монофакторних можна було б віднести лише три класичні форми – рушійну, стабілізуючу та дизруптивну. Усі інші варіанти, як наведені вище, так і ті, про які не згадувалося (наприклад, частотнозалежний добір), є поліфакторними і можуть бути подані у вигляді комплексу попередніх елементарних форм.

Еволюційний процес завжди відносно тривалий і переважно полягає у збалансованій дії всіх зазначених елементарних форм природного добору. На кожному етапі формування ознаки, за якою досліджується стан певних популяцій, можна побачити дію різних форм добору. На початкових етапах завжди переважають дизруптивні процеси виокремлення нової (або нових) форм з материнської. Згодом вони переходять у рушійні, спрямовані на формування нових адаптивних комплексів новостворених форм. Завершує процес стабілізуюча форма добору, яка закріплює отримані комплекси ознак.

Оскільки в природі ми стикаємося переважно з результатами дії добору (вже адаптовані до певних умов організми), то спостерігаємо значне переважання стабілізуючої форми. Частотнозалежний добір може розглядатись як проміжний етап формування певної ознаки в популяції. Він полягає у почерговій зміні напрямку дії природного добору відповідно до змін умов, переважно незначних для життєздатності організму, наприклад, самиці дрозофіли спаровуються з білоокими або червоноокими самцями, коли вони становлять меншість у популяції. З часом популяція може втратити частину генетичної інформації, яка зумовлювала поліморфізм та періодичні зміни напрямку дії добору. Це може призвести до переважання стабілізуючої форми добору.

Первинні форми добору

До них ми можемо віднести три класичні форми, визнані більшістю фахівців, які слід вважати відносно монофакторними: рушійну, стабілізуючу та дизруптивну.

У природі жоден з екологічних чинників не спрацьовує окремо, але якщо інтегрований вплив довкілля на популяцію має єдине спрямування, його умовно можна вважати монофакторним. Інколи виділяють лише дві форми природного добору, об'єднуючи рушійну і дизруптивну.

Рушійна форма природного добору – найбільш типова форма, виділена Ч. Дарвіном, яка зумовлює утворення нового комплексу адаптаційних ознак. Зміст її полягає в зміцненні серед-

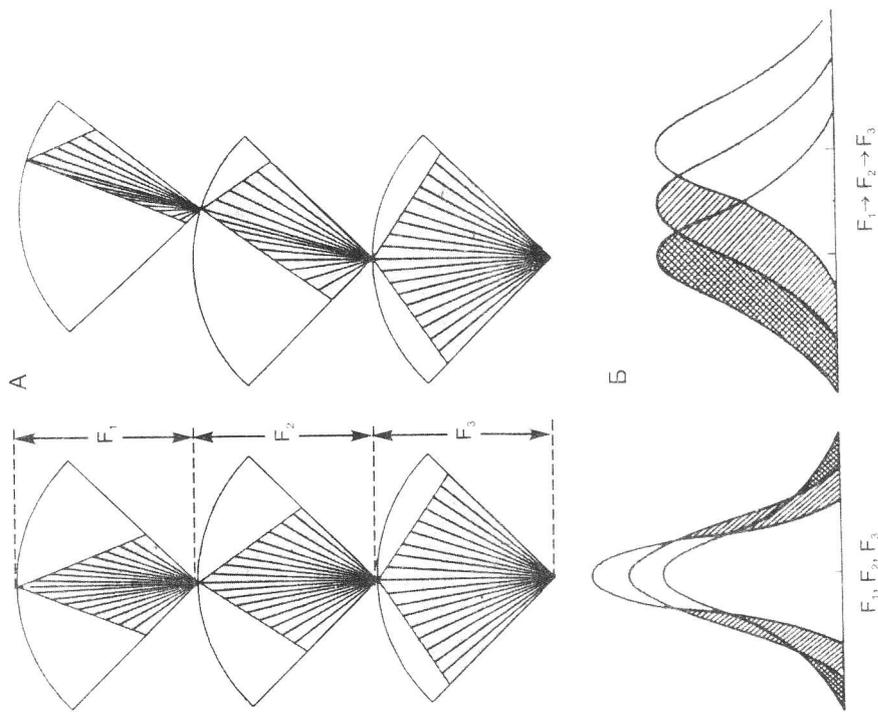


Рис. 7.1. Порівняння рушійної та стабілізуючої форм природного добору (за М.В. Тимофеевим-Ресовським, М.М. Воронцовим, О.В. Яблоковим, 1969):

А – дія добору всередині одного попомства; Б – тиск добору в популяції

ньої ознаки в популяції згідно з загальним напрямком тиску довкілля (рис. 7.1). Рушійний добір зумовлює вироблення нових пристосовувань шляхом спрямованої перебудови генофонду популяції, що, у свою чергу, супроводжується перебудовою генотипу особин. Ця форма переважає в умовах постійних змін навколишнього середовища, а наслідком її дії є або зміна норми реакції, або ж її розширення.

Дію цієї форми природного добору можна проілюструвати явищем індустріального меланізму: через забруднення середовища відбувається витіснення світлих метеликів темнозабарвленими. Так, в Англії за останні 120 років із 700 видів метеликів близько 70 змінили своє світле забарвлення на темніше. Аналогічним прикладом можна вважати появу комах, стійких до дії інсектицидів, та мікроорганізмів, несприйнятливих до антибіотиків. Наведені факти демонструють пристосувальне значення дії природного добору, хоча ми ще не можемо говорити про створення нового виду (за своїм змістом воно ближче до елементарного еволюційного явища).

Стабілізуюча форма природного добору була докладно досліджена І.І. Шмальгаузенем. За теорією Ч. Дарвіна, наслідками дії добору є формування нових адаптивних ознак і усунення тих, які втратили своє адаптивне значення, а також збереження корисних пристосовань. Спочатку вважалося, що ознаки організмів у поколіннях не змінюються, оскільки відповідні гени зберігаються незмінними. Але наявність спадкової мінливості переконливо свідчить, що подібне явище стійкості ознак потребує додаткового пояснення, яке й надає введена І.І. Шмальгаузенем форма природного добору.

Зміст стабілізуючого добору полягає в тому, що в тривалі стабільних умовах середовища селективну цінність набувають організми з найбільш оптимальними характеристиками (так звані середнячки). Якщо умови довкілля залишаються відносно стабільними (коління факторів середовища мають випадковий або періодичний характер) і певний вид живих організмів пристосований до цих "звичних" умов, то фенотипи окремих особин також зазнають випадкових або ж періодичних змін. Доки середовище залишається без суттєвих змін, доти фенотип виду зберігається відносно сталим (рис. 7.1). Отже, дія цієї форми добору спрямована на збереження організмів із середніми ознаками й унеможливлення проявів фенотипічної мінливості (враховуючи й мутації, що відхиляються від середнього фенотипу). Результатом дії стабілізуючого добору є значна схожість особин як рослин, так і тварин у межах популяції. Причому подібність

ця стосується лише фенотипу, а за генотипом, як правило, відбувається значне розширення мінливості внаслідок накопичення прихованих мутацій.

На думку І.І. Шмальгаузена, найважливіше значення стабілізуючого добору полягає в стабілізації взаємовідносин організму або популяції з навколишнім середовищем. Отже, ця форма добору не лише зберігає ознаки, але й стабілізує відносини організмів з довкіллям.

Ще одним наслідком дії стабілізуючої форми природного добору є вдосконалення процесів онтогенезу. Це стосується розвитку оптимального фенотипу в певних умовах, що відбувається на основі відбирання різних генотипів шляхом так званої каналізації морфогенезу, яка стабілізує розвиток організмів у певному напрямку внаслідок дії генів-модифікаторів. К. Уолдінгтон та Ф. Добжанський запропонували навіть поділяти стабілізуючий добір на *нормалізуючий* (зберігає сформовані адаптації) та *каналізуючий*, під впливом якого вдосконалюється онтогенез.

Зрозуміло, що ідеальної адаптації в природі не буває. Навіть у стабільних умовах подальше вдосконалення організму може відбуватися різними шляхами. У цьому полягає ще один прояв творчого характеру дії природного добору, який поступово розвиває певні ознаки в тривалій історії організмів.

Дію стабілізуючої форми природного добору можна зрозуміти на такому прикладі. Горобці з довгими та коротшими крильми під час бурі загинули: першим занадто довгі крила заважали боротися з вітром, а другим не вистачало сили. Ще один приклад – стабільність частин квітки порівняно з вегетативними органами рослин: пропорції квітки пристосовані до запилення комахами, тому повинні зберігати оптимальні розміри для вдалого запилення.

Щодо стабілізації онтогенезу (каналізуюча дія), то прикладами можуть бути організми з дуже широкою нормою реакції, завдяки якій під впливом певних чинників можуть формуватися різні морфи. Це стосується деяких видів жовтців, стрілолистів, у яких форма листків безпосередньо залежить від освітленості освітлення (глибина занурення рослин). Серед тварин найбільш наочні приклади дають суспільні комахи, яким властивий кастовий поліморфізм. Через особливості годування та вплив певних феромонів відбувається формування особини чітко визначеної касті (в еволюційно досконаліших форм визначення касті зміщується на все більш ранні етапи онтогенезу).

Дизруптивна форма природного добору не завжди визнається за самостійну і може розглядатись як варіант рушійної. І все

ж до первинної її можна віднести тому, що дія добору в цьому випадку головним чином спрямовується проти середньої ознаки в популяції. Оскільки ця форма сприяє одночасному розвитку кількох напрямків мінливості (класи фенотипів), то в популяції формуються поліморфізм.

У тому випадку, коли різні спрямування дії дизруптивної форми добору зумовлені відмінностями умов довкілля в окремих частинах ареалу (наприклад, кліматична мінливість), то популяції, що їх населяють, набувають стійких генотипних та фенотипічних відмінностей, що має пристосувальне значення. Якщо між такими популяціями припиняється вільне схрещування через певні ізоляційні механізми, то спостерігатиметься подальша їх дивергенція, яка призведе врешті-решт до формування незалежних видів.

Ф. Добжанський запропонував ввести "балансуючий добір", який має дві форми: добір на різноманіття, тобто дизруптивний добір, що формує поліморфізм, та добір на гетерозиготність (гетерозиготизуючий добір), який збільшує генотипну популяцію. Ураховання останнього дозволяє змінити уявлення про генетичний тягар: він набуває певного екологічного значення, збільшуючи життєздатність гетерозигот.

Прикладами дії дизруптивної форми можуть бути явища поліморфізму в популяціях живих організмів. Це і світла та темна форми двокрапкового сонечка, і різне забарвлення (під колір довкілля) равликів, богомолів, гусені, і навіть кастовий диморфізм, властивий суспільним комахам (морфологічні відмінності тварин різних каст). Але найбільш яскравим прикладом цього можна вважати формування комах з дуже довгими крилами або взагалі без крил на островах з постійними вітрами. В останньому випадку тварини з середньою ознакою (короткі крила) не можуть протистояти дії вітру і гинуть в морі.

Вторинні форми природного добору. До вторинних ми можемо віднести форми природного добору, що виникли в еволюції пізніше, або ж ті, що є складними і можуть бути поділені на кілька первинних. Подібних форм можна запропонувати безмежну кількість, але всі вони так чи інакше зводяться до комплексу первинних (рушійна форма І за Ю.І. Рожковим та О.В. Проняєвим, частотнозалежний добір тощо).

Статевий добір виник в еволюції пізніше, принаймні після формування в тварин різностатевості. Певні положення про цю форму були сформульовані ще Дарвіном, але теорію статевого добору найбільш активно розвивав Л.Ш. Давіташвілі.

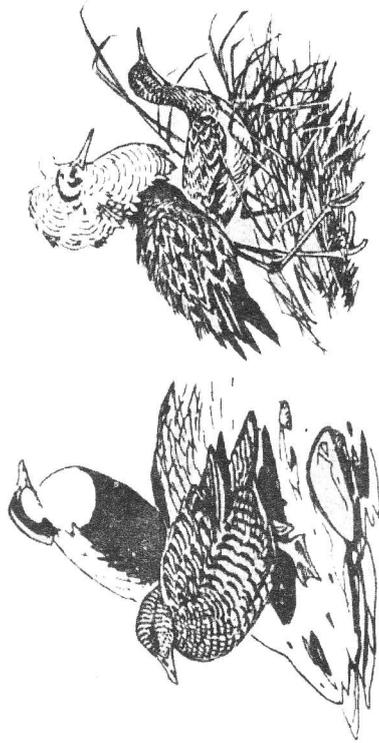


Рис. 7.2. Приклади статевого диморфізму в птахів
(за О. В. Михеевим, 1995):

а - гага звичайна (*Somateria mollissima*); б - турухтан (*Philomachus pugnax*) в парувальному вбранні

У тому випадку, коли відбираються ознаки лише однієї статі, добір називають статевим. Результатом дії такої форми добору є формування *статевого диморфізму* (рис. 7.2). Еволюційне значення цього явища полягає в тому, що індивід одразу розпізнає статі іншого представника свого виду, завдяки чому може відповісти собі поводити. У тих видів тварин, у яких статевий диморфізм відсутній або виражений порівняно слабо, статевий добір концентрує свій вплив на поведінці, сприяючи формуванню відповідних ритуалів (останні властиві тваринам незалежно від наявності статевого диморфізму). Статевий добір в цілому сприяє прогресивному розвитку виду, хоча в багатьох випадках він може викликати розвиток властивостей, несприятливих для виживання окремої особини.

Раніше в науці точилися суперечки щодо доцільності виділення статевого добору як самостійної форми (навіть Уолес піддавав сумніву доречність останнього). Але ще Дарвін підкреслював особливості наслідків дії статевого добору для організмів, які не збігаються з іншими формами. Ознаки, закріплені внаслідок дії цієї форми природного добору, є корисними лише протягом незначного періоду - реалізації репродуктивного потенціалу. Увесь інший час вони можуть бути байдужими або навіть шкідливими для певного організму, через що зростає ймовірність його загибелі від ворогів чи з інших причин. У той же час, якщо загибель одиниць (навіть багатьох) сприяє ефек-

тивному розмноженню популяції в цілому, то це явище слід розцінювати як адаптивне.

Не слід вважати, що статевий добір може діяти незалежно від інших форм природного добору. Більше того, орган, що спочатку сформувався під безпосередньо дією статевого добору, може в подальшому набути нової функції, а орган, який жодним чином не стосувався процесів розмноження, може видозмінитися і набути певного статевого значення. Отже, у формуванні статевих ознак можна виокремити рушійну, дизругтивну та стабілізуючу форми природного добору.

На думку Л. Ш. Давіташвілі, статевий добір відсутній у рослині, протистів і низькоорганізованих безхребетних тварин. У той же час навіть у трилобітів (відомі з раннього кембрію) можна припускати можливість нижчих проявів цієї форми природного добору. Розвиток статевого добору повинен був безпосередньо залежати від удосконалення органів чуття, у першу чергу зору й слуху, а також загального розвитку нервової системи. Це пояснюється тим, що для формування шлюбної поведінки необхідна наявність певних передумов як в отриманні необхідної інформації з довкілля, так і в її переробці та здійсненні адекватної відповіді.

Шляхи, якими статевий добір спрямовує еволюцію великих груп, можуть суттєво відрізнятись, що залежить від загальних особливостей будови, популяційної структури та поведінки відповідних груп тварин. Якщо в багатьох риб і птахів формується яскраве забарвлення, надмірно розвиваються певні анатомо-морфологічні структури, то савці звичайно мають переважно бліде забарвлення.

В історичному минулому статеві ознаки значно відрізнялись від сучасних форм. У кайнозойських та мезозойських рептилій ці утворення були надзвичайно великими (гребені, вітрила і різноманітні вирости - рис. 7.3), що потребувало значних витрат матеріалу й енергії для їх розвитку. До того ж ці структури були нерухомі або ж зі значно обмеженою рухливістю, через що не здійснювали активних демонстрацій і навряд чи виконували будь-які інші функції. Більш сучасні пристосування (забарвлення шір'я в птахів тощо) виявляються прогресивнішими завдяки легкості, здатності до періодичних змін, значній лабільності, зручності використання та поліфункціональності. Особливого значення набуває поведінка тварин, яка в період розмноження має вигляд спеціальних ритуалів (шлюбна поведінка - рис. 6.3, 7.2).

додаткові функції: синхронізації, просторової орієнтації, залицяння та репродуктивної ізоляції.

Синхронізація необхідна для одночасного досягання статевих продуктів; залицяння спрямоване на чітке позначення ролі партнерів. Орієнтація в просторі допомагає партнерам знайти одне одного (переважно є функцією привабливості), а репродуктивна ізоляція протидіє схрещуванню з представниками інших видів. Тому шлюбну поведінку не можна зводити лише до турнірів самців за право володіти самцею (у деяких видів змагання відбуваються як між самцями, так і між самцями, а інколи — лише між останніми).

Особливістю шлюбних змагань є те, що вони вкрай рідко набувають жорсткого характеру з загибеллю одного з партнерів. Більшість цих змагань зводиться до демонстрації сили з подальшою втечею слабшого суперника. Подібна тенденція є еволюційно виправданою, оскільки переможений організм не гине, молода особина отримує можливість взяти участь у розмноженні наступного року. Тому статевий добір не стільки знищує, скільки усуває слабші організми від розмноження.

Одним з утворень, які виникають саме під дією статевого добору, можна вважати роги копитних, еволюцію яких докладно розглянуто С.О. Северцовим. Сьогодні досить складно визначити напевне, для чого призначалися роги в копитних на початку їх еволюції — боротьби за самицю чи захисту від хижаків. Невеликий зріст та сила, недостатні для нанесення смертельних ударів під час боїв за самицю, що були властиві предковим формам жуйних копитних, свідчать про те, що поява рогів могла бути наслідком дії саме статевого добору. Зі збільшенням розмірів тіла тварини гострі короткі роги (рис. 7.4) стають

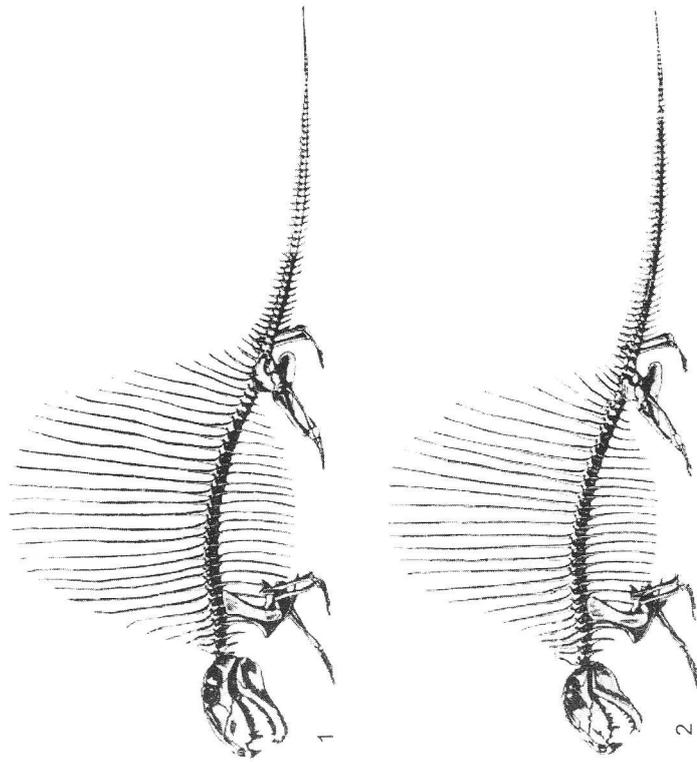


Рис. 7.3. Статевий добір у вітрильних пелікозаврів на прикладі

Dimetrodon limbatus (за Ромером та Прайсом

(Л.Ш. Давіташвілі, 1961)):

1 — самець (довжина тіла близько 283 см); 2 — самиця (довжина тіла близько 256 см)

Вторинні статеві ознаки є виключно мінливими, що пов'язане з їх прискореним еволюційним розвитком. Пояснював це явище ще Дарвін: формування вторинних статевих ознак багато в чому залежить від надання переваги особині протилежної статі (прояв безпосередніх уподобань конкретних організмів). Зрозуміло, що воно не обмежене й має свою норму реакції. Тому мінливість статевих ознак стосується переважно незначних відхилень при збереженні повноти загальної картини.

Ще більших відмінностей, порівняно з морфологією, набуває шлюбна поведінка різних видів тварин, яка може відбуватися значно швидше за розвиток морфологічних структур. Згідно з Н. Тінбергеном, шлюбна поведінка виконує принаймні чотири



Рис. 7.4. Форми рогів примітивних оленів (за С.О. Северцовим, 1951):

1 — голова *Elaphodus*; 2 — голова *Pudu*; 3 — голова *Mazama rufa*

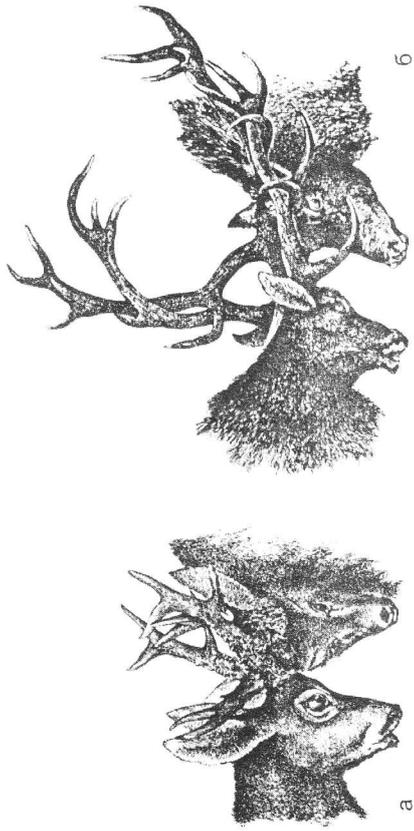


Рис. 7.5. Турніри самців:

а - козулі (*Capreolus capreolus*); б - оленя благородного (*Cervus elaphus*)
(за С.О. Северцовим, 1951)

небезпечними, унаслідок чого їх еволюція була спрямована на перетворення останніх на турнірну зброю.

Такі сучасні форми, як лось та олені, захищаються від хижаків копитами, а їх розгалужені роги дозволяють лише боротися за самицю з іншим самцем (рис. 7.5). В оленів, яким властиві часті сутички за самиць, зчеплення суперників розгалуженими рогами замінює укол на штовхання з усією силою корпусу і ніг (крім випадків нерозгалужених рогів — так звані олені-вбивці). До того ж роги щороку скидаються навесні (безгодівний період), а потім знову відростають до нового періоду розмноження. Гострі очні відростки, які спрямовані гачками вперед, але участі в шлюбному турнірі не беруть, можуть використовуватись оленями для захисту від хижаків.

Зовсім інша тенденція розвитку спостерігається для порожнисторогих, у яких роги вкриті роговим покривом і нездатні розгалужуватись. Самці використовують їх не для нанесення удару, а як "шпаги", тому їх вага та розміри мають неабияке значення (рис. 7.6).

Великі представники порожнисторогих (наприклад, бики) можуть ефективно використовувати свої роги для захисту від хижаків, у чому виявляється активна дія міжвидової боротьби за існування. У деяких форм (гну) під впливом статевого добору основна частина рогу перетворюється на шолом, який захищає

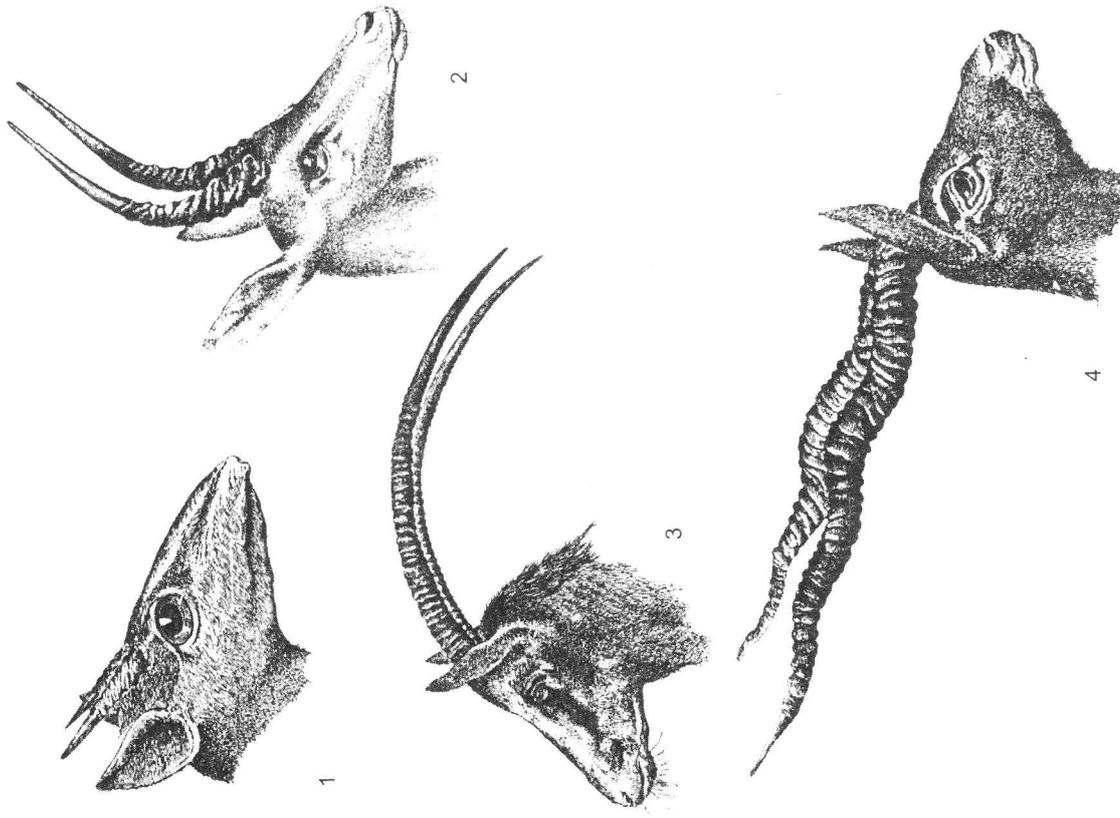


Рис. 7.6. Голови різних видів антилоп (за С.О. Северцовим, 1951):
1 - *Madoqua*; 2 - *Ammodorcas klarki*; 3 - *Oryx leiscorux*; 4 - *Antilope cervicapra*

через тварини від ударів суперників лобом, а кінці залишаються загостреними й зігнутими гачком, завдяки чому підвищується ефективність у захисті від хижаків. У випадку зникнення значного тиску хижаків (особливим прикладом є свійські тварини) серед копитних переважає статевої добір, що зумовлює зміну форми і розташування на черепі рогів (не виходять за площину лоба) і робить укол суперника неможливим.

Груповий добір часто протиставляється індивідуальному як форма природного добору, при дії якого перевагу в розмноженні набувають представники певної групи. Ця форма так само повинна вважатись вторинною, оскільки виникла в еволюції відносно пізно. Через те що груповий добір може відбуватися лише на тлі певних соціальних відносин організмів, то виник він не раніше, ніж субсоціальні спільноти тварин.

Деякі вчені вважають, що ця форма добору є не більше, ніж припущення, оскільки багато в чому вона ґрунтується на альтруїзмі, що до того ж може суперечити загальному уявленню про природний добір. Дійсно, часто наслідок дії групового добору відбувається закріплення рис, шкідливих для окремого організму, але корисних для групи й виду в цілому.

Одним із прикладів дії є суспільні комахи, у яких здатність до розмноження мають лише окремі особини, а інші члени колонії тільки забезпечують нормальну реалізацію їх репродуктивного потенціалу. Вважається, що суспільні комахи виникли через необхідність кращого захисту гнізда, передавання кишкових симбіонтів тощо, тобто в цьому випадку розподіл функцій між членами колонії, який є негативним для окремої особини, має безпосереднє позитивне значення для еволюції виду в цілому. Несуспільні форми, особливо за умов високої конкуренції, значно поступаються суспільним за всіма показниками.

Еволюція людини ще більш наочно підкреслює наявність групового добору, оскільки постійно відбувалась під його безпосереднім впливом. Усі форми, починаючи з людиноподібних мавп, які не йшли шляхом розвитку суспільства, виявилися приреченими.

І.І. Шмальгаузен, який одним із перших виокремив цю форму добору, розумів її як переважання представників певних угруповань (у першу чергу в розмноженні) – від сімейних груп до надпопуляційних утворень. Незалежно від того, визнаємо ми існування групового добору чи ні, саме він залишається поки що єдиним більш-менш реалістичним поясненням еволюції суспільства як біологічного явища.

Ця глава завершує виклад загальних положень про механізми мікроеволюції. Далі розглядатимуться наслідки, тобто формування адаптацій і, як узагальнений результат усього еволюційного процесу, видоутворення. Незважаючи на те що мікроеволюція є найбільш розробленою частиною синтетичної теорії еволюції, і тут існує необхідність нових узагальнень. У першу чергу це стосується особини. Поки що механізми мікроеволюції ґрунтуються або на доорганізованому (мутації тощо), або ж на надорганізованому рівнях (популяція, хвилі життя тощо). При цьому найбільш важлива одиниця життя – особина – залишається поза увагою вчених. Чи можемо ми примиритися з таким обмеженням підходом до вивчення біологічних явищ?

Адаптація як біологічне явище

8.1. Зміст і біологічне значення адаптації

Термін «адаптація» використовується в теорії еволюції як пристосування організмів до конкретних умов існування в процесі еволюції. Проте в різних біологічних дисциплінах він має деякі особливості тлумачення. Так, фізіологи під адаптацією часто розуміють незначні видозміни організму внаслідок безпосередніх пристосувань до тимчасових змін довкілля – акомодация ока, звикання до більш прохолодного чи спекотного, вологого або сухого клімату, до гірських умов тощо. Оскільки такі зміни відбуваються в межах норми реакції однієї особини, то для еволюції в цілому вони вважаються не принциповими, а тому подібні адаптації тут не розглядатимуться.

В екології термін «адаптація» використовується принаймні у двох значеннях: у першому, повністю еволюційному, – як процес змін і пристосування організмів до конкретних умов довкілля; у другому – це реальні взаємовідносини організму та безпосередніх умов існування, або міра відповідності організму певним умовам його існування. То що ж це – процес, наслідок еволюції чи передумова існування організмів? Відповіді на дане питання й присвячений цей розділ.

У сучасному еволюційному вченні важливим є положення про те, що еволюція організмів є пристосувальною, тобто полягає вона в розвитку ознак, які б відповідали умовам їх існування. Таким чином, унаслідок історичного розвитку організмів уся їх організація виявляється глибоко адаптивною (при цьому адаптація розуміється досить широко).

На наш погляд, найбільш точно *адаптацію* можна визначити як сукупність морфологічних, поведінкових, популяційних та інших особливостей певного біологічного виду, яка забезпечує специфічний спосіб життя в конкретних умовах на-

вколишнього середовища. Отже, адаптація в еволюційному розумінні – це не дрібні зміни організму і навіть не окремі його властивості, а весь комплекс видоспецифічних ознак (у межах норми реакції), які разом забезпечують існування певного виду лише в межах відповідних екологічних умов.

Згідно з поглядами окремих еволюціоністів, будь-які еволюційні зміни – від утворення нових популяцій і до ускладнення або спрощення організації – за своїм змістом є лише різними проявами розвитку адаптації. З екологічної точки зору адаптацією вважають будь-які зміни організації, що знижують загальний організмів під впливом довкілля.

Недосконалість адаптації зумовлює необхідність пристосувальної еволюції під впливом природного добору.

Спіраючись на це, еволюцію можна розглядати як процес формування адаптацій – адаптаціогенез. Усе це й визначає місце та значення проблеми адаптації у сучасному еволюційному вченні.

Отже, під *адаптаціями* слід розуміти комплекс конкретних характеристик, властивих певному виду, за якими останній відрізняється від інших організмів. Саме цей комплекс і зумовлює існування певного виду у відповідних умовах; у будь-яких інших умовах той самий комплекс буде вже неадаптивним. Причому це стосується не окремих ознак того чи іншого організму, а всього їх комплексу, оскільки особина розвивається як цілісна єдина структура. Так, слони завдяки своїм розмірам можуть вважатися достатньо захищеними тваринами, що само по собі вимагає цілої низки пристосувань для забезпечення організму всім необхідним (наприклад, розвиток хобота, що використовується як рука), враховуючи особливості фізіології і навіть поведінки. У той же час створення людиною нарізної далекобійної зброї зробило цих монстрів суходолю також вразливими. Але завдяки своїм інтелектуальним здібностям слони змінили поведінку і перейшли з відкритих просторів, де були помітними здалеку, у тропічні хащі, в яких переваги далекобійних рушниць втрачалися. У цьому випадку більшого значення для збереження виду набувають його поведінкові властивості без змін анатомоморфологічних ознак. Подібним чином можна охарактеризувати й будь-який інший організм з його суто видоспецифічними особливостями.

Навіть дуже близькі за екологічними характеристиками види не можуть вважатися ідентичними за адаптивними властивостями. Це пояснюється тим, що, крім екологічної ніші, адаптивний комплекс передбачає велику кількість інших ознак,

починаючи від фізіології й закінчуючи етологічною структурою популяції.

Що ж до еволюційного значення адаптації, то тут усе виглядає ще складніше. У цілому можна вважати адаптацію в певному розумінні результатом еволюційного процесу, завдяки якому конкретний вид має набір пристосувань до відповідних умов існування. Проте цей результат може виявитися марним навіть при незначних змінах довкілля, через що виникла нова погребна еволюційних змін і коло замкнеться.

Насправді, наведений підхід є надто спрощеним. В дійсності адаптація ніколи не буває повною, а має вигляд норми реакції, що дозволяє організмам витримувати певні зміни умов існування (крім катастрофічних). Якщо ж зміни середовища виходять за межі норми реакції відповідних організмів, то в них є дві перспективи: або змінити відповідним чином адаптивний комплекс, або зникнути як біологічне явище. Тому адаптацію можна було б визнати за виду характеристику конкретних організмів. Оскільки універсальний організм (здатний до існування вночі як будь-яких умов) був би найбільш прогресивним, то адаптацію як таку, що пристосує вид до відповідних умов, обмежує його поширення, не можна вважати самоціллю еволюційного процесу. Її можна розглядати як необхідність, без якої існування реальних видів неможливе, але яка гальмує загальний хід еволюції.

В еволюційному процесі найбільше значення має не адаптивний комплекс того чи іншого виду взагалі, а здатність організмів пристосовуватися до суттєвих змін або ж стабільності середовища. Тобто, ми повинні відмовитися від розуміння адаптації як чогось незмінного, що виникло раз і назавжди, і знову повернутися до вихідної активності особини. Фенотип, який реалізується у відповідних мікрокліматичних умовах, може значно відрізнятись від особин свого виду, що розвиваються в інших умовах (той самий поліморфізм популяцій). Але в цьому процесі не останню роль відіграє активність особин, які здатні вибрати відповідні мікрокліматичні умови і спрямувати свій онтогенез (або онтогенез своїх нащадків) у відповідне русло.

8.2. Пристосувальне значення властивостей організмів

Засобами пасивного захисту вважаються такі, сама наявність яких забезпечує збільшення ймовірності виживання відповідних особин. До них можна віднести колічки кактуса, шкаралупу горіха, голки їжака, панцир черепахи, черепашку равлика,

кутикулу комахи тощо. Якщо організми з подібними властивостями мають ще й забарвлення, близьке до загального фону довілля, то виживаність їх значно зростає.

Переважає більшість тварин має криптичне (захисне) забарвлення,

пристосоване до певних умов існування. Причому тваринам різних систематичних груп, які мешкають в однакових умовах, властива конвергенція забарвлення. Систематично близькі організми, розходячись по екологічних нішах, дають приклад адаптивної радіації, набуваючи забарвлення під загальний фон середовища. Інколи той самий вид у різних місцях існування має деякі відмінності в забарвленні (утворюються так звані локальні форми).

Саме забарвлення часто виявляється недостатнім, тому необхідно стає ще й відповідна поведінка. Так, на острові Мартініка в однакових умовах існують три види ящірок роду *Anolis* — буруваті, зелені та світло-сірі. У стаї занепокоєння вони ховаються на тлі відповідного забарвлення: зелені — у зеленій траві, бурі — у засохлих кущах, а світло-сірі — на стовбурах дерев, завдяки чому всі вони стають непомітними. Особлива поведінка стає також необхідною птахам, які гніздяться на землі: вони повинні вибрати таку ділянку, щоб забарвлення яєць максимально наближалось до фону навколишнього середовища.

Ще більш наочними прикладами є здатність багатьох видів тварин змінювати своє забарвлення відповідно до змін довкілля. Ці пристосування можуть бути тимчасовими, сезонними або постійними, специфічними чи такими, що регулюються. Численними є приклади зміни забарвлення в життєвому циклі, що найбільш типово для комах.

У тому випадку, коли організм на різних фазах розвитку мешкає не в одних умовах, кожна фаза набуває свого захисного забарвлення. Так, у багатьох видів метеликів гусениці нагадують гілки рослин, якими вони живляться, лялечки зберігаються в ґрунті і мають відповідне забарвлення, а імаго пристосовані до місць схованок (наприклад — на корі дерев).

Зміни забарвлення в онтогенезі властиві й хребетним тваринам, що може пояснюватися зміною біотопів мешкання на різних етапах їх розвитку. Так вугри (*Anguilla anguilla*) і деякі інші риби на стадії пелагічної личинки, як і представники зоопланктону, прозорі й не забарвлені. У дорослому стані вони живуть на літоралі (дно водойм) і набувають відповідної пігментації під своє оточення. У птахів і ссавців молодь може мати

плямисте чи смугасте забарвлення (перепілка, фазан, олень, свиня тощо), у той час як у дорослих тварин забарвлення зовсім інше.

Подібні пристосування організмів до фону середовища в ході онтогенезу розвиваються поступово, є необоротними і отримали назву *морфологічних*. Зокрема, у багатьох метеликів, таких, як павиночка (*Vanessa io*), капустниця (*Pieris brassicae*) та інших, забарвлення лялечок зумовлюється високою чутливістю гусениць до кольору загального тла, на якому вони розвиваються. Тому останні, регулюючи процес пігментації своєї кутикули, виробляють відповідне захисне забарвлення.

Загальновідомою є також здатність саранових до зміни свого забарвлення в широкому спектрі під загальний фон довкілля. Наприклад, акриди навесні зелені і непомітні серед стеблин злаків, а восени вони набувають буро-жовтого забарвлення й нагадують солому.

Деякі комахи Африки набувають захисного забарвлення під степові ділянки, що потерпають від пожеж. Таргани, богомоли, цвіркуні, гусениці тощо в подібних умовах набувають чорного кольору різної інтенсивності.

Здатність до швидкої зміни забарвлення під тло стає важливою для активних тварин. Викликається вона переміщенням пігментних зерен у спеціалізованих клітинах — хроматофорах, що отримало назву «фізіологічна зміна забарвлення». Властива ця здатність відносно високорозвиненим тваринам — молоскам, членистоногим і хребетним. Механізм фізіологічної зміни забарвлення складний, включає рефлекторні дії, що спираються на зорове сприйняття довкілля і гормональну регуляцію, а інколи викликаються прямим впливом світла на шкіру. Проте птахам та ссавцям такі пристосування невластиві, оскільки їх шкіра вкрита пір'ям або волоссям, через що їх колір стає непринциповим.

Усім відомі приклади швидкої зміни забарвлення хамелеонами, але велика кількість видів хребетних і безхребетних тварин також має подібні властивості і навіть більш розвинені, ніж у цих плазунів. Представниця безхребетних каракатиця (*Sepia officinalis*) володіє надзвичайними здібностями змінювати своє забарвлення — від перламутрово-білого через плямисті варіанти різних відтінків до майже чорного. Крім неї, широку гаму кольорів забарвлення свого тіла — від чорного до світлого — може створювати восьминіг.

У багатьох видів риб (особливо представників коралових рифів) здатність до зміни свого забарвлення просто вражає: деякі види за кілька секунд можуть змінити його шість-вісім разів. При-

чому вдаються вони до цього не лише в разі переміщення з одного середовища до іншого, а й при вертикальних переміщеннях: піднімаючись із дна, особина майже відразу змінює крапчасте забарвлення на однотонне. У деяких випадках риби і головоногі молоски під час руху розмальовують себе поздовжніми смугами, що маскує їхній рух уперед, а в стані спокою мають поперечні смуги, завдяки яким наче розчиняються на плямистому тлі.

Змінювати забарвлення можуть і наземні тварини, у першу чергу мешканці дерев, у яких головним захистом залишається їх забарвлення. Зміни відтінків забарвлення в широких межах властиві багатьом амфібіям і рептиліям. Незважаючи на видові особливості кольорових гам і механізми, що їх створюють, головним результатом подібних властивостей цих організмів є наближення забарвлення і навіть малюнка тіла до загального фону середовища існування, що зменшує їх помітність.

Скрадаюча протигінь — це один спосіб створення захисного забарвлення.

Навіть однотонно забарвлений предмет під променями сонця завдяки взаємодії світла і тіні набуває певної рельєфності і сприймається як об'ємне тіло. Верхня частина, освітлена, як правило, інтенсивніше, здається світлішою, а нижня, навпаки, — темнішою (рис. 8.1а). Тому навіть організм з повною відповідністю будови і забарвлення тіла навколишньому середовищу може стати помітним.

Принцип протигіні полягає в тому, що внаслідок поступового переходу від темнозабарвленої спини до світлішого черева (рис. 8.1б) округлена поверхня справляє враження плоскої. Таке забарвлення компенсує дію сонячних променів, створюючи оптичний ефект відносно однотонного забарвлення (рис. 8.1в). Особливо добре спрацює подібний ефект, коли тварина знаходиться на тлі однакового з нею забарвлення, у цьому випадку весь контур і поверхня зливаються з фоном. Найбільш наочно подібний принцип реалізується в різноманітних видів риб.

За принципом протигіні може «працювати» і певний малюнок (відрізняється від забарвлення тим, що його формують принаймні два кольори з чітким протиставленням). Досягається ефект шляхом зменшення кількості або розмірів плям (дрібні котячі з плямистим забарвленням — цивети, генети, оделоти тощо) чи зменшенням кількості або ж ширини поперечних смуг (зєбри, тигр тощо). У цьому випадку явище протигіні залишається тим самим: спина виявляється забарвленою більш

інтенсивно порівняно з черевом, що компенсує дію сонячного світла.

Протигінь стає одним із найважливіших принципів у забарвленні тварин і набуває широкого розповсюдження в природі. Вона розвивалася схожими шляхами в багатьох систематичних групах тварин як на суходолі, так і на морі.

Ступінь вираження протигіні багато в чому залежить від умов освітлення: тварини, що мешкають при гіршому освітленні (донні риби, лісові мешканці), мають слабкий прояв протигіні, оскільки відмінності в освітленні спинної і черевної частин тіла незначні. Тварини пустелі також мають незначний контраст у забарвленні, що пов'язано з відбиваючою здатністю піску. На значних глибинах (або в печерах), де світло взагалі відсутнє, немає й забарвлення за принципом протигіні. Максимального розвитку воно набуває при гарному освітленні в контрастних умовах, у яких перебувають морські мешканці верхнього шару води, наземні степові форми тощо.

Існують навіть приклади зворотного забарвлення (черевом має темніший колір порівняно зі спиною) тих видів, які повернуті саме червом до сонячних променів. Зворотне забарвлення властиве виключно нільській рибі *Synodontis batensoda*, яка плаває голічерева, а також деяким видам павуків і гусениць (рис. 8.2), які живляться і відпочивають переважно в такому положенні. Аналогічне забарвлення скунсів, навпаки, виконує

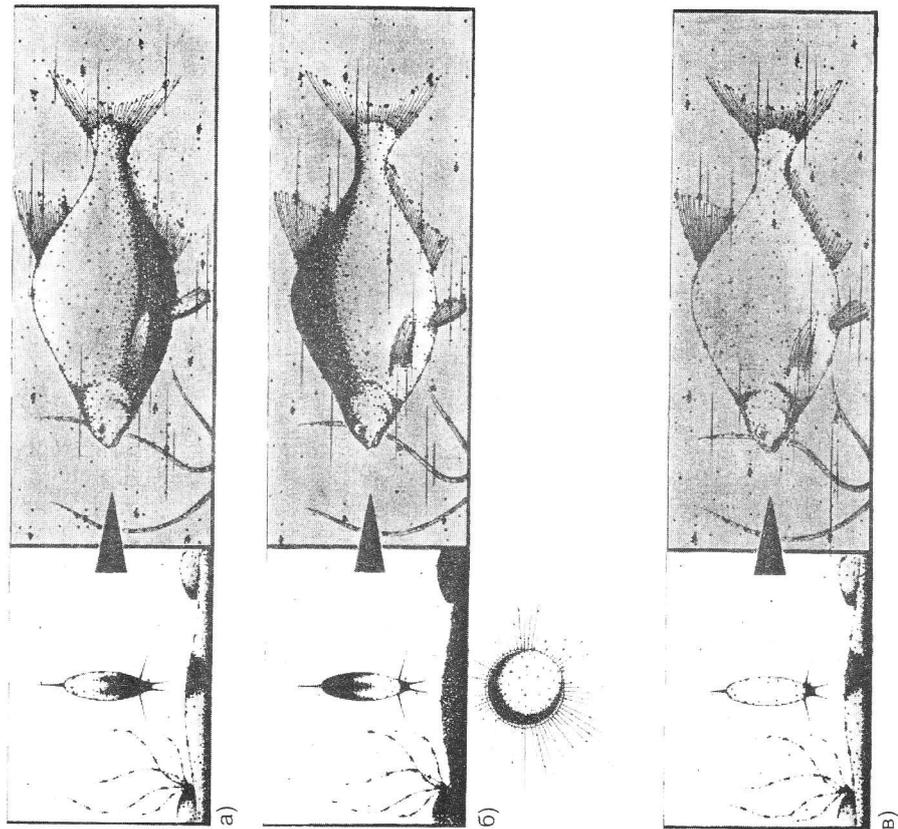


Рис. 8.1. Механізм дії забарвлення за принципом протигіні на прикладі риби (рис. О.В. Карнаухова):

а – однотонно забарвлена риба під променями сонця набуває об'ємного вигляду через появу тіні на череві; б – значна кількість риб має в природних умовах темніше забарвлену спину та світліше черво; в – таке природне забарвлення під променями сонця компенсує явище тіні й робить тіло риби наче плоским та непомітним

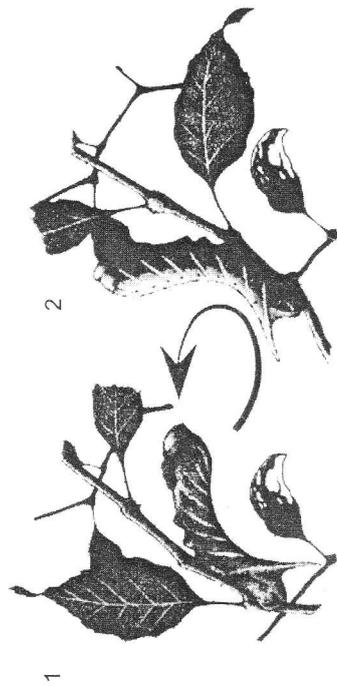


Рис. 8.2. Зворотне забарвлення за принципом протигіні на прикладі *Smerinthus ocellatus* (рис. О.В. Карнаухова):

1 – нормальне розташування гусені під листком – вона здається плоскою; 2 – при перевертанні гілки забарвлення ще посилюється сонячними променями та гусінь стає особливо помітною

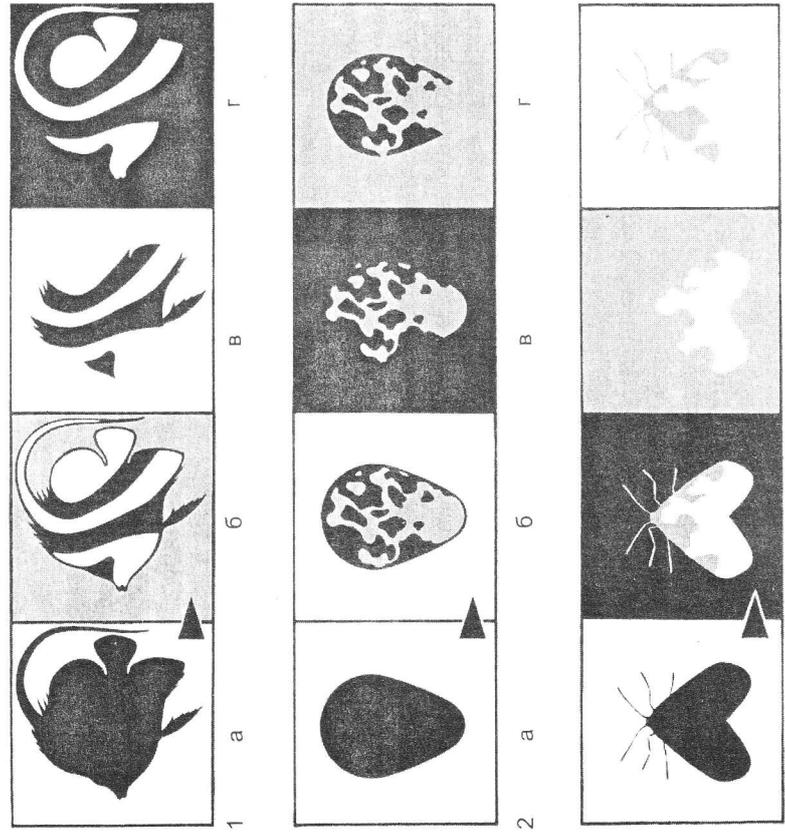


Рис. 8.3. Механізм дії розчленованого забарвлення (рис. О.В. Карнаухова)

Абрис тіла риби (1), яйця (2) або метелика (3) на однотонному фоні (а) є дуже чітким та легко розпізнається ймовірними ворогами. Якщо організм має розчленоване забарвлення (б), то форма тіла розпізнається гірше. Якщо ж частина забарвлення тіла збігається з тлом фону (в, г) впізнати організм майже неможливо.

демаскуючу функцію, роблячи цю тварину помітною (далі йтиметься про апосематичне (попереджаюче) забарвлення).

Найбільш цікавим типом "камуфляжу" є так зване розчленоване забарвлення.

Використання зазначених типів криптичного забарвлення – подібності до тла та скрадаючої протитині – дозволяє тварині

ставати непомітною в умовах однотонного оточення. Але в природі воно трапляється не так часто. Безперервність поверхні тіла тварини може вказати її місцезнаходження. Уявне порушення цілісності форми досягається спеціальним малюнком – розчленованим забарвленням. Плями або смуги в цьому типі пристосувань можуть бути досить яскравими, але тварина стає непомітною для інших видів. Одним із прикладів подібного пристосування є східноафриканська жаба *Rana adspersa*, яка забарвлена в буро-зелені кольори, але вздовж спини пролягає яскрава жовта смуга, яка начебто поділяє поверхню навпіл. Смуга ця досить помітна, але не асоціюється з самою жабою і не дозволяє швидко розпізнати організм. Подібним чином розмальовані деякі саранові, змії, що також забезпечує їм маскування тіла. Дієвість подібного пристосування значно зростає в тому випадку, коли деякі компоненти забарвлення збігаються з фоном, а інші проступають досить чітко (рис. 8.3). Тому гама кольорів не повинна відрізнятися від забарвлення середовища, а малюнок не може збігатися з формою тіла, яку він маскує, що досягається поєднанням контрастних кольорів (темний малюнок на світлому фоні). Чим більший контраст між сусідніми елементами малюнка, тим ефективніша дія розчленованого забарвлення.

Існує також чимало прикладів **складеного розчленованого забарвлення**. Якщо розчленоване забарвлення створює уявлення про розірваність цілих предметів, то складене розчленоване забарвлення справляє враження безперервності кількох поверхонь. Наслідком останнього різновиду маскування є неможливість розпізнати тіло в цілому або його частину чи орган (рис. 8.4). Так, у деяких тварин маскується око як один з найголовніших органів чуття. Навіть у далеких систематичних групах тварин досягається

воно майже однаково – за рахунок поздовжніх (інко-мних порівняно з іншими забарвленнями смуг, які

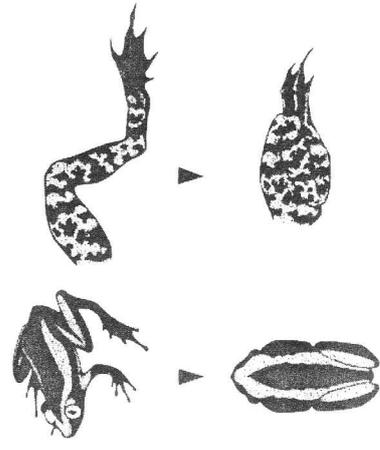


Рис. 8.4. Приклади складеного розчленованого забарвлення, при якому ефект смуг виникає лише в об'єднаних частин тіла (рис. О.В. Карнаухова)

облямовують око (риби, жаби, змії, ящірки, деякі ссавці і безхребетні).

Розчленований малюнок використовується не лише для маскування поверхні тіла, а й для скрадання обрису. Контур тіла може вказати тварину навіть за умови тотожності її забарвлення довікллю. Малюнки, що розчленують контур, повинні пересікати останній і закінчуватись на його межі. І, навпаки, якщо малюнок проходить вздовж контуру, то він підкреслює його, завдяки чому тварина стає ще помітнішою (використовується в апосематичному забарвленні).

Максимального захисного значення розчленоване забарвлення набуває в тих видів, загальний малюнок яких наближається до кольорової структури довіклля – місця відпочинку, на якому ця особина сидить переважно нерухомо. Подібне криптичне забарвлення властиве представникам багатьох систематичних груп і залежить від безпосереднього оточення тварини. Але в деяких випадках важливим стає ще й правильна орієнтація організму на відповідному фоні (рис. 8.5), що ще раз підкреслює значення вихідної активності особин.



Рис. 8.5. Помітне (1) та непомітне (2) розташування метелика на корі дерева (рис. О.В. Карнаухова)

Наближення малюнка до певного середовища властиве переважно стенобіонтним видам, які обмежені певною кормовою рослиною, ділянкою для розмноження тощо, тобто спеціалізоване криптичне забарвлення трапляється лише серед спеціалізованих видів з дуже вузькою екологічною нішею.

Тварини з криптичним забарвленням стикаються з проблемою наявності тіні: вона може бути більш помітною, ніж сама тварина. В усіх попередніх прикладах пристосувань тінь не усувалася, через що не досягалася й повна непомітність тварин. Оскільки на нерівній поверхні (гушавина трави, кущі, листя) вона майже втрачається, то це було використано мешканцями відкритих просторів – ящірками, птахами, метеликами, які відпочивають серед скель, стовбурів дерев, на голій землі тощо.

Метелики, які відпочивають зі складеними догори крилами, орієнтують тіло відносно сонця, щоб тінь від крил перетворилася на майже непомітну смугу. При цьому тварини розгортають своє тіло відповідно до руху сонця (геліотропізм). Подібні пристосування властиві багатьом видам, зокрема європейським сатирам. В останніх геліотропізм може також виявлятися у нахилі тіла відносно вертикального положення, а в окремих видів – навіть до лежачого стану (*Thecla gubi*), завдяки чому крила закривають власну тінь. Необхідність таких пристосувань зумовлена тим, що тінь від крил значно помітніша за саму тварину, яка має маскуюче забарвлення.

У багатьох геконів на хвості наявні лопаті (у різних видів різної ширини), які допомагають маскувати тінь хвоста на відносно рівних поверхнях скелі, стіни або стовбура дерева (рис. 8.6). Найбільшого розвитку подібні пристосування набули в лопатевих геконах (*Ptychozoon kuhli*), який, крім великих хвостових лопатей, має ще й бокові складки шкіри вздовж тіла. Оптичним наслідком таких сплюснених форм тіла є також зміна світла й тіні вбік сплюснення рельєфу.

Підтверджує пристосувальне значення криптичного забарвлення і його відсутність або слабший

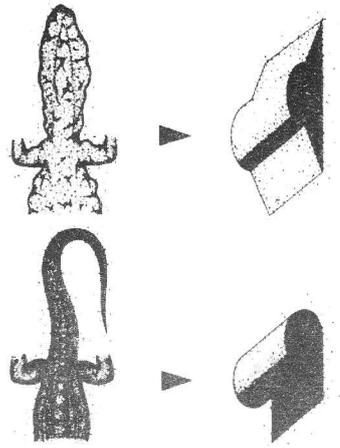


Рис. 8.6. Механізм приховування тіні на сонці (рис. О.В. Карнаухова)

прояв у тих форм, які його не потребують. Так, птахи як найбільш активні й рухливі тварини знаходяться в постійному переміщенні в пошуках їжі та інших ресурсів. Наслідком цього стає швидка зміна навколишнього середовища, тому більшість представників цієї групи має переважно неспеціалізовану систему захисного забарвлення. Але ті види, що гніздяться чи відпочивають в умовах відносно відкритих ландшафтів (дрохви, курині, дрімлюги тощо), теж набувають криптичного забарвлення і відповідної поведінки.

Далеко не всі тварини мають захисне забарвлення, але не тому що воно не має пристосувального значення. Подібний "камуфляж" є лише одним із можливих шляхів пристосування до певних умов існування. Оскільки будь-які властивості вимагають певних матеріальних та енергетичних ресурсів, то організм постає перед вибором найбільш прийняттого для себе способу захисту.

Близькою за змістом до криптичного забарвлення є імітація форми, структури та забарвлення доквілля, його компонентів, зокрема неживих або неістивних об'єктів. Хижаки можуть причайтися у вигляді байдужих чи навіть привабливих предметів, що значно підвищує результативність їх полювання, наприклад, рибоподібний виріст у морського чорта (*Lorhius piscatorius*).

Багатьом тваринам з віддалених систематичних груп властиве наслідування форми й забарвлення різноманітних листків (рис. 8.7). Як модель можуть використовуватись будь-які листки – різного кольору, форми та стану (мертві й живі, висохлі, поколелені тощо). Але в усіх випадках листок має бути тонким, і враження плоского тіла може досягатися різними засобами.

Найлегше подібний ефект створюється різними видами комах за рахунок плоских поверхонь крил. Найбільш досконалим наслідуванням листка відзначаються представники метеликів індо-малайського роду *Kallima*, обрис і забарвлення яких разом з уявним черешком, системою середньої й бокових жилок, загостреною верхиною і навіть "пошкодженнями" від хвороб і комах доводять загальний вигляд тварини майже до повної тожорності з листком.

Подібний тип пристосування властивий також багатьом південноамериканським лісовим метеликам (роди *Pierella*, *Aloea* тощо). У деяких із них (*Haetera*) крила прозорі, і метелики стають майже непомітними завдяки листкам, які просвічують крізь крила. У нічних метеликів, зокрема п'ядунів, крила розгорнені і нагадують листок лише у випадку складання – складений малюнок (рис. 8.7).

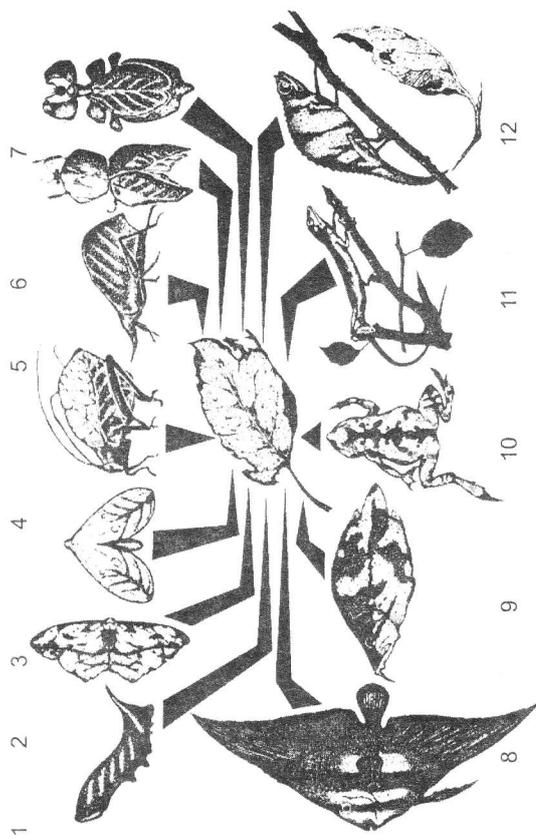


Рис. 8.7. Наслідування ознак листка представниками хребетних та безхребетних тварин (рис. О.В. Карнаухова):

1 – гусениця (*Smerinthus ocellatus*); 2 – п'ядун (*Timandra amata*); 3 – метелик (*Minioides ornata*); 4 – коник (*Cycloptera sp.*); 5 – представник саранок (*Systella rafflesi*); 6 – богомол (*Chocradodis rhomboidea*); 7 – листотілця (*Phyllium curvifolium*); 8 – риба (*Platax vesperitilo*); 9 – риба (*Monocirrus polyacanthus*); 10 – ропуха (*Bufo tyrrhonius*); 11 – ігуана (*Polychrus marmoratus*); 12 – хамелеон (*Rhampholeon boulengeri*).

Більш вишукане наслідування плоскості листка досягається сплюсненням тіла, що властиве деяким представникам хребетних тварин. Справжнє сплюснення обмежене необхідністю відповідної перебудови внутрішніх органів тварини.

Амазонський вид риби *Monocirrus polyacanthus* (місцеві жителі називають її "риба-листок") дуже схожий на мертвий листок (рис. 8.7). Подібність така, що впійману рибу складно відрізнити від виловленого листка. Досягається вона завдяки значному латеральному сплюсненню тіла, створенню обрису листка, спеціальному забарвленню з імітацією системи жилкування і розвигтку "бороди", яка нагадує черешок. До цього підключається ще й поведінковий аспект: зазначений вид живе лише в умовах майже стоячої води і рухається дуже непомітно, наче листя, підхоплене невеликою течією. Оскільки цей представник є хижаком (живиться дрібними рибками), такий комплекс

приспосувальних ознак стає особливо важливим: жертва повинна підпустити його близько до себе, інакше полювання буде невдалим. В інших випадках при наслідуванні структури листка (ропуха *Vifo turhoniis*, комахи р. *Rhyllium* тощо) сплюснення тіла відбувається в дорзовентральному напрямку. Враження тонкості може створюватися за принципом протигіні (гусінь бражників, ящірки тощо) або за рахунок бічних складок тіла чи в інший спосіб.

Наслідуватись можуть також кора дерев, лишайники, водорості, каміння, ліани, екскременти тварин та інші предмети, які знаходяться в безпосередньому оточенні тварини. Важлива також відповідна поведінка, без якої імітація втрачає будь-який сенс.

Протилежного значення набуває апосематичне (попереджуюче) забарвлення.

Апосематичне забарвлення, на відміну від наведених пристосувань, переслідує зовсім іншу мету – зробити тварину дуже помітною в тих умовах, в яких вона мешкає. Криптичне забарвлення навіть з використанням яскравих кольорів наближує тварину за загальним виглядом до її оточення. У попереджуючому забарвленні використовується саме така гама кольорів, яка завжди стає помітною для ймовірних ворогів (у першу чергу це червоні, білі, чорні, жовті кольори у вигляді різко окреслених плям або смуг).

Забарвлення тварини, яке виникає під впливом статевого добору (статевий диморфізм), також має на меті привернення уваги. Але малюнки і кольори, які використовуються в цьому випадку, є переважно ніжними, на відміну від яскравих і дуже помітних апосематичних забарвлень.

Апосематичні тварини мають певні відмінності й у поведінці. Якщо організми з криптичним забарвленням переносять піки своєї активності на сутінки (під час відпочинку замирають або займають відповідне положення, в інший час рухи їх є дуже прудкими), то при попереджуючому забарвленні особини обирають для своєї активності той час доби, коли вони максимально помітні (переважно день). Рухаються вони досить повільно, цілком покладаючись на свої захисні властивості. Це стосується як наземних, так і інших форм (політ сонечка – повільний та неграбний – може бути тому підтвердженням).

Значні відмінності властиві навіть організмам з близьких систематичних груп. Так, більшість пустельних ящірок покладається переважно на свою шильність, прудкість, захисне забарвлення та здатність до закопування. Але отрутозуби підозрілий

(*Helodonta suspectum*) і жахливий (*H. horidum*), єдині отруйні представники своєї групи, майже не здатні до втечі, проте мають апосематичне забарвлення (рожеві та жовті кольори на чорному тлі) і є спритними та небезпечними в захисті.

Денний спосіб життя для тварин з апосематичним забарвленням не обов'язковий. Перехід до нічної активності (схунс та деякі інші представники куніцевих, великі жуки, наприклад турун *Anthia sexguttata*) зумовлений тим, що ці тварини полюють на організми з нічним способом життя (переважно комах).

Якщо проаналізувати річну динаміку, то виявляється, що найбільша щільність подібних видів припадає на той проміжок часу, коли чисельність інших тварин є досить високою. Пов'язане це з тим, що молоді тварини під час "навчання", а інколи й дорослі, припускаються помилок, з'їдаючи й представників видів з апосематичним забарвленням. Однак в періоди напруженої боротьби за існування, зокрема через нестачу їжі, хижаки можуть переходити з улюбленої на будь-яку іншу, у тому числі й несмачну чи навіть неїстівну. Тому найбільшого ефекту апосематичне забарвлення надає тварині за умови наявності в хижаків великого вибору їстівних тварин.

Крім попереджуючих якостей, апосематичні тварини повинні мати й певні захисні властивості. Це стосується будь-яких засобів захисту, які роблять тварину непривабливою чи неприємною на смак для потенційних ворогів.

Отрута є одним із найдієвіших та спеціалізованих засобів захисту від ворогів. Токсичні властивості притаманні багатьом тваринам, але отруйність є відносною, оскільки залежить від біохімічних властивостей отрути та чутливості до неї окремих організмів. Іншими словами, тварини, що є отруйними для одних видів, виявляються їстівними для інших, і, навпаки, їстівні організми можуть виявити отруйні властивості стосовно тварин. Це видно на прикладах циклів незахищеності отруйних тварин Є.Н. Павловського (рис. 8.8).

Шпанська мушка (*Lytta vesicatoria*) містить кантаридин у гемолімфі і є отруйною для людини, але з'їдається каракуртом (*Latrodectus tredescinguttatus*). Останній, незважаючи на дуже загрозливу для людини отруйність, може стати здобиччю деяких видів ос. Личинки ос і бджіл (навіть за наявності добрих захисних властивостей імаго, суцільного способу життя і підльовання про нападків) виявляються незахищеними від земноводних – жаб та ропух. Амфібії мають отруйні залози в шкірних покривах, але дія їх не поширюється на змії. Змії, у свою чергу, можуть стати здобиччю мурах або інших тварин, зокрема

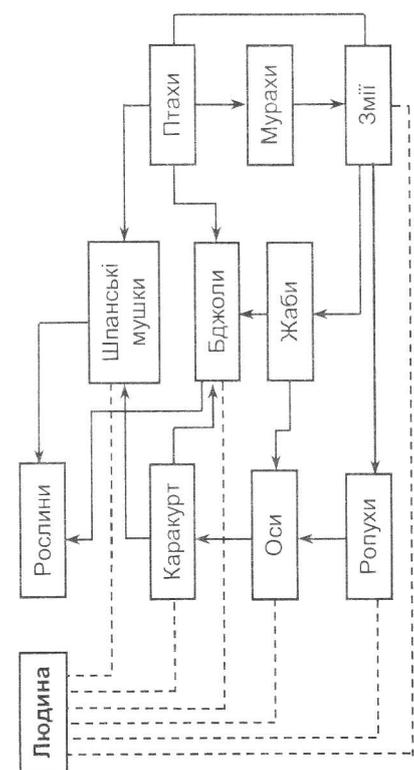


Рис. 8.8. Цикли незахищеності від отруйних організмів (за Є.Н. Павловським, 1961)

свиней. Мурах, бджіл та шпанських мушок безпроблемно вживають птахи.

Незважаючи на певну обмеженість практичної дії отрути, її наявність сама по собі збільшує ймовірність виживання відповідних тварин, оскільки звужує коло потенційних ворогів. Існують такі види тварин, у яких розвинені *справжні отруйні залози* зі спеціально модифікованими колючками тощо, які використовуються як зброя для нанесення уколу й отруєння рани. До них можна віднести окремих представників риб, зокрема скатів (*Trigon, Aetobatis*), велику кількість змій, перетинчастокрилих тощо. Інший тип являють тварини, *саме тіло яких містить отруту*. Це риби-скалозуби (*Tetrodontidae* – рис. 8.9), амфібії (*Salamandra maculosa, Bombinator igneus, Bufo marinus* тощо).

Ефективним засобом захисту можна вважати подразливі або *відштовхуючі секрети*. Він пов'язаний з активним виділенням твариною відштовхуючих речовин під час загрози їй з боку ймовірних ворогів: завдяки наявності спеціалізованих пристосувань виприскує ідкий секрет безпосередньо на ворога, зупиняючи його. Так роблять жуки-бомбардири (*Brachinus*), змія, що плюється (*Sepedon haemachates*), та скулс (*Merhills merhills*).

У більш простих випадках тварина виділяє захисний секрет, запах або смак якого позбавляє нападника бажання пожитись цим об'єктом. Такою здатністю наділені передусім комахи: велика кількість клопів, деякі жуки, зокрема туруни, сонечка, шпанські мушки та ін.

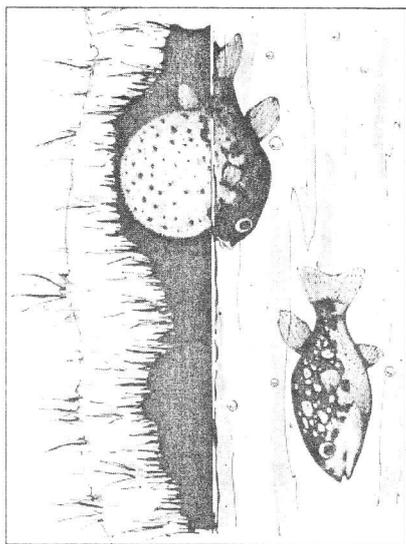


Рис. 8.9. Скалозуб (*Tetrodon fluviatilis*) в нормальному та роздуту стані (рис. О.В. Карнаухова)

Близьким за значенням та ефективністю є *неприсимий запах* або *смак* тканин чи рідини тіла тварин, тобто пасивна неістинність певних тварин робить їх відносно захищеними від ймовірних хижаків.

Деякі неотруйні види неїстівних властивостей набувають унаслідок накопичення відповідних речовин під час живлення. Так, гусінь данаїд живиться на ваточниках, що містять сердцеві глікозиди – отруйні для птахів і ссавців. Ці речовини не лише передаються імаго, роблячи останніх неїстівними. Якщо гусінь поїдає капусту чи ваточники, які не містять глікозидів, метелики стануть їстівними.

Способи демонстрації неїстівної сутності в різних апосематичних тварин можуть бути різними.

Крім попереджуючої дії постійних пігментів та малюнків, у певних обставинах можуть використовуватись і тимчасові пристосування, завдяки яким непомітна в звичайному стані тварина відразу набуває апосематичних властивостей.

Відносно простим способом використання попереджувальних властивостей є *демонстрація шляхом збільшення розмірів тіла*. Така здатність розвинулась у представників систематично далеких груп: риб, амфібій, рептилій тощо. Збільшення розмірів може бути *удаваним*, як у ссавців чи птахів унаслідок здюбливання

волосся чи пір'я відповідно. При цьому деякі форми справді збільшують розміри тіла шляхом розтягування легенів або травного тракту повітрям чи навіть водою. Інколи до цього додається ще й специфічна поза відносно ворога, яка посилює загальний ефект.

Прикладом справжнього збільшення розмірів тіла можуть бути такі риби, як скалозуби (*Tetrodontidae*) та іжаки-риби (*Diodontidae*). Перші з них захищені надзвичайною отруйністю тіла, а другі мають майже суцільний шипуватий панцир. У випадку роздратування ці тварини роздуваються до кулеподібної форми (рис. 8.9). Таке пристосування властиве й деяким рептиліям (*Chamaeleontidae*, *Dispholidus tyrus* тощо) та амфібіям (*Bufo taurinus*, *Callula pulchra* та ін.).

Інколи аналогічний ефект досягається шляхом об'єднання великої кількості дрібних організмів, наприклад дрібних іжаків-риб. Якщо якась особина відривається від скупчення, її відразу з'їдає хижак.

Досить часто з метою попередження тварини використовують місцеве роздування чи піднімають спеціальні утворення – гриви, капюшони, зоби тощо. Звичайно ці утворення укладаються на одній площині і спрямовуються вбік нападника. Так поєднуються демонстрація певних структур з відповідною поведінкою, як у плацоносної ящірки (*Chlamidosaurus kingi*), роздуття шкі у деяких змій (*Naja nigricollis*, *Thelethornis kirtlandii* тощо).

Несподіване виставлення яскравого забарвлення – одна із попереджуючих демонстрацій, яка інколи поєднується з попереднім типом тимчасових пристосувань. Як бачимо, в одному організмі можуть поєднуватися як криптичне, так і попереджуюче забарвлення.

Деякі тварини з яскравим забарвленням нижніх частин тіла здатні перекидатися під час загрози на спину, демонструючи апосематичні властивості черева з метою відлякування ворога. Ці яскраво забарвлені поверхні у звичайних умовах приховані, а поза погрози приймається лише за особливих обставин. Поза ж, яку займає тварина, максимально демонструє апосематичні ділянки вогрові.

Прикладом може бути кумка червоночерева (*Bombina bombina*), яка перекидається на спину, виставляючи яскраві плями на череві. Інколи тварина дещо піднімається над субстратом, демонструючи ворогу частину тіла з яскравими тонами, що властиве зміям (кобри, деревні змії тощо), деяким ссавцям (перелізній стає на задні лапи, демонструючи біле черево) і багатьом членистоногим. У метеликів демонстрація яскравих

ділянок тіла відбувається переважно за рахунок рухів крил, які в стані спокою приховують яскраве забарвлення черевця або нижніх крил.

Механізм попередження може полягати в розтягненні ділянок шкіри, в яких приховані яскраві апосематичні ознаки. Так, у сіамської ропухи (*Callula pulchra*) при роздуванні тіла шкіра розтягується і на спині з'являються дві широкі смуги жовтого кольору. Подібне пристосування властиве також ящірці *Liolepis bellina*, яка має буре криптичне забарвлення. При загрозі тварина сплющує своє тіло і виставляє бічні пурпурні смуги з жовтими включеннями.

Складніший та більш спеціалізований механізм полягає в розпорганні віялоподібних структур, складки яких приховують попереджуючі ознаки. У морських півнів (*Trigla kumu*, *Lepidotrigla burgeri*) роль віяла відіграють грудні плавці, які своїми розмірами та забарвленням попереджають про наявність отруйних шипів. Максимального розвитку цей тип пристосувань набув у плацоносної ящірки (*Amblyrhynchus cristatus*), про яку ми вже згадували раніше. Подібним пристосуванням можна вважати чубчик одуда (*Urupa erops*).

У багатьох випадках апосематичне забарвлення супроводжується й відповідною попереджуючою поведінкою. Це може стосуватися як рухів (розмахування частинами тіла, кидки тощо), так і різноманітних звуків, які ніколи не бувають занадто гучними. До цих досить відомих пристосувань можуть додаватися ще й такі, як попереджуючий запах (дикобрази, скусенси).

Важливою властивістю апосематичних тварин можна вважати їх підвищену живучість. Представники цих видів є дуже витривалими і життєздатними, що пояснюється необхідністю переносити пошкодження. Помітна зовнішність може провокувати напади молодих недосвідчених тварин, після чого апосематична тварина залишається без важких пошкоджень, які могли б виявитись смертельними для інших видів.

Одним із найцікавіших пристосувань, пов'язаних із забарвленням тіла, є мімікрія.

Часто мімікрію розглядають широко – як наслідування забарвлення чи форми певних тварин або органів рослин. Але ми використовуємо даній термін у вузькому розумінні – як наслідування властивостей апосематичних тварин. Одряду значимо, що мімікрія як пристосування відіграє таку саму захисну роль, як і криптичне забарвлення. Тому результат обох

тиців пристосувань є близьким – підвищення виживання організмів. Відмінність полягає лише в механізмі спрацювання. При критичному забарвленні організм наслідую властивості предків, які байдужі для ворога. У випадку мімікрії тварина стає помітною, наслідуючи особливості предметів, які ворог знає і яких уникає. Фахівці розрізняють два види мімікрії – бейтсівську та мулерівську.

Під **бейтсівською мімікрією** розуміють випадки, коли захищений істинний вид наслідую властивості нейтрального або добре захищеного виду. Перший з них є імітатором, а другий – моделлю. Інакше кажучи, схожість організмів вводить імовірних ворогів в оману, хибно виконуючи функцію попереджувачого (псевдоапосематичного) забарвлення (рис. 8.10).

Одне з головних правил такого пристосування є те, що імітаторів завжди менше, ніж моделей. В іншому разі вороги швидко розпізнавали б обман, що послабило б навчальне значення нападу хижака на апосематичну тварину.

Міметичні пристосування призводять до значних змін в організації видів, відрізняючи їх від споріднених. Відбуваються відхилення від типової зовнішності групи, натомість наслідуються чужі ознаки, що набуває фундаментального значення. Так, окремі види ктирів нагадують бджіл з роду *Xylocopa* і зовнішньо дуже відрізняються від родичів, бо мають широке волохате черевце та пігментовані крила.

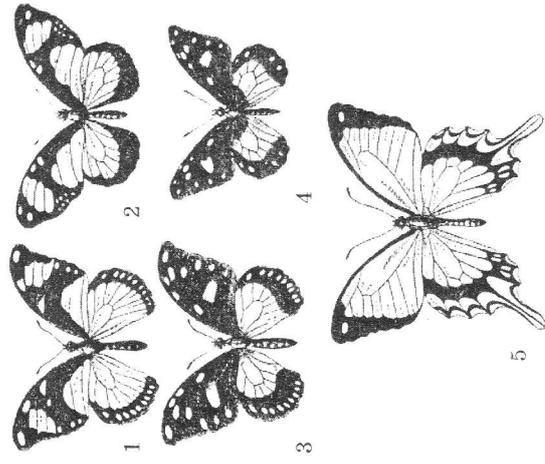


Рис. 8.10. Приклад бейтсівської мімікрії в африканського метелика (*Papilio dardanus*) (за М.С. Гіларовим, 1984):

- 1 – самка форми *hippocoön*;
- 2 – її модель (*Atauris piavius*);
- 3 – самка форми *selae*; 4 – її модель (*Atauris echeria*); 5 – самка цього виду не має міметичних властивостей

Проте зміни не обмежуються лише зовнішнім виглядом тварин – суттєво змінюється й поведінка останніх. Це може стосуватись часу активності, як у метелика склівки шерш-

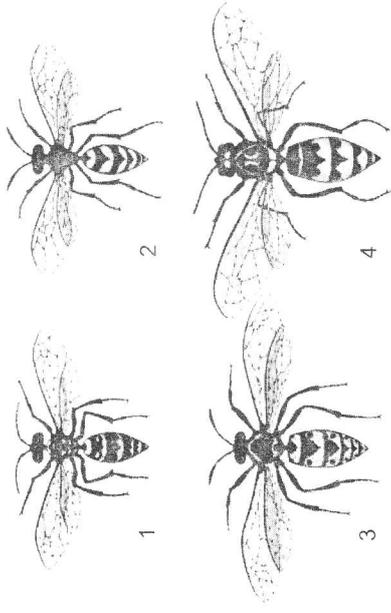


Рис. 8.11. Явище мулерівської мімікрії на прикладі різних видів ос (рис. О.В. Карнаухова):

- 1 – гальська оса (*Polistes gallicus*); 2 – бджолиний вовк (*Paravespula germanica*); 4 – шершень триангуліус; 3 – германська оса (*Paravespula germanica*); 4 – шершень звичайний (*Vespa crabro*)

неподібної (*Aegeria crabroniformis*), який на відміну від більшості представників метеликів групи *Heteroptera* веде денний спосіб життя, як і його модель. Схожими також можуть бути особливості рухів тварин і навіть спеціалізовані поведінкові акти. Спійманий жук-вусач *Dyrphya*, який за зовнішнім виглядом нагадує наізника, згинає кінчик черевця, наче намагається ужалити, висовуючи при цьому білий стрижень, яким рухає наче жалом.

Мулерівська мімікрія – це набуття кількома видами з апосематичними властивостями однакового вигляду, завдяки чому вони краще розпізнаються хижаками. Цей тип пристосувань прискорює навчання ворога щодо нейтральності певної групи апосематичних тварин завдяки тождності їх попереджувачого забарвлення. Інколи це явище називають ще синапосематичним, або спільним попереджувачим, забарвленням. При мулерівській мімікрії схожість видів може бути й незначною, але тварини мають спільні властивості (рис. 8.11).

У природі розрізнити ці два види мімікрії досить складно через відносність поняття “нейтральність” та наявність спільних рис. Форми, пов’язані між собою міметичною схожістю, мешкають в одній місцевості, оскільки ефективною мімікрією є лише за умови спільного існування зазначених форм і їх спільного

потерпання від нападів ворогів. Близькою стає й поведінка цих видів, про що йшлося раніше.

Закономірність мімікрії полягає в тому, що схожість тварин поширюється лише на зовнішні, помітні для стороннього ока структури. Причому шляхи досягнення схожості можуть бути різними і не залежать від особливостей анатомо-морфологічної будови тварини.

8.3. Пристосування як невід'ємна риса організації життя

Однією з провідних особливостей організації життя є його адаптивність, яка безпосередньо пов'язана з проблемою доцільності.

Усі властивості будь-якого організму мають пристосувальне значення і максимально відповідають вимогам довкілля.

Це стосується усіх рівнів організації живої матерії – від клітинного до екосистемного, що підтверджує доцільність пристосовувань живих організмів. Переважна більшість пристосувальних ознак, які ми розглядали раніше, стосується організменого рівня.

Зрозуміло, що всередині єдиного організму всі його частини взаємно пристосовані для виконання певних функцій. Прикладом такої пристосованості на молекулярно-генетичному рівні є принцип компліментарності, за яким відбувається подвоєння хромосом, транскрипція, трансляція тощо. Ферменти спираються лише із своїм специфічним субстратом. Будь-яка жива матерія спирається на засади взаємного пристосування, тобто втрачає окремими частинами самостійності та підпорядкування біологічним ритмам усієї системи.

Формування багатоклітинності само по собі зумовило необхідність взаємного пристосування клітин до спільного існування. Більше того, виникнення живої матерії можна розглядати певною мірою як наслідок взаємного пристосування макромолекул для спільного існування в межах єдиної клітини.

На думку О.М. Северцова, еволюція організмів є пристосувальною і полягає в розвитку ознак, що відповідають певному середовищу, в якому існує цей організм. Причому пристосувальних властивостей набувають майже всі органи будь-якого організму, враховуючи й внутрішні, які безпосередньо з довкіллям не пов'язані. Взаємоприсосовуються й окремі частини одного органа (наприклад, частини ока). Узгоджуються центральна та периферична нервова система, нерви і м'язи, окремі клітини тощо.

Це стосується і так званих фізіологічних адаптацій: переходу рослин із С-3 на С-4 шлях фотосинтезу, набуття отруйності чи неістивності організмом, формування електричних органів у деяких риб тощо – усе це пристосування організмів на фізіологічному рівні до певних умов існування (тому ми більше не приділятимемо уваги взаємоприсосовуванню окремих частин організму для виконання їх безпосередніх функцій).

Залишається ще одна група пристосовувань, якій слід приділити особливу увагу; це *складні адаптації*. Складні, бо утворюється багатокомпонентний складний механізм із багатьма чинниками, без яких він не спрацює.

Так, до складних адаптацій можна віднести пристосування жука-бомбардира (*Brachinus stercorarius*). Вважається, що його захисний апарат, розташований на кінці черевця, сформувався зі слизових залоз, які спочатку виробляли слиз для змащування. Сам апарат складається з кількох залоз, резервуара накопичення гідрохінону й перекису водню та камери згорання (рис. 8.12). З появою загрози для жука суміш речовин з резервуара виштовхується до камери згорання, куди додається фермент пероксидаза. За наявності цього ферменту перекис водню окиснює гідрохінон, перетворюючи останній на хінон, що має отруйні властивості. Увесь процес супроводжується виділенням молекулярного кисню, який виштовхує рідину з камери і розприскує. При потраплянні секрету на шкіру виникає запалення, і поки ворог прийде до тями, бомбардир встигає залишити "поле бою".

Подібне пристосування вважається складним, бо без жодного з компонентів воно не спрацює. Так, у разі відсутності резервуара накопичення перекису водню, який сам по собі є отруйним, завдавав би шкоду жуку. Без пероксидази всі інші компоненти пристосування також безглузді, тому пояснювати виникнення всього

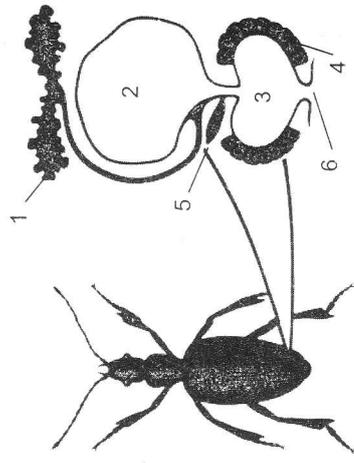


Рис. 8.12. Жук-бомбардир (*Brachinus stercorarius*) та його захисний апарат

(рис. О.В. Карнаухова):
1 – залоза, яка виділяє перекис водню; 2 – накопичувач; 3 – камера згорання; 4 – залоза, що виділяє фермент; 5 – клапан; 6 – вихідний отвір

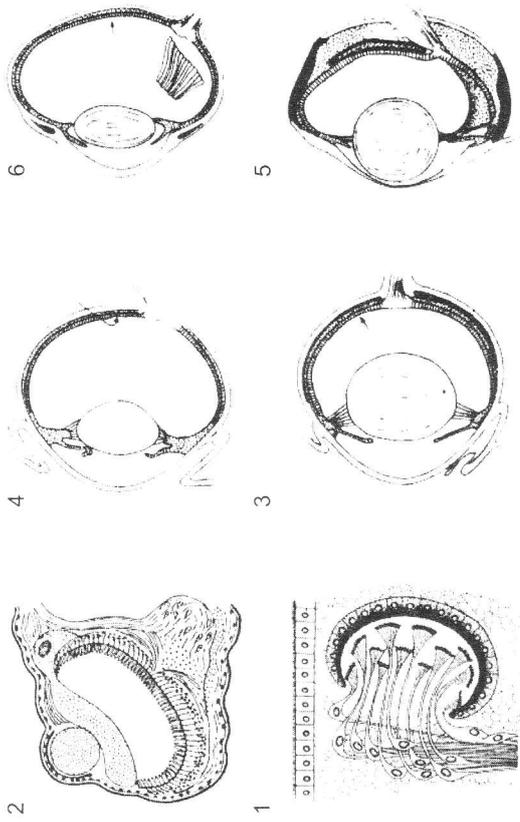


Рис. 8.13. Еволюція ока (1 – за Е. Хадорном, Р. Венером, 1989; 2 – за Ю.І. Полянським, 1987; 3–6 – за А. Ромером, Т. Парсонсом, 1992):

1 – око турбеларії (*Planatia gonoserphala*) з пігментним бокалом; 2 – око пелагічної поліхети (*Alciora*); 3 – око жаби (*Rapa*); 4 – око коня (*Equus*); 5 – око риби (*Salmo*); 6 – око птаха (*Columba*)

присотування в кілька етапів складно. Вважається, що захисний механізм бомбардира міг сформуватися шляхом комбінування сприятливих мутацій.

Децю простіше пояснюється походження таких пристосувань, як комахоїдність у рослин, ока у хребетних тощо. У цьому випадку легко визначити філогенетичні етапи формування відповідного пристосування (рис. 8.13). У цілому ми можемо віднести до складних адаптацій майже всі спеціалізовані органи високорозвинених тварин і рослин, які функціонують лише за наявності усіх компонентів. До них належать будова квіток, пристосування до запилення певними комахами чи іншими запилювачами (наявність та розташування нектарників, забарвлення й будова пелюсток, довжина й розташування тичинок і маточки тощо), структура кінцівки коня та крила птаха тощо. У багатьох випадках безпосередня організація відповідного пристосування залежить від особливостей його функціонування. Так, структура крила птаха змінюється залежно від особливостей польоту (лісовий або навколорічковий птах, різні способи ширя-

ня та інші деталі). В усіх наведених прикладах добре простежуються головні еволюційні етапи формування спеціалізованих пристосувань. Проблемі формування всього комплексу видових пристосувань присвячено наступний підрозділ.

8.4. Шляхи формування адаптацій

Формування адаптацій є наслідком мікроеволюційного процесу, тобто вимагає наявності елементарного еволюційного матеріалу та дії елементарних еволюційних факторів.

Появу селективно цінного генотипу (організму з властивостями пристосувального характеру) вважають **елементарним адаптаційним явищем**.

Проте воно ще не може вважатись готовим пристосуванням – таким воно стане лише після зміни норми реакції всієї популяції, а в подальшому – і виду. Відбувається ця зміна шляхом поступового вимирання організмів з одними ознаками (що є своєрідною платою за добір) і більш активним розмноженням з іншими.

Нині прийнято виділяти три головні шляхи формування пристосувань – **передавальний**, **комбінаційний** та **постадаптивний**.

Передавальний шлях формування полягає в тому, що сформоване пристосування за певних умов набуває нового адаптивного значення. Відповідні структури формуються ще до того, як їх використання остаточно спеціалізується. Це можна простежити на прикладі формування тім'ячка на голові в новонароджених дітей. Якщо в інших ссавців наявність тім'ячок пов'язана з особливостями формування головного мозку, то в людини вони набувають ще й нового значення – полегшують положити за рахунок рухливості кісток. Унаслідок великих розмірів мозку ссавців порівняно з рептиліями в цих форм виникає необхідність перебувати мозкової капсули на більш містку. Вихідна мозкова коробка формує лише дно, а дах і стіни мозкової капсули утворюють покривні елементи, в яких і формуються тім'ячка. Після набуття головним мозком більш-менш остаточно розмірів (подальше збільшення відбувається повільніше порівняно з ростом інших частин організму), останні заростають, і мозкова коробка набуває вигляду суцільної кісткової капсули (докладніше – далі).

Прикладом передавальних шляхів формування пристосувань організмів є також лугені риб. Вони, як з'ясувалося, були

більш давніми утвореннями, ніж плавальний міхур, але в більшості риб так і не набули адаптивного значення. Дводишні риби, які мешкають в умовах водойм із нестачею кисню, – єдиний приклад сучасних форм кісткових риб, у яких легені мають пристосувальне значення. У латимерії, яка мешкає на великих глибинах, легені так і залишилися у переадаптивному стані.

Комбінативний шлях – пристосування формуються шляхом комбінування кількох мутацій і подальшого закріплення найбільш вдалого варіанта. Його прикладом є складні адаптації, про які йшлося раніше.

Можна стверджувати, що більшість пристосовань створюється саме комбінативним шляхом. Тут особливо виразно простежується творча роль природного добору: максимальне поширення в популяції набуває найбільш вдала комбінація.

Постадаптивний шлях формування пристосовань спостігається переважно у випадках редукції певних структур чи органів унаслідок зміни умов існування організму. Наприклад, редукція очей у крога та деяких інших ссавців після переходу до підземного способу життя (у таких умовах нормально розвинені очі лише заважали б), редукція ніг у змії, які вдалися до нового способу пересування тощо.

О.М. Северцов запропонував оригінальну класифікацію шляхів формування пристосовань (на наш погляд, не втратила своєї актуальності й досі):

- 1) *спадкові зміни організації* – у цей спосіб повільно відбуваються суттєві пристосувальні зміни будови органів і функцій організмів до поступових трансформацій довкілля;
- 2) *спосіб неспадкової функціональної зміни будови*: таким чином організми здатні пристосовуватись до незначних змін довкілля, які відбуваються швидко.

Прикладами другого типу пристосовань, що мають суто адаптивне значення, є процеси загоєння ран та регенерації. Крім цього, відома велика кількість функціональних (неспадкових) змін органів: організм на зміни зовнішнього середовища відповідає незначними, але швидкими змінами своєї будови, які мають пристосувальний характер. Наприклад, зміна в межах норми реакції довжини та щільності хутра конкретної особини ссавців залежно від температурних умов.

Крім двох наведених способів, властивих як тваринам, так і рослинам, О.М. Северцов пропонує виділяти ще два, характерні лише для тварин і пов'язані з пристосуваннями шляхом зміни поведінки без змін організації. У високорозвинених тварин пси-

хологічна діяльність набуває такого рівня, що наближається, за оцінками людини, до “розумних дій”. На відміну від інстинктів ці дії не є спадковими, передається лише певний рівень психологічної організації.

Значення цього явища полягає в тому, що воно суттєво підвищує пристосованість тварин до швидких змін середовища, реакцією на які є зміна поведінки, а не організації. Наприклад, деякі перелітні птахи Європи залежно від погодних умов на своїй частині ареалу можуть кочувати, а можуть стати й ослими. Зміну поведінки тварини людина спостерігає під час полювання: відчувши небезпеку, пов'язану з діями мисливця, звірі час-то змінюють свою поведінку і більше не реагують на привабливення або інші хитрощі.

На жаль, усе це повергає нас до одвічної боротьби ідей дарвінізму і ламаркізму. Зокрема, згідно з висловом Дарвіна, неспадкові зміни для еволюційного процесу несуттєві. Дійсно, еволюційні механізми, встановлені Ламарком, багато в чому виявились штучними й надуманими. Але повний відхід Дарвіна, а потім і синтетичної теорії еволюції від організму як головної одиниці життя, також не можна вважати правильним. Наше головне завдання полягає в тому, щоб знайти золоту середину. Якщо ми торкнемось проблем еволюції людини, то виявиться, що така неспадкова риса, як навчання, відіграла провідну роль в усьому антропогенезі (докладніше – далі). Навчання ж є однією з обов'язкових передумов розвитку поведінки переважно більшості птахів і ссавців. Еволюційні зміни відбуваються впродовж усього онтогенезу. Якщо якісь неспадкові зміни сприяли активному й результативному розмноженню особини, то не можна не визнати їх пристосувального значення.

В остаточному варіанті класифікація шляхів розвитку пристосовань, запропонована О.М. Северцовим, має такий вигляд:

1. Спадкові пристосовування до дуже повільних змін середовища.

- 1.1. Спадкові зміни будови організмів.

- 1.2. Спадкові зміни поведінки тварин без зміни будови (рефлекси, інстинкти).

2. Неспадкові пристосовування до відносно швидких змін середовища.

- 2.1. Функціональні зміни будови організмів.

- 2.2. Зміни поведінки тварин “розумного типу”.

Зазначені типи розвитку пристосовань певною мірою є незалежними один від одного, тобто в одних еволюційних рядах

Вид як одна з головних форм організації життя

9.1. Історія розвитку поняття "вид"

Дослідження виду та видоутворення є однією з фундаментальних проблем сучасної біології. Незважаючи на те що сам термін "вид" був введений в біологію ще Арістотелем, задовільне тлумачення він отримав лише через 2000 років.

Людство, стикаючись із дикою природою, поставало перед проблемою її дослідження, завдяки чому вивчалися окремі види рослин і тварин. Це сприяло накопиченню певних знань про деякі властивості видів, що позначалися більш поширеним тоді терміном "порода". Цей термін уже містив три майбутні критерії виду:

- 1) морфологічний, тобто схожість певної групи особин;
- 2) фізіологічний – здатність до відтворення плодючого потомства;
- 3) генетичний – збереження ознак батьків нащадками.

Засновником систематики вважається Арістотель, причому класифікував він організми, спираючись на комплекс ознак. Термін "вид" він ввів до біології з логіки, в якій останній позначав множинність явищ у тому випадку, коли ця множинність підпорядковувалась іншій, вищій категорії – роду. Так було виявлено ще одну характеристику виду – змістовну: родове утворює лише основу, не враховуючи специфічних рис, властивих безпосередньому виду як одному з членів роду. В усьому іншому цей термін залишився невизначеним і використовувався для характеристики груп організмів будь-якої категорії за умови, що вони входили до групи організмів більшого обсягу (роду). Таким чином, близько двох тисячоліть у біології панувала перш за все нерозчленованість уявлень про таксономію, тому і питання про дослідження видів навіть не можна було ставити.

переважають одні, а в інших – інші. Так, членистоногим, одній із найбільш прогресивних груп тварин, властиве переважання рефлекторно-інстинктивного шляху пристосувань поведінки до змін середовища, але завдяки невеликим розмірам, швидкій зміні поколінь і великій плодючості загальні темпи пристосувань виявляються досить швидкими. Навпаки, у хребетних тварин, де кожна особина може набувати певного значення для збереження виду в цілому (особливо у великих представників), переважає пристосування поведінки шляхом накопичення індивідуального досвіду з подальшим його використанням.

Однією з передумов розвитку пристосувань неспадкового характеру є мультифункціональність органів. Тобто, тварина чи рослина може почати використовувати якийсь орган інакше, ніж інші предкові форми. Зрозуміло, що придатність такого органа для виконання нових функцій буде обмеженою, але за наявності відповідних мутацій і за підтримки природним добором поступово можуть розвинути відповідні спадкові зміни будови організму.

Думки вголос

Питання про доцільність пристосувань організмів та шляхів їх формування тривалий час було каменем спотикання в еволюційних теоріях. Відповідність багатьох структур організмів умовам їх існування розцінювалась не інакше, як Боже провидіння. Тільки розуміння відносності адаптацій дозволило збагнути, що будь-яке пристосування є результатом еволюційного процесу. Але почалися суперечки з приводу безпосередніх причин подібних еволюційних змін. Увесь цей розділ присвячено доведенню принципової важливості організму та його вихідної активності в досягненні ефективності будь-якого пристосування. У той же час автор цих рядків не вважає себе прибічником ламаркізму. Можливо, проблеми адаптаціогенезу потребують нових поглядів та підходів для їх вирішення?

Уперше на проблеми виду було звернуто увагу завдяки роботам Д. Рея, опублікованим наприкінці XVII століття. Він першим виокремив вид як біологічне явище і дав йому визначення, відзначивши певні специфічні риси. На його думку, вид — це найменша сукупність організмів, майже тотожних морфологічно, які разом розмножуються і дають нащадків, що зберігають цю схожість. Головним змістом виду стає постійність форми в поколіннях, тобто походження подібного від подібного.

У першій половині XVIII століття вид ще не був окреслений як стійка систематична одиниця, а робота біологів була спрямована на накопичення первинних даних. Систематизацію та узагальнення всього попереднього досвіду було здійснено К. Ліннеєм, який довів універсальність цього явища, висвітлив його значення як структурної одиниці живої матерії.

Згідно з Ліннеєм, вид є універсальним, конкретним та якісно окресленим явищем природи. В усіх родах рослин і тварин учений зміг виокремити види, довівши їх загальнобіологічне поширення, тобто що види і становлять структуру органічного світу. Саме після його робіт вид стає основною одиницею систематики.

Таким чином, наприкінці XVIII століття було відкрито ще дві важливі риси виду — його стійкість та дискретність. У процесі спостережень було встановлено, що вид зберігає свої морфологічні особливості як у часі (ознаки передаються з покоління в покоління), так і в просторі (з географічною зміною умов існування). Дискретність же його полягала в тому, що вид виявився біологічно виокремленим утворенням. Ця відмежованість від подібних утворень полягала як в морфологічних відмінностях, так і в несхрещуваності особин (або безплідності нащадків), що дозволило сформулювати морфологічний та фізіологічний критерії виду.

Прискорений розвиток знань про вид на початку XIX століття актуалізував чергову біологічну проблему — співвідношення стійкості та мінливості виду. Усі погляди того часу з цього провідного питання можна поділити, щонайменше, на три групи. Перша, яку сформулював Лінней, визнавала вид як реальний та незмінний. Подібних поглядів дотримувався і Ж. Кюв'є — засновник палеонтології та теорії катастрофізму. Відзначаючи значні відмінності в складі колишніх фаун і сучасної, він пояснив це не здатністю видів до поступових еволюційних змін, а періодичними катастрофами, унаслідок яких "невдалі" форми вимирали, а на їх місце приходили нові види. У подальшому

прихильники поглядів Ж. Кюв'є додали, що після чергової катастрофи Творець починав процес творення спочатку.

Прихильником другої системи поглядів на проблему виду був Ж.Б. Ламарк. До кінця XVIII століття він визнавав існування реальних видів, але після створення першого еволюційного вчення погляди вченого кардинальним чином змінюються. На думку Ж.Б. Ламарка, уявлення про наявність постійних видів були помилковими, оскільки в природі існують лише особини: природа надає нам лише особини, які походять одна від одної. Що стосується видів, то їх постійність відносна, а незмінність має тимчасовий характер. Таким чином, відкривши ще одну рису видів — відносність стабільності, Ламарк не зміг урівноважити здатність організмів до еволюційних змін та реальність існування видів і вважав їх не більше, ніж штучним об'єднанням особин, придатних лише для оперування в систематиці.

Третя система поглядів об'єднувала дві попередні в тезі, яку було сформульовано Е. Жоффруа-Сент-Ілером: "Види змінюються". Ще одним прибічником цієї системи поглядів був К.Ф. Рулье. Він вважав, що види — це не уявні об'єднання особин, які мають найбільшу схожість за комплексом ознак, а реальні явища природи. На думку вченого, ми маємо однакові підстави припускати незмінність видів та заперечувати її. Заперечуючи незмінність видів, прихильники цієї системи поглядів не спростували обґрунтовано пояснити причини змін останніх (запропоновані пояснення були дуже наївними).

Лише Ч. Дарвіну, який сформулював механізми зміни видів, вдалося переконати більшість учених у мінливості останніх. Згідно з його поглядами, види колісь виникають і існують тимчасово, оскільки рано чи пізно вимирають або перетворюються на нові. Учений був переконаний, що не всі зачаткові види розвиваються в справжні види — значна їх кількість вмирає або ж невизначено тривалий час залишається підрозділами вихідної групи.

Таким чином, диференціювання виду є закономірним наслідком еволюції груп через пристосування до різноманітних умов середовища і водночас передумовою подальшої його еволюції. Становлення виду, розвиток, подальша його дивергенція і занепад почали розглядатись як етапи поступового процесу пристосувальної еволюції. Так була сформульована нова загально-нобіологічна еволюційна концепція виду, а вчення про вид вийшло за межі систематики.

Як не дивно, але нову хвилю проблем в уявленнях про вид викликав активний розвиток генетики на початку XX століття. Чергова криза була зумовлена відкриттям ще однієї характеристики

виду як найскладнішої системи, що вбирає в себе велику кількість малих форм. Складна внутрішня структура вступає в протиріччя з усталеними поглядами на вид як просте, відносно однорідне утворення – елементарну, далі неподільну одиницю життя.

Таким чином, сформувалися дві протилежні концепції виду – як надзвичайно складної системи малих форм, але однорідної за своїм складом, та як групи рас. Найбільшою мірою ця двоїстість виявлялась у поглядах неорджданістів (генетики й селекціонери початку XX століття – Йогансен, де Фріз, Лотсі та ін.). За справжні види вони визнавали лише малі, спадково стійкі форми, які далі не розщеплюються, отримані як кінцеві продукти експериментального генетичного розкладання природних популяцій. Для виокремлення такого виду достатньо було знайти відмінності принаймні за однією ознакою. Такі види де Фріз запропонував називати жорданонами (на честь А. Жордана – ботаніка XIX століття, який визнавав за види лише ідеальні монотипи). Жорданон уявлявся як найнижча константна систематична одиниця, що спирається на самостійність одиниць спадковості, які визначаються законом Менделя при схрещуванні.

Звичайні види, прийняті в систематиці, отримали назву лінеонів (на честь Ліннея) і визначалися як штучні суміші форм, що не існують реально, але зручні в науковій номенклатурі. Виходячи з уявлення про вид як абсолютно однорідне утворення, неорджданісти розленовували поліморфні популяції на майже монозиготні форми. Унаслідок цього вони почали ігнорувати найважливішу рису виду – здатність до самостійного існування та відтворення.

Лише в середині XX століття поступово сформувалась біологічна концепція виду, яка підкреслювала двоїстість біологічного значення видів: з одного боку, репродуктивну ізоляцію, а з іншого – спільність генофонду. Нині загальновизнаною вважається біологічна концепція політипного виду.

9.2. Сучасні уявлення про вид

Життя – дискретне, і цю його ознаку можна вважати одним із найбільш фундаментальних законів природи. Дискретність виявляється не лише в тому, що життя на нашій планеті представлена окремими особинами (індивідами), а й у тому, що останні об'єднуються у види. Тому вид як природне явище є основною структурною одиницею живої природи.

На жаль, оптимального визначення виду досі не запропоновано, хоча кількість спроб скоро може сягнути кількості самих видів. Більшість із них зроблено систематиками, переважно з метою виокремлення ознак, придатних для класифікації форм на практиці. Часто запропоновані визначення спираються на визнання збірності виду як явища: він вважається сукупністю певних особин, популяцій, екотипів, підвидів або ж ознак, поколів тощо. При цьому враховуються лише деякі характеристики (переважно, поверхові) того чи іншого виду, але найбільшим їх недоліком є усвідомлення виду як простої сукупності форм, за якою втрачається розуміння його цілісності.

Протилежна тенденція, тобто визначення виду як групи організмів, об'єднаних типом організації (морфологічної, фізіологічної, генетичної тощо), також настановхується на нову проблему: повністю монорморфних видів у природі не існує. На думку Ч. Дарвіна, кількість відмінностей, яка визнається достатньою для виділення двох форм в окремі види, майже не піддається визначенню. Тому функціональні визначення виду не можуть бути універсальними.

Згідно з Е. Майром, *вид* – це група популяцій, представники яких вільно схрещуються або мають таку можливість і репродуктивно ізолювані від інших подібних груп. Сама концепція біологічного виду ґрунтується на трьох головних положеннях: 1) види визначаються не відмінностями, а відокремленістю; 2) види складаються не з окремих особин, а з популяцій; 3) більш адекватно види визначаються репродуктивною ізолюваністю, ніж неплодючістю при схрещуванні особин (мається на увазі не лише генетична, але й інші види ізоляції).

Ми під *видом* будемо розуміти генетично відособлену, стійку, але потенційно здатну до розвитку форму існування живої природи, яку можна вважати етапом та основною одиницею еволюційного процесу. Тобто, організми в єдиний вид об'єднуються на підставі кількох критеріїв та спільності їх еволюційної долі.

Уся історія вивчення видів доводить, що не існує жодної ознаки організмів, яку можна було б використовувати як універсальний абсолютний критерій. Так, найперший критерій, використаний людиною, – це *морфологічний*. Він не містить жодної можливості визначити, яка міра відмінності структур може прийматись за видову. Пошук з часів К. Ліннея суттєвих відмінностей досі не дає бажаного результату, бо одна й та сама ознака в різних систематичних групах має різне систематичне значення. Наочним прикладом є значні морфологічні відмінності за цілими кореляційними системами ознак свійських тварин, які мають статус

породних, у той час як видові відмінності в інших групах мають значно менший (принаймні, на порядок) прояв.

Тому одна й та сама ознака в різних групах набуває принципово відмінного таксономічного значення або, навпаки, втрачає його, стаючи прикладом лише варіації внутрішньовидової мінливості. Більше того, згідно з Е. Майром,

будь-яка ознака (від мікроскопічної, враховуючи будову хромосом, і до макроскопічної) у представників одних груп може бути критерієм виду, а в інших – роду, родини чи взагалі не мати систематичного значення.

Географічний критерій у випадку ізоляованого використання може сприяти виділенню в ранг виду будь-якої просторово відокремленої популяції. Причому зовсім не гарантується відсутність поділу на частини населення організмів, об'єднаних за всіма іншими показниками. Узагалі цей критерій не дозволяє розрізняти морфологічно відмінні види, що мешкають разом, але може сприяти об'єднанню просторово розмежованих організмів, тотожних за іншими показниками.

Лише у випадку, коли ареали мають значну ізоляованість, географічну визначеність виду можна вважати його суттєвою рисою. Географічний ареал є обов'язковою характеристикою виду, але він не може виступати абсолютним та єдиним його критерієм.

Майже таку саму характеристику має й *біохімічний критерій*. Не існує ніяких специфічних видових речовин або імунологічних чи будь-яких інших реакцій. Біохімічні ознаки мають таке саме значення, як і морфологічні, географічні або будь-які інші. Тому при сучасних захопленнях біохімічними, молекулярно-біологічними чи подібними дослідженнями видової структури слід пам'ятати, що вид не зводиться до генетичного коду. При незалежному використанні біохімічних властивостей організмів виникає проблема достатності відмінностей між окремими групами організмів, зміст виду втрачається, і його межі можна встановити лише довільно.

Усе зазначене є справедливим і для будь-яких інших критеріїв виду. Так, *екологічний критерій* не дозволяє відрізнити навіть протилежні відмінності ознак у межах однієї популяції. Не має абсолютного значення й *генетичний критерій*, враховуючи статево ізоляцію (*фізіологічний критерій*). Це пов'язано з тим, що екологічно або етологічно ізоляовані види в штучних умовах можуть схрещуватись, даючи плідних нащадків. Тому

при визначенні систематичного статусу групи організмів слід спиратися лише на весь комплекс відомих критеріїв.

При визначенні *універсальності* виду в цілому виникають два питання: 1) вид так само давній, як і життя, чи виник пізніше?; 2) вид існує в усіх сучасних групах організмів? Щодо часу появи виду як біологічного явища прямих свідчень не існує. Вважається, що час формування цієї структури припадає на період появи в протобіонтів здатності до точної саморепродукції. Це пояснюється глибокою одноманітністю та консерватизмом структур і біохімічних процесів у живих організмах, що свідчить про їх значну давність. Вид із самого початку пов'язаний зі стійкістю генетичного апарату (у першу чергу мають на увазі процеси редуплікації). Тому можна передбачати, що вид виник лише з переходом до стійкого самовідтворення протобіонтів.

Перші фактичні дані про викопні рештки певних видів надають на протерозойські відкладення (кварцити Південної Австралії, Європи тощо). Дослідження стародавньої фауни та флори з цих відкладень (бактерії, синьозелені водорості, гідродіди, медузи, анеліди тощо) свідчать, що навіть півтора мільярди років тому вид у живих організмів як явище не відрізнявся від сучасних. Згідно з поглядами В.І. Вернадського, у час зародження життя еформувався й складний комплекс живих форм: утворення окремих особин відбувалося разом з формуванням первинних видів біоценозів та біосфери.

Щодо поширення виду серед сучасних організмів, то, на думку більшості вчених, усі сучасні групи організовані у види, тобто в цьому розумінні вид є універсальним явищем живої природи. У той же час існують й інші погляди на цю проблему, зокрема допускається існування "довидових форм життя", якими вважаються віруси, або ж явище виду поширюють лише на організми зі статевим розмноженням.

Універсальність виду виявляється й у його загальних ознаках, властивих майже всім живим організмам. По-перше, вид є надіндивідуальним утворенням, тобто складається з великої кількості особин, а його чисельність виступає якісною характеристикою. По-друге, вид має єдину спадкову основу, яка проявляється в специфічності системи ДНК – РНК – білки, схожості процесів обмінних реакцій та морфогенезу, будови особин та внутрішньовидових взаємовідносин популяцій. Тобто, вид виступає відносно однорідним утворенням і набуває статусу особливої одиниці.

До властивостей виду слід віднести здатність до самовідтворення і збереження під час розмноження своєї якісної визначеності та відмежованості від інших подібних утворень. Вид

обов'язково має певні межі свого поширення в природі (ареал) та є окремою ланкою в кругообігу речовин.

Незважаючи на свою ізоморфність, вид завжди має внутрішню структуру і певну диференціацію. Основною одиницею цієї системи виступає популяція. І, нарешті, вид через свою здатність до еволюційних змін має тимчасове існування, яке набуває вигляду філогенетичної гілки. Разом з цим він є достатньо стійким і не має будь-якого внутрішнього закладеного строку існування.

Таким чином, видом можна вважати лише ті групи особин, яким властиві зазначені ознаки. При цьому слід враховувати, що в кожного виду розвиток окремих ознак може досягати різного рівня і в кожному окремому випадку можуть додаватись його нові приватні ознаки.

Вид у цілому можна уявити як одну з первинних і основних форм організації живої матерії.

Принцип складної організованості життя полягає в тому, що в складі живого покриву Землі водночас існує велика кількість підпорядкованих систем різної організованості. Особливістю цієї організованості є поява нової якості при об'єднанні двох складових, що не пояснюється властивостями останніх. Відносно життя організації виступає у вигляді просторово-часової впорядкованості різних елементів. Сьогодні визнається наявність кількох ієрархічних рядів взаємопов'язаних елементів життя різних рівнів організації (особина – популяція – екосистема – біосфера; особина – популяція – вид).

Наявність відносно самостійних, універсальних, стійких живих систем, пов'язаних між собою сітчастими та ієрархічними відносинами, й зумовлює існування та еволюцію органічного світу. Дані біогеохімії, палеонтології та інших наук свідчать, що організм, вид, біоценоз і біосфера в цілому є первинними формами життя. Іншими словами, з самого початку жива матерія почала самовпорядковуватись.

Вид є особливою, високо надіндивідуальною формою організації життя, яка здатна, з одного боку, існувати незвичайно тривалий термін, а з іншого – може відносно самостійно еволюціонувати. Відсутність внутрішніх обмежень тривалості існування виду докорінно відрізняє його від організму (тим більше – від доорганізменних структур) і біоценозу й наближує до біосфери в цілому. Згідно з сучасними еволюційними уявленнями біологічні структури, які досягли видового рівня організації, автоматично набувають внутрішньої здатності до невизначено

тривалого існування. Однак ця спроможність може реалізуватись лише у випадку загальної спрямованості дії природного добору на збереження вже наявної адаптивної норми реакції, що в природних умовах ніколи повністю не реалізується.

Сучасний рівень знань дозволяє припустити, що еволюційний процес відбувається майже виключно на *популяційно-видовому рівні існування життя*. Будь-які допопуляційні структури, незважаючи на наявність мутаційного процесу, не здатні до самостійних еволюційних перетворень. Еволюція організму не є якимось самостійним та незалежним від виду процесом. У природі відбувається лише еволюція видів, але найбільш наочними є зміни, які відбулися з особиною – нижчою формою організації життя порівняно з видом.

Щодо здатності біоценозів та біосфери в цілому до еволюційних змін, то серед учених поки що не існує єдиної думки на цю важливу проблему (розглядається в другому розділі). Ми тут лише зазначимо, що сукцесійні зміни роблять біоценоз нестійкою структурою, а флористичні та фауністичні зміни складу біосфери в геологічному часі, як вважають деякі вчені, не змінюють принципів організації останньої (обов'язковими залишаються такі компоненти кругообігу речовин та енергії, як продуценти, консументи та редуценти).

Вид – це *якісний етап еволюції*, але розуміють його по-різному. Деякі вчені, розглядаючи дану проблему, зазначали, що значна кількість видів не еволюціонувала після своєї появи, існуючи тривалий час без змін або вимираючи. Тому вони ставили під сумнів постулат про вид як стадію (етап) еволюції. Е. Майр запропонував розглядати вид не як етап, а як результат етапу видоутворення. Ми ж будемо розглядати вид як вузловий етап видоутворення. Оскільки він водночас є результатом видоутворення і може виступати основою подальшого еволюційного процесу.

9.3. Сучасні проблеми виду

Навіть загальновизнана біологічна концепція виду не повністю влаштує біологів. Сучасні генетико-еволюційні визначення виду придатні лише для тих організмів, що розмножуються статевим шляхом з перехресним заплідненням. Стосовно *агамних, партеногенетичних форм* та організмів, що *розмножуються шляхом самозапліднення*, використання цього терміна потребує певних уточнень. Оскільки вид сьогодні визнається не

генетично замкненою, а генетично стійкою системою, концепція виду може бути використана й для цих груп живих організмів. Видом у них слід визнавати групу фенотипічно схожих особин, які мають споріднений генотип, займають спільний ареал і пов'язані загальною еволюційною долею.

Велика кількість рослин здатна розмножуватись вегетативним шляхом, а деякі з них (у першу чергу форми, отримані штучним шляхом) взагалі втрачають здатність до статевого розмноження. Певні види є апоміктами (для формування насіння необхідно, щоб пилок потрапив на маточку й почав проростати, а запліднення не відбувалося) або розмножуються шляхом партеногенезу. Останній спосіб розмноження (без запліднення) домінує поширений серед тварин. Причому у форм з факультативним партеногенезом (коловертки, деякі ракоподібні, попелиці тощо) залишається здатність до нормального розмноження, оскільки перед настанням несприятливих умов існування з'являються самці, які запліднюють самиць звичайним шляхом. Проте агамні та облігатнопартеногенетичні форми вже не підходять під біологічне визначення виду, оскільки в них ніколи дві особини не беруть участі в створенні спадкового комплексу тварини, тобто кожна особина має лише одного батька.

Наслідком агамного та партеногенетичного розмноження є те, що всі нащадки кожної особини генетично майже тожожні своєму батьку, виключаючи формування мутацій, тобто усі нащадки однієї особини впродовж будь-якої кількості поколінь пов'язані між собою своїм походженням та ознаками значно більше, ніж з будь-якою іншою особиною. Постає питання: ця група є окремим видом чи лише його різновидом? Відповіді на нього можна було б лише спираючись на критерій схрещуваності, але вона в них взагалі відсутня.

Тому в зазначених форм найважливішими для визначення видів є морфологічні особливості особин та спільність їх еволюційної долі.

Ціла низка нових проблем виникає при дослідженні виду в *палеонтології*. Це пояснюється тим, що вид розглядається не лише в просторі, як у неонтології (сучасність), а ще й у часі. Критерій схрещуваності для палеонтологічних форм стає зовсім непридатним незалежно від способу розмноження колишніх організмів. Тому основними критеріями стають морфологічний та реконструктивно-біологічний (враховуючи скам'янілі сліди, залишки життєдіяльності тощо). Але і в цьому разі опис виду

потребує великої кількості досліджених організмів, інакше вчені не можуть скласти необхідного уявлення про індивідуальну варіативність певних ознак.

Усі сучасні організми пов'язані між собою до певної міри спільними предками, тобто окремі природні групи можна поставити як кінцеві гілки єдиного еволюційного дерева. Тому виокремленість певних форм виникає передусім завдяки неповноті палеонтологічних даних і нез'ясованості всіх можливих перехідних форм (за винятком деяких груп організмів).

Останнє ускладнює розуміння еволюційних шляхів деяких груп, але значно спрощує їх класифікацію. Переважна більшість викопних форм спочатку описувалась лише на окремих (часто неповних) екземплярах, тому визначення їх видової належності не викликало особливих труднощів. Однак подальші дослідження виявили наявність значних хронологічних варіантів. Система ж класифікації та номенклатури, спрямована на встановлення груп організмів, стає зовсім непридатною для самостійних у певних місцях чи часових періодах, але пов'язаних безперервною низкою переходів у будь-якому іншому місті або періоді.

Враховуючи суттєві зміни в часі як ареалів, так і внутрішньовидової структури і навіть морфологічних ознак організмів, що належать до однієї еволюційної гілки, від поняття "вид" у палеонтології відмовились і стали використовувати родові назви або ж термін *фрагрія* на позначення відрізка філогенетичного дерева, який відповідає строку формування одного виду (аналог виду в неонтології).

Ще однією проблемою виду є нерівноцінність деяких видів за їх встановленням та визначенням. Деякі види встановлюються лише за кількома особинами, що не надає жодних уявлень ні про їх поширення, ні про індивідуальну мінливість, ні про інші суто видоспецифічні характеристики. Особливо це стосується викопних форм організмів.

Інша справа з сучасними поширеними видами. Для їх вивчення проводиться щорічний обсяг язиковий облік мисливських тварин, за прогнозуванням спалахів масового розмноження певних шкідників стежать відповідні служби, для дослідження стану популяцій рідкісних та зникаючих видів здійснюють спеціальні моніторингові роботи тощо. Усе це озброює вчених знаннями не лише про поширення виду, а й його структуру, динамічні процеси, дозволяє оцінювати наслідки різноманітних впливів. Постає така сама проблема й при визначенні видів лише за деякими

Видоутворення як основне явище еволюційного процесу

ознаками, наприклад, морфологічними. Тому агамні форми ми не можемо прирівнювати до справжніх біологічних видів із ставим розмноженням, оскільки в цьому випадку окреслення видових меж не спирається на критерій схрещуваності і може стати досить умовним.

Слід враховувати, що *природні види* мають певні відмінності від визнаних у *систематиці*. Це одна з причин, через які повна *природна класифікація* не може бути створена, оскільки всі наявні форми повинні отримати в ній чітку визначену ступінь. В реальності ж види мають складну структуру з певною кількістю *проміжних, перехідних* форм тощо. Особливі проблеми виникають унаслідок тривалості процесу видоутворення, коли певна група вже виокремилася з материнського виду, але ще не набула остаточної видової самостійності.

Проблема змісту цього терміну постає при порівнянні видів *різних систематичних груп*. Це стосується не лише відмінностей внутрішньовидової структури (кількості підвидів, чисельності, стаєво-вікової структури тощо), розмірів ареалу, екологічних особливостей, але й значущості окремих видів. Так, якщо комар *Aedes flavescens* є одним із багатьох представників роду *Aedes*, то деякі роди представлені єдиним сучасним видом. Губатий носоріг (*Ceratotherium simum*), наприклад, єдиний сучасний представник роду *Ceratotherium*. Качокіс (*Ornithorhynchus anatinus*) є взагалі єдиним сучасним представником цілої родини *Ornithorhynchidae*, у той час як гатерія (*Sphenodon punctatus*) – навіть підкласу ящірогадів, або дзьобоголових (*Lepidosauria*) класу плазунів. Зрозуміло, що ми не можемо ці види визнавати рівноцінними.

Усі ці питання не можуть бути вирішеними водночас, а деякі з них потребують постійної пильної уваги з боку фахівців. Особливої актуальності означені проблеми набули в останній час, коли одним із пріоритетних напрямків стає природоохоронна діяльність, спрямована на збереження видового розмаїття живих форм.

Думки вголос

Проблема визначення виду не може мати однозначного вирішення, як і значна кількість інших біологічних проблем. Так, якщо вчені досі сперечаються, чи слід вважати віруси живими, то чи можемо ми порівнювати їх види з видами будь-яких інших груп організмів? Безпервинність та невпинність еволюційного процесу забезпечуватимуть біологічнo-натуралістів роботою, доки існуватиме людство. Тобто, ми ніколи не будемо мати зовсім повної картини видового складу живих організмів на планеті Земля, оскільки останній знаходиться в стані постійних перебудов. Тим більше ми не повинні сподіватися, що коли-небудь почнемо повністю керувати цим процесом.

10.1. Зміст видоутворення

Якби видоутворення не існувало, ми зіткнулися б з проблемою необмеженої гібридизації між усіма сучасними формами. Наслідком цього явища став би повний хаос гібридних форм із наймовірними комбінаціями ознак. Жодна особина не була б пристосована до конкретних умов існування і поєднувала б у собі несумісні функції. Зрозуміло, що подібні форми здебільшого є нежиттєздатними, і можна очікувати на їх швидку елімінацію. Єдиний же “генералізований” вид, який і міг би утворитись унаслідок подібних процесів, не мав би жодного спеціалізованого пристосування до конкретних умов існування.

Існують різноманітні типи перешкод, що запобігають вільній гібридизації, надаючи змогу різним видам розвиватися в умовах генетичної незалежності. Завдяки цьому кожен із них спеціалізується, пристосовуючись до різних умов життя. Видоутворення – це найбільш швидкий та ефективний спосіб закріплення нової комбінації генів, придатної для певних умов. Воно є основою еволюції, оскільки еволюційний процес будь-якого масштабу можна уявити як адаптивне перетворення популяції або сукупностей популяцій, тобто як сукупність процесів видоутворення. На думку більшості сучасних учених, немає жодної специфічної закономірності утворення вищих таксонів, яку не можна було б пояснити видоутворенням. Хоча існують й інші уявлення: формування принципово нових складних механізмів пристосувального характеру пов'язане зі швидкими неочікуваними перебудовами.

Сам термін “видоутворення” вживається на позначення двох процесів – збільшення кількості видів та перетворення видів у часі. Інколи перший процес називають кладагенезом, а другий

анагенезом. Деякі вчені термін "видоутворення" використовують лише в першому значенні, а другий процес називають філетичною еволюцією. Однак насправді принципових відмінностей між цими процесами не існує, оскільки обидва відбуваються в межах певного простору за певний час. Єдина відмінність полягає у збільшенні кількості видів унаслідок першого процесу та заміні одного виду іншим – унаслідок другого.

Під **видоутворенням** ми розуміємо процес поділу раніше єдиної генетично відкритої системи за відношенням складових компонентів на кілька генетично самостійних (не обов'язково закритих, але обов'язково стійких).

Материнська форма при цьому може залишатись без суттєвих змін або підпадати значним перетворенням аж до повного зникнення. Кількість дочірніх форм може дорівнювати одній або кільком, що залежить від особливостей самого процесу видоутворення.

Видоутворення характеризується нерівномірністю темпів, що властиве й різним географічним чи екологічним расам одного виду при різних способах видоутворення. Наслідком такої нерівномірності може стати одночасне існування предкової популяції виду та популяцій-нащадків різного ступеня еволюційного розвитку.

Згідно з сучасними науковими уявленнями видоутворення – це процес, що здійснюється в групі особин, тобто утворення нового виду відбувається шляхом еволюційного перетворення популяції чи групи популяцій. Зміст видоутворення полягає в тому, що перетворені популяції набувають все більшої самостійності, стаючи стійкішими та конкурентоспроможними (зростає їх чисельність, розширюється ареал, закріплюється екологічна ніша тощо).

Проте процес формування нових структур, реакцій, пристосувань тощо не завжди призводить до появи нового виду, тому процеси формотворення та видоутворення не можна ототожнювати. Формотворення відбувається переважно на молекулярному та клітинному рівнях, спричиняючись до змін окремих організмів. Воно може бути підґрунтям для видоутворення, але останнє відбувається лише на популяційно-видовому рівні. Мішлывість не може безпосередньо переходити в процес видоутворення. Лише через елімінацію непристосованих варіантів, завдяки спрямовуючій та накопичувальній дії природного добору може відбутись перетворення популяцій і як наслідок становлення нового виду.

10.2. Алопатричне видоутворення

У наш час переважна більшість еволюціоністів услід за Е. Майром розрізняє *алопатричне* та *симпатричне* видоутворення, враховуючи наявність/відсутність територіальної розмежованості груп, які еволюціонують. Проте, на думку К.М. Завадського, цей принцип далеко не вичерпує всіх можливих типів видоутворення. Тому розглянемо найбільш важливі його форми.

Алопатричне (від грец. *allos* – інший та *patris* – батьківщина) **видоутворення** відбувається завдяки наявності між популяціями географічної ізоляції, яка діє тривалий час (інколи так і називають – географічне видоутворення).

Видоутворення шляхом формування та розокремлення географічних рас є досить поширеним і добре відомим способом формування нових видів.

М. Вагнер ще наприкінці XIX століття одним із перших звернув увагу на можливість формування нових видів лише завдяки географічній ізоляції. У своїх роботах він показав повсюдність географічної мінливості та підкреслив можливість перетворення певної популяції на самостійний вид у випадку її ізоляції. Географічна мінливість як чинник викликала в Дарвіна сумніви щодо незмінності видів, проте не змусила визнати цю теорію. На думку вченого, головною проблемою теорії географічного видоутворення було те, що ізоляція сама по собі не може пояснити адаптивного значення безпосередньої будови організмів, що вступає в протиріччя з теорією еволюції. У більшості ж випадків ознаки, яких торкається географічна мінливість, не мають безпосередньо пристосувального значення.

Нині, коли добре відомі механізми, які зумовлюють складову мінливість, та різноманітні внутрішньопопуляційні процеси, подібних проблем уже не виникає. Більше того, сьогодні можна говорити про різні форми алопатричного видоутворення, зокрема географічне та екологічне.

Під географічним видоутворенням розуміють процес пристосування до нових кліматичних та біоценотичних умов. Значна кількість видів, які мали в третинному періоді великі ареали, змінювалася шляхом утворення та виокремлення географічних рас. Формуються популяції, які розмножуються "всередині себе" внаслідок їх віддаленості від інших популяцій або через значний вплив просторів, непридатних для існування. Пристосування до специфічних умов мешкання та напівізоляція від

(*C. cornix*) ворони, зустрічаючись у Європі, утворюють нешироку зону гібридизації, про що вже йшлося раніше.

Іншою причиною географічного видоутворення може бути розселення певних видів. Як приклад наведемо спорих (*Polygonum aviculare*), утворення географічних рас якого пояснюється рознесенням його насіння з Європи у східному та південному напрямках.

Таким чином, можливі два найбільш виразні способи географічного видоутворення. Перший – це *фрагментація ареалу материнського виду* під впливом різних кліматичних та біогеографічних причин. Сам процес видоутворення відбувається в цьому випадку не під час міграції, а вже після її завершення через певні зміни середовища. Другий – полягає в тому, що видоутворення може проходити *під час міграції*, коли перетворення популяції відбувається одночасно з її розселенням. Найбільш помітні зазначені процеси на островах, особливо океанічних (більш докладно – у наступному розділі).

Але на будь-якому острові, незалежно від особливостей його походження, виникають специфічні умови (у першу чергу – географічна ізоляція більшою або меншою мірою), що завжди сприяє активному видоутворенню. Вихідна дефектність острівної фауни чи флори (відсутність багатьох компонентів, властивих материкам) та певна обмеженість ресурсів території острова зумовлюють високу активність процесів формоутворення, а в багатьох випадках – адаптивну радіацію (формування багатьох споріднених видів, що розійшлися самостійними екологічними нішами в умовах відсутності конкурентів).

Інкони може відбуватися багаторазова колонізація нових ізоляваних територій, унаслідок чого з'являється кілька видів. Так, зяблик (*Fringilla coelebs*) двічі колонізував Канарські острови, причому першого разу сформував новий вид *Fringilla teydea*, а в другому – виник лише підвид. Голуби роду *Ptilinopus* колонізували острови Фіджі тричі, а форми, що були першими, так далеко еволюціонували від вихідної, що сьогодні вчені відносять їх до іншого роду.

Форми, які походять з однієї й тієї батьківської групи, у разі тривалої ізоляції можуть набувати генетичної самостійності на видовому рівні. Але у випадку безперервної інвазії (відсутня чітка географічна ізоляція через постійне надходження особин материнської форми) більш ранні та пізні переселенці втрачають можливість незалежного еволюційного розвитку.

Такі самі високі темпи видоутворення властиві й гірським системам, у яких різке чергування різних біотопів призводить



Рис. 10.1. Географічна мінливість роду *Platycercus* в Австралії (за А. Кейном, 1958):

1 – *P. icterotis*; 2 – *P. velustus*; 3 – *P. adscinius*; 4 – *P. eximius*; 5 – перекривання ареалів

інших популяцій сприяють становленню географічних рас, які в подальшому можуть перетворитися на окремі види (рис. 10.1).

Так, конвалія (*Convallaria majalis*) як вид сформувалася в міоцені (близько 25 млн років тому) й розселилася в широкотіпних лісах. У четвертинному періоді відбулося знищення цього виду на частині його ареалу та зсув на південь, а після відходу льодовиків розпочався зворотний процес – поширення разом з лісами на північ. Таким чином утворилися п'ять самостійних, відалених одна від одної територій, зайнятих цим видом, що й зумовило формування самостійних географічних рас.

Відзначимо, що в Європі значна кількість видів утворилася саме внаслідок географічної ізоляції, викликаній льодовиковим періодом. Під час максимального зледеніння Центральної Європи переважна більшість живих організмів змістилася на південний схід та південний захід і збереглася на Піренейському півострові та на Балканах. Поширення цих форм після відходу льодовика привело до їх зустрічі на певній частині ареалу, де вони гібридизують, ведуть себе як самостійні види або ж взагалі не перетинаються.

Прикладом є звичайний (*Luscinia luscinia*) та південний (*L. megarhynchos*) солов'ї, ареали яких дещо перекриваються в Європі: у місцях їх зустрічі вони надають перевагу різним типам рослинності. Так само й чорна (*Corvus corone*) та сіра

до значної територіальної розмежованості окремих популяцій. Видоутворенню сприяє і просто ізоляція відстанню, про що добре свідчать так звані кільцеві види. Найбільш відомими є приклади з мартином сріблястим (*Larus argentatus*) та клушею (*L. fuscus*), а також з підвидами синиці великої (*Parus major*).

Уперше кільцеві види були описані Штегманом для двох видів мартинів – сріблястого та клуші. Вважається, що виникли ці форми на території колишньої Берингії, а після опущення дна океану та утворення Берингової протоки, напевне, почали розселення в східному та західному напрямках. Під час розселення на нові території (деякі вчені вважають, що напрямків розселення було більше, що пов'язане з періодом зледеніння Євразії) відбувалося формування нових підвидів. Незважаючи на те що між собою ці підвиди вільно зустрічаються майже на всьому просторі їх існування, у Європі відмінності між сріблястим мартином та клушею доходять до такого рівня, що останні вже не зустрічаються.

У великої синиці також наявний досить великий ареал, що охоплює більшу частину Євразії і розпадається на території мешкання окремих підвидів. Особливості розселення (імовірно, обходили Гімалайські гори) призвели до того, що два підвиди (*Parus major* і *P. major minor*), зустрівшись на Далекому Сході, мешкають не зустріваючись. Наведені приклади ілюструють *географічне видоутворення під час розселення*.

Під *екологічним видоутворенням* К.М. Завадський пропонує розуміти утворення нових видів шляхом формування локальних екотипів та їх подальше розокремлення, тобто процес, який здійснюється тими самими шляхами, що й географічне видоутворення. При цьому слід враховувати, що поділ рас на географічні та екологічні умовний. Найбільш наочним прикладом екологічного видоутворення можна вважати формування екологічних рас у багатьох прісноводних риб (озимі та ярові тощо), які можуть відрізнятися як за строками розмноження, так і за місцями нересту та іншими екологічними характеристиками, набуваючи повної ізоляції. На думку К.М. Завадського, екологічне видоутворення є таким же поширеним серед тварин і рослин, як і географічне. Оскільки принципів відмінностей між ними немає, ми не вважаємо за необхідне розглядати це питання більш докладно.

Таким чином, при алопатичному видоутворенні спочатку виникає та чи інша форма географічної ізоляції.

У випадку тривалої дії цього чинника популяція встигає набути специфічних рис і виробити певні біологічні механізми ізоляції від вихідної форми. Якщо ж ізоляція була неповною або дія її обмежувалась незначним терміном, то формотворні процеси уповільнювались і сприяли появі лише нового підвиду.

10.3. Симпатричне видоутворення

Під *симпатричним видоутворенням* (від грец. *syn* – разом та *patris* – батьківщина) ми розуміємо процес формування нових видів у межах ареалів батьківських видів, тобто без участі географічної ізоляції.

Чимало учених тривалий час піддавали сумніву його можливість або ж, як Е. Майр, вважали, що формування будь-якого виду можна пояснити за допомогою алопатичного видоутворення. Основним контраргументом у невизнанні цього способу видоутворення була проблема формування генетичної незалежності нового виду в межах єдиного ареалу зі старим. Сьогодні симпатричне видоутворення так само визнається, як і алопатричне.

Механізми симпатричного видоутворення є більш різноманітними порівняно з алопатичним. Пояснити це можна тим, що причиною симпатричного видоутворення є та чи інша форма біологічної ізоляції. У тому випадку, коли її тиск виявляється недостатнім, а нова форма не усувається негативною дією природного добору, відмінності з часом можуть зростати, і нова форма може досягти видового статусу.

У рослин порівняно часто причиною цієї форми видоутворення може бути безпосередньо генетична ізоляція, яка переважно має вигляд *полілоїдії* (рис. 10.2). Найшвидше зміни спадкового матеріалу можуть відбуватися внаслідок *автополілоїдії*, яка полягає в кратному збільшенні кількості хромосом.

Полілоїдні форми відрізняються більшими розмірами як організму в цілому, так і окремих його частин, прискореними ростовими процесами, підвищеною життєздатністю та плодючістю тощо. Вважається, що це може бути однією з причин значного поширення саме полілоїдних форм у несприятливих умовах існування (поляри широти, гірські умови тощо). Прикладом є загальновідомі рослини – бавовна, цукровий очерет, картопля, банан, хризантема, жоржина тощо.

Іншим не менш поширеним процесом формування нових видів шляхом відносно швидкої зміни їх спадковості є *алополі-*

терену (*P. spinosa*), а також малини (*Rubus maximus*) від двох видів – *R. idaeus* та *R. spectiosa*.

Серед тварин також трапляються випадки зародження нових видів шляхом поліплоїдії, але кількість прикладів значно менша порівняно з рослинами. Вважається, що поліплоїдія можлива серед тварин лише в партеногенетичних форм (хоча нічні подібні форми знаходять навіть серед хребетних тварин). Більш поширеною є гібридизація, властива риbam, птахам, але особливо – безхребетним тваринам.

Експериментальним шляхом у штучних умовах установлено, що значна кількість видів при зустрічванні дає плодюче потомство. Узагалі вважається, що міжвидові гібриди наявні в усіх родах ссавців, причому значна кількість є плодючою (відоми сім міжвидових гібридів у кіз, по чотири – у лам і собак, а в биків трапляються навіть міжродові гібриди).

Серед птахів гібридні форми досить поширені навіть у природних умовах, про що вже йшлося раніше. Наведені приклади свідчать, що в багатьох випадках генетична ізоляція є вторинним явищем.

З поліплоїдією та гібридогенезом тісно пов'язана проблема раптового видоутворення. Певний час учені сперечалися щодо можливості раптового видоутворення (новий вид виникає впродовж одного покоління). Підставою для подібних заяв можуть бути поліплоїди або гібридні форми, які відразу набувають генетичної ізоляції від предкових форм. У той же час ми повинні розуміти, що ці форми можуть вважатися лише потенційними видами. Розвиток та реалізація цієї потенції є історичним процесом, який здійснюється з урахуванням дії усіх наведених раніше еволюційних механізмів.

Отже, з одного боку, ми не можемо не визнавати за реальність швидке формування принципово нових форм шляхом гібридогенеза чи поліплоїдії, а з іншого – ці форми можуть стати справжніми видами лише через певний час (у разі, якщо це дійсно може статися). Тому навіть ці форми видоутворення не можна порівнювати до раптового видоутворення. Наявність нових форм гібридного або поліплоїдного походження може лише прискорити загальний хід еволюції.

Зауважимо, що цим можливістю симпатричного видоутворення не вичерпуються. Більше того, у тварин переважаючими формами ізоляції, на відміну від рослин, є екологічна та морфологічна. Прикладами початкових форм подібного видоутворення можуть бути наведені вище факти в розділі про біологічну ізоляцію. Зокрема, це стосується різних екологічних рас

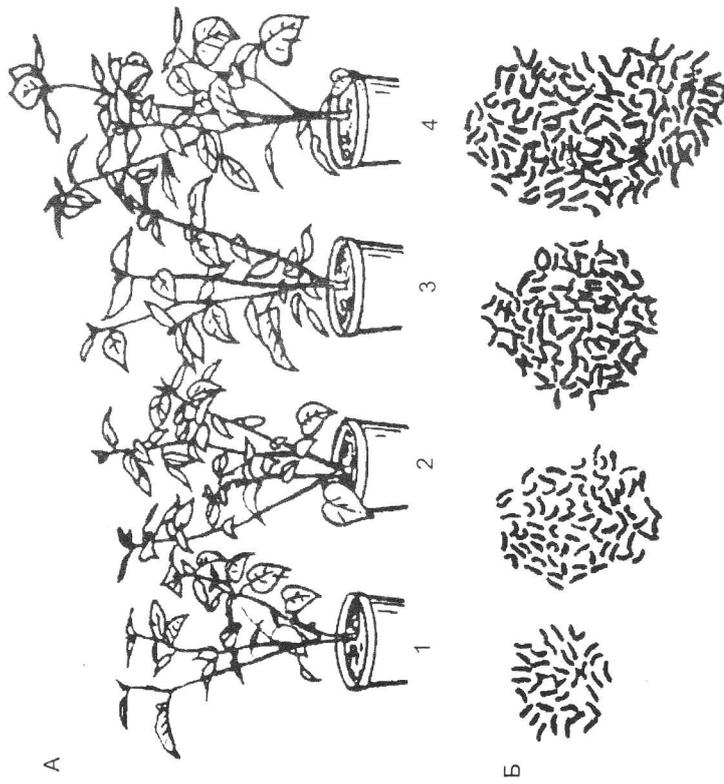


Рис. 10.2. Поліплоїдія в пасльону чорного (*Solanum nigrum*) (за К.М. Ситником, 1986):

А – загальний вигляд рослин; Б – хромосомні набори; 1 – диплоїд (36 хромосом); 2 – тетраплоїд (72 хромосом); 3 – гексаплоїд (108 хромосом); 4 – октоплоїд (144 хромосоми)

плоїдія, яка виникає внаслідок гібридизації кількох видів з подальшим збільшенням кількості хромосом.

Однією з найбільш важливих для людини груп, що виникли подібним шляхом, є рід пшениця (*Triticum*), значна кількість представників якої має гібридогенне походження.

Віддалена гібридизація відіграє певну роль у процесах видоутворення, підтвердженням чого є наявність значної кількості гібридів у природі. Одним із прикладів є горобинокизилник, знайдений на півдні Якутії не окремими екземплярами, а цілою популяцією, яка освоїла значну територію (близько 300 км). Експериментально було доведено гібридогенне походження домашньої сливи (*Prunus domestica*) від аличі (*P. divaricata*) та

("ярові" та "озимі") популяції багатьох видів риб, зозулі, що пристосувались до різних хазяїв тощо).

Таким чином, особливістю симпатричного видоутворення є те, що основною причиною формування нового виду стає та чи інша форма біологічної ізоляції.

У деяких випадках відразу виникає генетична ізоляція нової форми від батьківської, інколи вона розвивається лише згодом. Сформувавшись, новий вид "вирішує проблему" ареалу свого мешкання, через що може стати навіть алопатичним батьківськ-кій формі. Це також ускладнює аналіз особливостей походження та поширення конкретного виду.

10.4. Інші форми видоутворення

В. Грант запропонував виділяти ще й *квантове видоутворення*, яке спирається на *принцип засновника* Е. Майра. Зміст його полягає в тому, що початок новому виду може дати зовсім невелика група організмів (навіть одна пара), яка потрапила до нових умов під час розселення.

Зрозуміло, що подібна група дуже обмежена в кількості спадкової інформації, через що вона не має пластичності, необхідної для пристосування до несприятливих умов. Тому в переважній більшості випадків подібні групи приречені на вимирання. Але в разі, коли ці організми потрапляють до сприятливих умов існування, ніщо не стримує їх здатності до освоєння території, і новий вид може сформуватись упродовж незначного проміжку часу (найбільш характерне для острівних систем теплих регіонів).

Отже, квантове видоутворення можна вважати різновидом алопатичного, оскільки в обох випадках передумовою формування нового виду є географічна ізоляція. Найважливіші відмінності полягають лише у швидкості процесів формування нового виду.

Велика популяція зі значним запасом генетичного матеріалу, потрапивши до нових умов існування, здатна пристосовуватись до змін довкілля. Проте, в конкретних умовах селективної цінності набуває лише певна група генотипів, а всі інші в цьому разі стануть генетичним тягарем. Новий вид зможе сформувати-

ся лише за умови значного переважання селективно цінних генотипів, що супроводжується великою платою за добір (вимирання непристосованих організмів). Увесь процес перетворення виду є тривалим і супроводжується інтенсивною елімінацією на перших етапах.

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

К.М. Завадський виділив ще *неоформогенне* та *мікроаккумулятивне видоутворення*. Неоформогенне, на його думку, це швидка мутаційна зміна вихідної форми, яка відразу набуває адаптивного значення і викликає несумісність з особинами материнської популяції. Отже, ця форма може привертатися до симпатричного видоутворення. Мікроаккумулятивне видоутворення спирається на накопичення дрібних адаптивних зсувів і має переважно алопатичний характер.

Таким чином, будь-які з розглянутих форм видоутворення обов'язково спираються на дію географічних або біологічних ізоляційних механізмів. Тому достатньо виділення лише алопатичного та симпатричного способів видоутворення з подальшою їх деталізацією в разі потреби.

Принципово іншим є перебіг *філетичної еволюції*, яка спирається на розмежованість батьківських та дочірніх форм у часі. Основною філетичної еволюції є адаптивні перетворення популяцій у часі, які не супроводжуються дивергенцією. Найбільш відомими прикладами філетичної еволюції є історія формування коней та слонів. Водночас філетична еволюція визнається однією з форм еволюції груп організмів, унаслідок чого її розглядають разом з іншими питаннями макроеволюції.

Думки вголос

Процес видоутворення є непередбачуваним, а переважна більшість ознак новоутвореного виду, на перший погляд, не має суто пристосувального значення. Це може стосуватись анатомо-морфологічних структур, поведінки або інших особливостей організації того чи іншого виду. У будь-якому разі основною передумовою формування нового виду виступає та чи інша форма ізоляції, без якої становлення окремого виду взагалі неможливе. У той же час навіть за сприятливих умов далеко не кожна нова форма може перетворитись на новий вид.

ТЕСТ-КОНТРОЛЬ

1. Елементарною еволюційною одиницею синтетична теорія еволюції визнає:
а) особину;
б) популяцію;
в) вид.
2. Статеві-вікова структура популяції залежить від:
а) біологічних особливостей виду;
б) диференційованої народжуваності;
в) диференційованої смертності.
3. Генетична єдність популяції зумовлюється наявністю:
а) мутацій;
б) рекомбінації генів;
в) панміксії.
4. Основою для еволюційних перетворень є:
а) спадковість;
б) мінливість;
в) спадкова мінливість.
5. Зміна форми листків у стрілолиста – це мінливість:
а) паратипна;
б) генетична;
в) клінальна.
6. Елементарним еволюційним матеріалом синтетична теорія еволюції вважає:
а) гени;
б) геноми;
в) мутації.
7. У людини наявні 23 пари хромосом, а в людиноподібних мавп – 24. Подібні перетворення генотипу є наслідком такого типу мутацій:
а) делеції;
б) робертсонівських перетворень;
в) анеуплоїдії.
8. Елементарним еволюційним фактором є:
а) мутаційний процес;
б) мутації;
в) тривала та спрямована зміна генотипного складу популяції.
9. Частина спадкової мінливості, що падає на вибірку загибелі під час дії природного добору, – це:
а) генетичний тягар;

- б) неспадкова мінливість;
в) асортативне схрещування.

10. З наведених елементарних еволюційних факторів, спрямовуючу дію має:
а) ізоляція;
б) природний добір;
в) популяційні хвилі.
11. Еволюційне значення популяційних хвиль полягає в:
а) зміні чисельності певних видів;
б) зміні концентрації ознак в популяції;
в) знищенні непристосованих особин.
12. Динаміка чисельності ондатри в Європі у XX столітті є наслідком:
а) періодичних популяційних хвиль;
б) неперіодичних популяційних хвиль;
в) різких коливань чисельності внаслідок надзвичайних подій.
13. Обмеження панміксії викликається дією:
а) природного добору;
б) ізоляції;
в) мутаційного процесу.
14. Формування 25 видів равликів р. *Achatinella* на о. Оаху є наслідком дії:
а) екологічної ізоляції;
б) фенологічної ізоляції;
в) географічної ізоляції.
15. Відсутність гібридів у природних умовах між триголковою та дев'ятиголковою колючками зумовлена:
а) етологічною ізоляцією;
б) анатомо-морфологічною ізоляцією;
в) генетичною ізоляцією.
16. Основою для боротьби за існування виступає:
а) норма реакції організмів;
б) неоднорідність особин;
в) нестача ресурсів.
17. Наслідком дії статевого добору в популяції є:
а) індивідуальна мінливість;
б) поліморфізм;
в) статевий диморфізм.
18. Еволюційний зміст природного добору полягає в:
а) диференційованій смертності;

- б) диференційованому розмноженні;
- в) контролі пристосованості.

19. Наслідком дії якої форми природного добору є поліморфізм популяцій:

- а) групової;
- б) дизруптивної;
- в) спрямовуючої?

20. Що слід вважати наслідком дії стабілізуючої форми природного добору:

- а) коеволуції комах-запилювачів та квіткових рослин;
- б) розвиток відносин за типом "хижак - жертва";
- в) формування індустріального меланізму.

21. Елементарне адаптаційне явище - це:

- а) формування нової ознаки;
- б) формування нового виду;
- в) формування селективно цінного генотипу.

22. Редукція кінцівок у змії виникла шляхом:

- а) предадаптивним;
- б) комбінативним;
- в) постадаптивним.

23. Формування смугастого забарвлення в шершня та германської оси є прикладом:

- а) розчленованого забарвлення;
- б) мюллерівської мімікрії;
- в) бейтсівської мімікрії.

24. Формування захисного апарата жука бомбардира є:

- а) фізіологічною адаптацією;
- б) складною адаптацією;
- в) предадаптацією.

25. Хто ввів у науковий обіг поняття "вид":

- а) Арістотель;
- б) Рей;
- в) Лінней.

26. Ламарк вважав, що види:

- а) незмінні, але реальні одиниці життя;
- б) реально існуючі змінні одиниці життя;
- в) змінні і тому нереальні одиниці.

27. Формування домашньої сливи відбувалося шляхом:

- а) алополіплідії;
- б) автополіплідії;
- в) квантового видоутворення.

28. Прикладом географічного видоутворення можна вважати:

- а) формування горобинкизильника;
- б) появу східного і західного солов'я;
- в) виникнення різних видів тютюну.

Список рекомендованої літератури

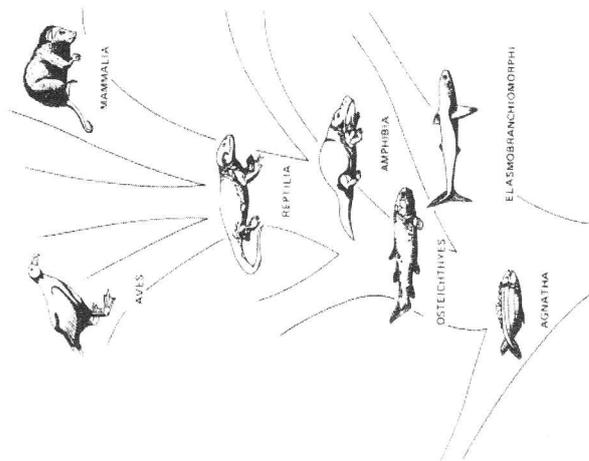
1. Аносов И.П., Кулинич Л.Я. Основы эволюционной теории. - К.: Твим интр, 1999.
2. Беклемишев В.Н. Биологические основы сравнительной паразитологии. - М., 1970.
3. Битон М., Харпер Дж., Таусен К. Экология особи, популяции и сообщества. - М.: Мир, 1989. - Т. 1, 2.
4. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. - М.: Прогресс-Традиция, 1999.
5. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. - М., 1978. - Т. 1, 2.
6. Гоженко В.О. та ін. Паразитизм як біологічне явище. - Запоріжжя: Вид-во ЗДУ, 2001.
7. Грант В. Видообразование у растений. - М.: Мир, 1984.
8. Грант В. Эволюционный процесс. - М.: Мир, 1991.
9. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. - М.: Мир, 1990.
10. Давиташвили Л.Ш. Теория полового отбора. - М.: Изд-во АН СССР, 1961.
11. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М., 1952.
12. Догель В.А. Курс общей паразитологии. - Л., 1947.
13. Докинз Р. Эгоистичный ген. - М.: Мир, 1993.
14. Жизнеспособность популяций / Под ред. М. Сулея. - М.: Мир, 1989.
15. Завадский К.М. Вид и видообразование. - Л.: Наука, 1968.
16. Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. - Л.: Наука, 1973.
17. Ильюченко Р.Ю. Память и адаптация. - Новосибирск: Наука, 1979.
18. Ичас М. О природе живого: механизмы и смысл. - М.: Мир, 1994.
19. Кайданов Л.З. Генетика популяций. - М.: Высшая школа, 1996.
20. Кейн А. Вид и его эволюция. - М.: Изд-во иностранной литературы, 1958.
21. Кипятков В.Е. Мир общественных насекомых. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1991.
22. Константинов А.В. Основы эволюционной теории. - Минск: Вышэйшая школа, 1975.

23. Котт Х. Приспособительная окраска животных. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1950.
24. Ламарк Ж.Б. Избранные произведения. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 1, 2.
25. Лопатин И.К. Зоогеография. – Минск: Высшая школа, 1989.
26. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968.
27. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974.
28. Микулинский С.Р. К.Ф. Рулье и его учение о развитии органического мира. – М.: Изд-во АН СССР, 1957.
29. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Мир, 1973.
30. Плюснин Ю.М. Проблема биосоциальной эволюции. – Новосибирск: Наука, 1990.
31. Проняев А.В., Рожков Ю.И. Исследование по теории отбора. – М., 1998.
32. Ретрессированная наука / Под ред. М.Г. Ярошевского. – Л.: Наука, 1991.
33. Рожков Ю.И., Проняев А.В. Микроэволюционный процесс. – М., 1994.
34. Свердлов А.С. Введение в теорию эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1981.
35. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Крагкий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1969.
36. Уильямсон М. Анализ биологических популяций. – М.: Мир, 1975.
37. Хедрик Ф. Генетика популяций. – М.: Техносфера, 2003.
38. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980.
39. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946.
40. Эпштейн В.М., Грешнер М.Ю. Лекции по истории биологии. – Х., 1997.
41. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высшая школа, 1989.

МАКРОЕВОЛЮЦІЯ

Досі ще існують біологи, які дотримуються цнотливості в елементарних основах сучасної біології і які вважають, що, наприклад, про ароморфози можна розмовувати й без знання сучасної біології. Ця цнотливість породжує як відповідну реакцію певну зарозумілість у середовищі молекулярних біологів, особливо серед тих, хто не здобув нормальної біологічної освіти, кому здається, що можна міркувати про еволюцію, не засвоївши того фактичного та ідейного багажу, який був накопичений біологією за 225 років становлення та розвитку наукового трансформізму.

М.М. Воронцов



Засоби перетворення органів та функцій

Макроеволюційні перетворення організмів учені часто зводять до процесу формування надивовижних систематичних категорій. У той же час далеко не завжди вдається обмежитись лише цими проблемами. Саме на цьому рівні особливо гостро постають питання узгодженості розвитку організмів, пристосування до перетворення певних органів та їх систем, напрямків розвитку та причин прогресивних або регресивних трансформацій різних груп організмів. На жаль, більшість із зазначених питань досі залишається без задовільних відповідей, бо макроеволюційні процеси виявляються найгірше дослідженими в системичному еволюційному вченні. Можливо, це є наслідком надмірного захоплення більшістю біологів процесами та явищами, які відбуваються на доорганізменному рівні, які далеко не завжди дають необхідне уявлення про загальне здійснення природних явищ.

Пускові механізми формування певних пристосованих організмів, які мають постійне значення в їх житті, набувають врешті-решт ендеогенного статусу. Цілком зрозуміло, що функціональні зміни є вирішальними в подальшому еволюційному розвитку певних груп: риюча лапа ссавців може розвиватися лише в риючої тварини; ласт може формуватися лише в по-справжньому плаваючої тварини; міцні щелепи властиві лише тій тварині, яка подібною тверду їжу або ж розриває тканини більшою за розмірами здобиччю; пристосовані до стрибків ноги розвиваються лише в стрибаючої тварини. Зворотний шлях розвитку неможливий – ласт не може розвиватися в наземної тварини. Але це не виключає того, що наявність необхідних анатомо-морфологічних, фізіологічних та інших особливостей не лише полегшує перехід відповідних організмів до нових умов існування, а в деяких випадках може ставати й обов'язковою передумовою, без реалізації якої подібний перехід стає неможливим.

11.1. Передумови еволюції органів та функцій

Оскільки органи та функції, що виконуються ними, взаємопов'язані, то й еволюціонування їх відбувається паралельно. Не можна ставити питання таким чином: що змінюється першим – орган чи функція, оскільки відбувається це одночасно. Однією з загальноновизнаних властивостей органів є їх мультифункціональність. Нові, інколи навіть непередбачувані функції відкриваються в подальшому при глибших дослідженнях організмів. Зрозуміло, що різні органи певною мірою відрізняються за своїми функціональними можливостями, що найбільш наочно простежується на рецепторах, специфічних до певних подразників.

Виявляється, що інколи навіть вузькоспеціалізовані органи виконують цілу низку функцій. Так, будь-який орган рослин, крім своїх основних функцій, може виконувати й інші: листок, крім функції фотосинтезу та транспірації, подеколи використовується як орган запасаєння поживних речовин та води, вегетативного розмноження, виведення шкідливих речовин тощо. Це може стосуватися навіть тканин: провідні тканини в рослин виконують також опорну функцію, епітелій з продишками, крім захисту від висихання та несприятливої дії сонячного проміння чи вітру, допомагає регулювати випаровування вологи (транспірація) та газообмін.

Мультифункціональність властива й органам тварин, але найуніверсальнішим органом слід визнати руку людини, якій властива надзвичайна кількість функцій. Мультифункціональними так само є й внутрішні органи – навіть рудиментарні органи відіграють певну роль у функціонуванні організму (апендикс, що втратив функцію травлення, залишається одним з органів, які відповідають за імунні реакції організму).

Пояснюється це тим, що одноклітинні організми відразу виконували всі життєво необхідні функції. Так само, до процесу диференціювання, усі клітини є тотипотентними, тобто теоретично можуть виконувати майже всі функції. Можливо, пригнічення одних функцій і переважання інших є наслідком диференціювання, певною мірою скорегованого організмом.

Однією з передумов еволюції органів та функцій слід визнати кількісні зміни останніх, тобто інтенсивність їх проявів. Це стосується як різних видів, що відрізняються один від одного за більшістю функціональних характеристик, так і окремих організмів одного виду, оскільки неоднорідність останніх простежується й на функціональному рівні. Так, швидкість пересування є неоднаковою не лише в різних видів (заєць, вовк, кінь тощо), але й у різних особин цих видів, що зумовлюється їх індивідуальними характеристиками.

Кількісні зміни функцій можуть бути зумовлені мінливістю кількості або розмірів однорідних структур, що їх виконують. Слід враховувати, що будь-які функції організму змінюються кількісно і навіть якісно під час онтогенезу. Наочним прикладом якісних змін функцій є метаморфоз, особливо коли личинка та доросла форма розвиваються в різному середовищі.

Таким чином, мультифункціональність органів та можливість кількісних змін функцій виступають основними передумовами еволюційних перетворень органів під час філогенезу.

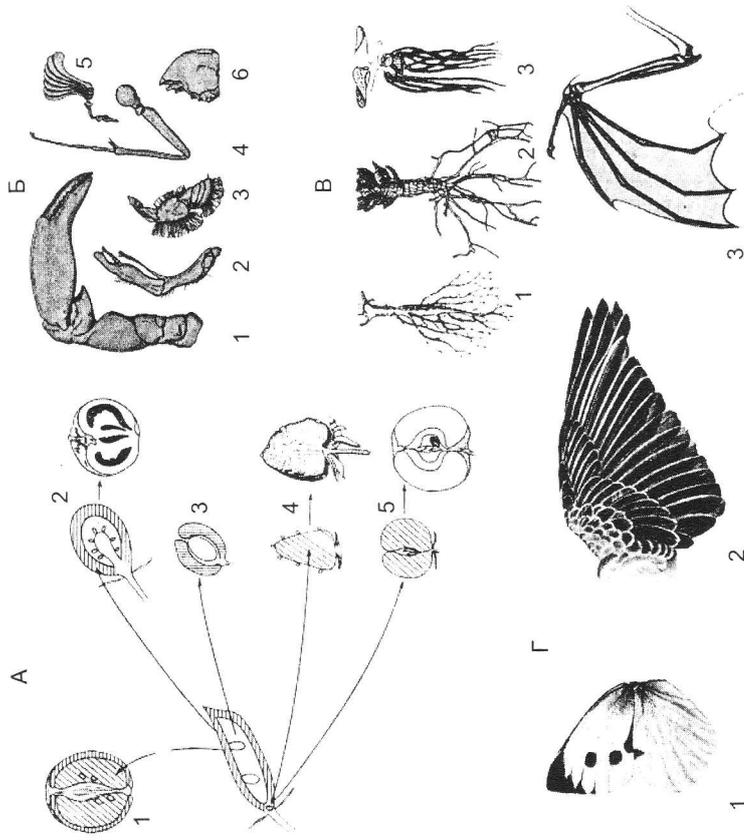


Рис. 11.1. Приклади аналогічних та гомологічних органів у рослин і тварин (за різними авторами):

А – гомологія тканин плодів насінних рослин: 1 – апельсин; 2 – томат; 3 – зав'язь відсутня; 4 – суниця; 5 – яблуко; Б – гомологія кінцівок у членистоногих: 1 – клешня рака; 2 – копулятивний орган; 3 – плавальна нога водяного жука; 4 – ходильна нога комах; 5 – вусик; 6 – мандибула; В – аналогічні коренеподібні утворення в рослин: 1 – коріння мальви; 2 – ризоїди моху; 3 – коренеподібний підвидний листок салівині; Г – аналогія крила у тварин: 1 – метелик; 2 – птах; 3 – кажан

Ознаки та властивості організмів, які мають спільне походження при їх різній анатомо-морфологічній будові, називаються **гомологічними**, а при зовнішній схожості, але незалежному походженні, органи називаються **аналогічними** (рис. 11.1). Аналогія завжди викликана схожістю в способі життя (крила в літаючих тварин – птахів, комах, ящерів тощо; риюча кінцівка

вовчка та крота, інші приклади). Гомологія спирається на схожість генотипів і початкових етапів онтогенезу, а відмінності в будові та функціонуванні цих органів викликані розходженням організмів по різних екологічних нішах (кінцівка коня, кіта, кажана тощо є наслідком пристосування цих тварин до різних умов існування).

11.2. Модуси органогенезу

З великої кількості способів перетворення органів та функцій (модуси органогенезу) найважливіші такі.

Посилення головної функції – вважається одним із основних способів їх перетворення. У багатьох багатоклітинних організмів прогресивні зрушення здійснюються саме цим шляхом, причому посилення функції в нащадків супроводжується певними перебудовами структури органа. Досягати воно може як шляхом зміни будови органа, так і збільшенням кількості одиниць компонентів. Так, інтенсифікація роботи серця в хребетних тварин відбувається в першу чергу внаслідок перебудови структури останнього, що дозволяє остаточно розділити кола кровообігу в ссавців та птахів. Птахам властиве значне зростання кількості м'язових волокон у серцевому м'язі внаслідок надзвичайно інтенсивної його роботи (рис. 11.2). Так само розвиток м'язів крил птахів супроводжується не лише зростанням їх біомаси, але й перебудовою грудної клітки з утворенням кіля, який покращує прикріплення та функціонування відповідних м'язів. Таким чином, досить часто в еволюції перебудова та зростання кількості компонентів відбуваються одночасно. Інтенсифікація функції може торкатися як органа в цілому, так і його окремих частин, що зумовлює зміну співвідношення окремих частин у нащадків. Прикладом може бути посилення функції бігу в копитних внаслідок перебудови структури кінцівки з інтенсивним розвитком окремих пальців та редукцією інших.

Послаблення головної функції також визнається досить поширеним явищем. Це пояснюється тим, що будь-який орган, головна функція якого слабшає, підпадає редукції (рис. 11.3), поширеній серед живих організмів. У той же час слід розуміти, що цей процес значно складніший і майже не відбувається самостійно. Так, послаблення функції зору в підземних мешканців викликає редукцію очей. Але в більшості випадків дегенерація одного органа пов'язана з інтенсивним розвитком іншого,

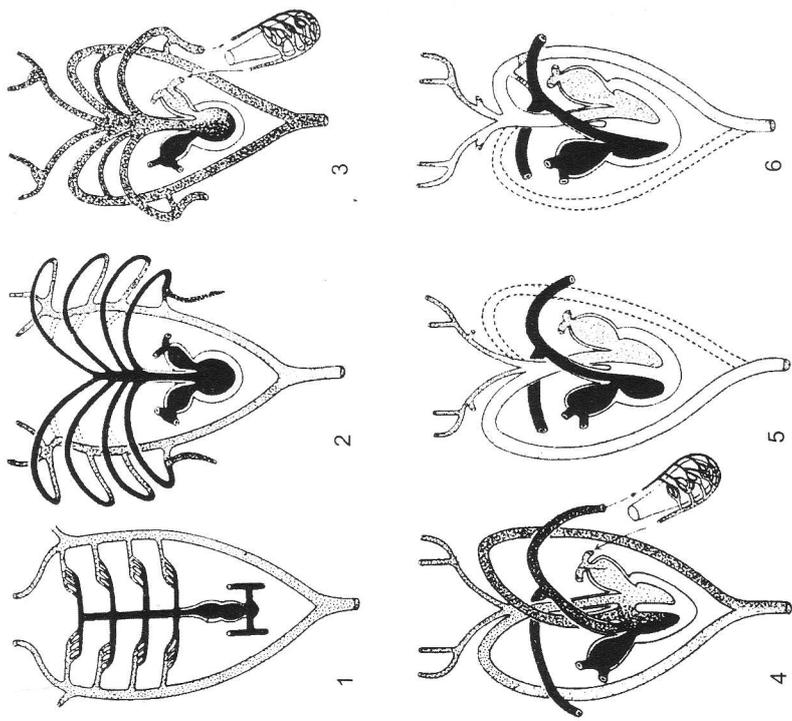


Рис. 11.2. Схема будови серця та артеріальних дуг в різних класах хребетних (за Е. Хадорном, Р. Венером, 1989):

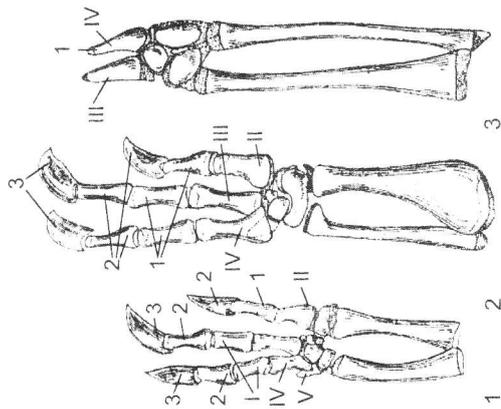
1 – риби; 2 – личинки земноводних; 3 – хвостаті земноводні після метаморфозу; 4 – рептилії; 5 – птахи; 6 – ссавці (римськими цифрами позначено артеріальні дуги)

який функціонально замінює попередній (явище субституції, або заміщення).

На думку О.М. Северцова, основою для подібних перетворень є серйозні зміни умов існування певних організмів і, як наслідок, розвиток нових пристосувань. Лише після цього відбувається суттєва редукція зайвого органа, функцію якого перебирає на себе інший, більш прогресивний. Так, послаблення головної функції волоссяного покриву в китоподібних слід розглядати лише паралельно з активним розвитком підшкірного жиру, який відповідає в цих тварин за процеси терморегуляції.

Рис. 11.3. Редукція кінцівок у зміноподібних ящірок (за О.М. Северцовим, 1945):

- 1 - скелет передньої кінцівки;
2 - скелет задньої кінцівки *Seps tridactylus*; 3 - скелет задньої кінцівки *Orhiodes striatus* (римські цифри позначено пальці)



Полімеризація органів

стосується збільшення кількості однорідних органів або структур. Це досить поширений спосіб еволюційного перетворення, який стосується в першу чергу посилення гольовної (або й інших) функції.

Приклади подібних перетворень можна спостерігати в багатьох безхребетних тварин (рис. 11.4) та в рослин з повторенням однорідних структур. Це можуть бути пелюстки, тичинки чи інші компоненти квітки, сегменти тіла тварин тощо. У хребетних, зокрема змій, збільшилася кількість хребців, а в деяких ссавців з деревним способом життя (чіпляються за гілки) зросла кількість хребців у хвості.

Олігомеризація органів та концентрування функцій є зменшенням кількості однорідних органів або структур, яке пов'язане з інтенсифікацією функції. Найбільш помітний цей процес на перетвореннях нервової системи у безхребетних (рис. 11.5). Нервовий ланцюг анелід набуває суттєвих змін у

комахах в першу чергу через редукцію окремих нервових вузлів, а в деяких випадках (мухи й інші високорозвинені форми) через злиття гангліїв

Рис. 11.4. Приклад полімеризації органів (за К. Нідоном та ін., 1991).
У кістянок (1, 2) кількість членків з кінцівками дорівнює 15, у той час як у геофіла (3) коливається від 49 до 57.

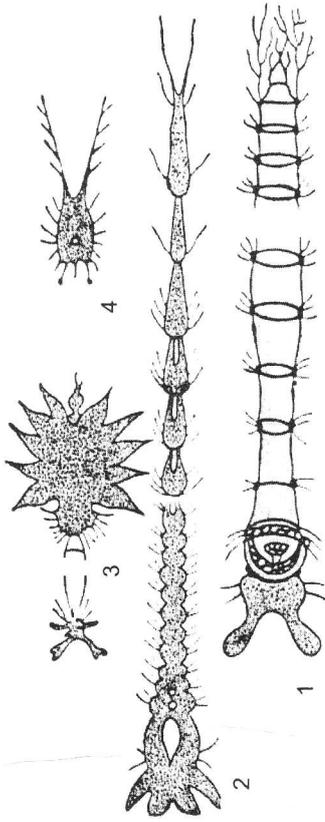
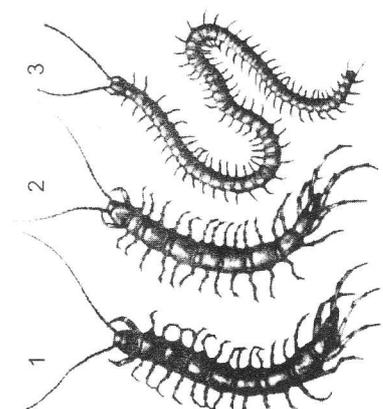


Рис. 11.5. Процес олігомеризації на прикладі змін будови нервової системи в ракоподібних (за В.Ф. Наталі, 1963):

- 1 - заброноги; 2 - тонкопанцирні; 3 - краби; 4 - веслоногі

та формування великих нервових угруповань. Шляхом злиття окремих елементів відбувається еволюція скелету птахів, а гомінаними є хребці, які зростаються в ділянці поперека, таза, хвоста. Прикладом диференціювання, спеціалізації та випадіння частини гомологічних та гомодинамічних органів можна вважати зменшення кількості пальців у копитних.

Зменшення кількості функцій відбувається при спеціалізації певних органів чи структур або ж усього організму. Так, пристосування хребетних до польоту шляхом перетворення кінцівок на крила (ящерці, птахи, кажани) призводить до зникнення більшості функцій, які виконувались раніше кінцівками. Часто зменшення кількості функцій пов'язане з посиленням головної функції. Так, процес перетворення кінцівок у копитних тварин зменшує кількість їх вторинних функцій; скорочення шиї в китоподібних зменшує кількість вторинних функцій ротового апарата (рис. 11.6).

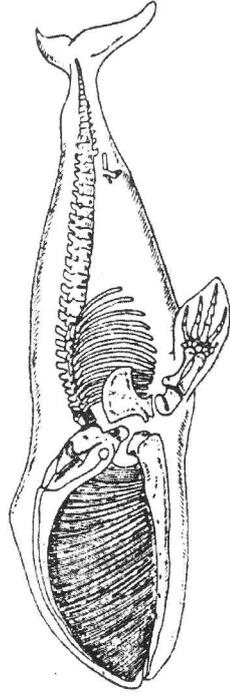


Рис. 11.6. Абрис тіла та скелет гренландського кита (*Balaena mysticetus*) (за О.М. Северцовим, 1945)

Збільшення кількості функцій може наступати навіть без суттєвих анатомо-морфологічних змін відповідного органа. Наочним прикладом можна вважати людську руку, яка, залишаючись морфологічно наближеною до генералізованого плану будови кінцівки, розвиває надзвичайну кількість функцій. Зростання кількості функцій може також відбуватись при збереженні головної функції органа – наприклад, при утворенні леза в пластинчатозябрових молосків, які, крім функції дихання, виконують й транспортвальні функції (їжі до рога), а в деяких форм ще використовуються як виводкова сумка.

Розподіл функцій та органів має місце в разі спеціалізації гомологічних гомодинамних органів на виконання конкретних функцій з усього кількісного спектру, що супроводжується відповідними перебудовами самих органів. Наочним прикладом можна вважати зуби ссавців (рис. 11.8). На відміну від предкових форм у ссавців залишаються лише короткі крайові ряди зубів на щелепах, які в дорослому стані формують чотири типи. Передні – різці – мають просту конічну або долотоподібну форму (відкусують). За ними розташовані ікла (по одному) – великі, загострені, з глибоким коренем (використовуються пере-

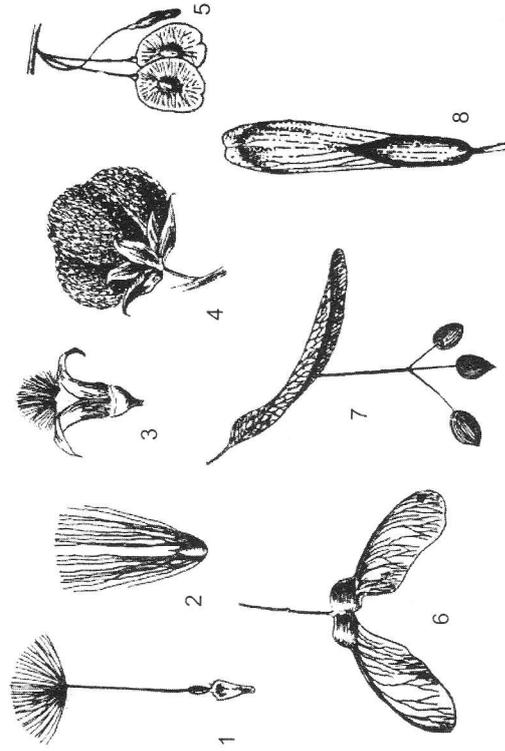


Рис. 11.7. Приклади анемофілії (за С.С. Морозюк та ін, 1991):

1 – кульбаба; 2 – тополя; 3 – верба; 4 – бавовник; 5 – в'яз; 6 – клен; 7 – липа; 8 – ясен

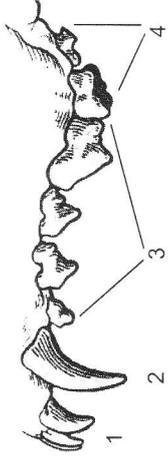


Рис. 11.8. Спеціалізація зубів у ссавців (за Б.О. Кузнецовим, 1975):

1 – різці; 2 – ікла; 3 – передкутні; 4 – корінні

важно хижаками для нападу на жертву; найскравішим прикладом є шаблезубі тигри). Передкутні зуби (часто – дволопасні), що мають на коронці жуйну поверхню, та корінні – беруть на себе жуйну функцію, унаслідок чого набувають складної будови коронки.

Зміну функцій розглядають як один із основних способів еволюції органів. Здійснюється подібне еволюційне перетворення шляхом послаблення головної функції та посиленням вторинної (рис. 11.9). Підґрунтям його виступає принцип розширення функцій певного органа, а зміна зумовлює суттєві подальші перебудови останнього. Так, у шлунка основною функцією на початку еволюції хребетних тварин було зберігання їжі доти, доки її не зможе прийняти кишечник, та її часткова фізична обробка (акулові риби). В подальшому до цього додається функція хімічної обробки їжі за допомогою травних ферментів, яка у вищих хребетних набуває головного значення. У той же час у птахів нижня частина шлунка, навпаки, перетворюється на м'язовий орган з твердим внутрішнім покривом, основною функцією якого є фізична обробка їжі (можна говорити про ще одну зміну функції). Велику кількість прикладів надають рослини (утворення пелюсток та чашолистків з листків, клубні, коренеплоди тощо).



Рис. 11.9. Перетворення первинного яйцеклада комах (1) на жало бджоли (2) (за В.І. Лебедєвим, Н.Г. Білаш, 1991)

Відомі й інші шляхи перетворення органів та функцій, наприклад *фіксація фаз*, яка полягає в закріпленні конкретного етапу виконання певної функції для її посилення (прикладом може бути формування пальцеходячих тварин). Але навіть наведені вище способи перетворень багато в чому взаємозалежні та взаємопов'язані. Тому немає сенсу виділяти безмежну кількість принципів, а слід підходити індивідуально при дослідженні філогенезу певних біологічних форм.

11.3. Субституція, або заміщення органів та функцій

Принцип *субституції органів*, запропонований Н. Клейнбергом у 1886 році, полягає в заміщенні органа предків у нащадків на новий із збереженням місцезнаходження й функції при редукуванні попереднього органа. Прикладом подібних еволюційних перетворень є заміщення хорди хрящовими або кістковими хребцями.

Д.М. Федотов у 1925 році встановив принцип *фізіологічної субституції*, коли функція певного органа предків заміщається аналогічною функцією нащадків, але орган, що її виконує, має іншу будову та інше місце розташування. Органи предків та їх функції редукуються, а нова функція лише подібна до попередньої. Прикладом такої субституції можна вважати розвиток легенів у наземних хребетних тварин, які функціонально замінили зябра риб.

О.М. Северцов виокремив принцип *субституції функцій*, який полягає не лише в зміні місцезнаходження, будови органа, а певною мірою й самої функції. Так, редукація кінцівок у змії пов'язана з тим, що функція ходіння та бігу змінюється в них на аналогічну функцію – повзання. Існують випадки, коли функція в нащадків не схожа на витіснену функцію предків, але є подібною. Прикладом таких змін є підземні види, в яких функція зору замінюється функцією нюху та дотику, а очі знають значної редукації. Ще складнішим пристосуванням до умов існування слід вважати варіант субституції, при якому функція нащадків не має нічого спільного з функцією предкових форм, але біологічно рівноцінна їй. Найяскравішим прикладом можна вважати панцир черепахи, завдяки якому ця тварина перейшла від активного захисту до пасивного, що біологічно рівнозначне для розвитку виду.

На думку О.М. Северцова, в основі редукації та дегенерації органів лежить принцип субституції функцій.

Причиною редукації завжди стає якась суттєва зміна умов існування предкових форм, що викликає необхідність адаптивних змін певних органів. Якщо в нащадків розвивається новий орган з новою функцією, більш придатною до нових умов, то відбувається процес заміщення. Тому первинним є розвиток нових пристосувань, а не редукація (постадаптивний шлях формування пристосувань). Унаслідок подібних перетворень функція деяких органів або їх частин і навіть саме їх існування стає безглуздим, через що й відбувається їх подальша дегенерація.

11.4. Гетеробатмія і компенсація

В організмі існують системи органів, які функціонально пов'язані між собою відносно слабо (рухова та травна системи тварин, коріння та квітки в рослин тощо). Для нормального існування організму не потрібна чітка відповідність рівнів розвитку окремих систем, між якими немає прямого функціонального зв'язку. Так, людина має надзвичайний розвиток нервової системи (у першу чергу – ЦНС) при тому, що зубна й травна системи залишаються майже без змін порівняно з предковими неспеціалізованими формами (людина залишається всеїдною). Більше того, органи чуття в людини розвинені значно гірше порівняно з іншими ссавцями; більшість органів неспеціалізована, що не заважає загальному прогресивному розвитку людства.

Подібне явище неоднакових темпів еволюціонування різних частин організму набуло назви *гетеробатмія*, або *мозаїчність розвитку*. Засновником теорії мозаїчного розвитку був Вільгельм Ру – учень Ернста Геккеля. Проводячи досліді з нанесенням дефектів ембріонам жаби (рис. 11.10), він дійшов висновку, що зародок – це мозаїка самодиференційованих клітин. У подальшому було доведено, що в розвитку кожного організму присутні два механізми: 1) морфогенетичні детермінанти, які зумовлюють незалежність (мозаїчність) розвитку окремих клітин, та 2) міжклітинні взаємодії, які спрямовують регуляторний тип розвитку.

Чим тісніший функціональний зв'язок між окремими органами, тим ближчий рівень їх розвитку.

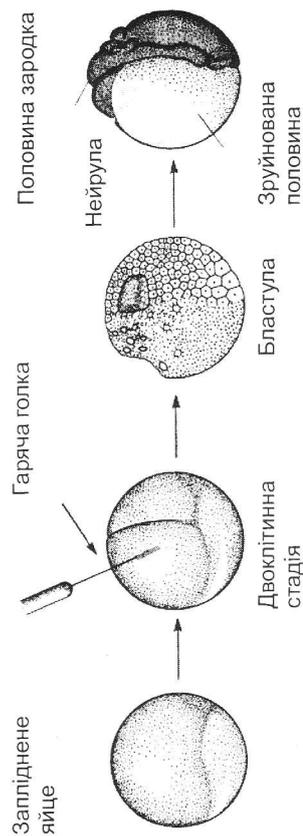


Рис. 11.10. Спроба В. Ру показати мозаїчність розвитку (за С. Гілбертом, 1994). Руйнування однієї з клітин

у двоклітинного зародка призводить до розвитку лише половини зародка

Вважається, що максимальна мозаїчність у розвитку окремих систем властива найпримітивнішим представникам великих систематичних угруповань. З подальшою спеціалізацією організму відбувається певне вирівнювання розвитку його частин.

Іншим явищем, яке стосується взаємопов'язаних органів та систем органів, є **компенсація**. Однаковий функціональний результат може досягатися шляхом застосування різних анатомо-морфологічних пристосувань. Так, у гризунів розвиток системи травлення може призводити до активної спеціалізації травного тракту і

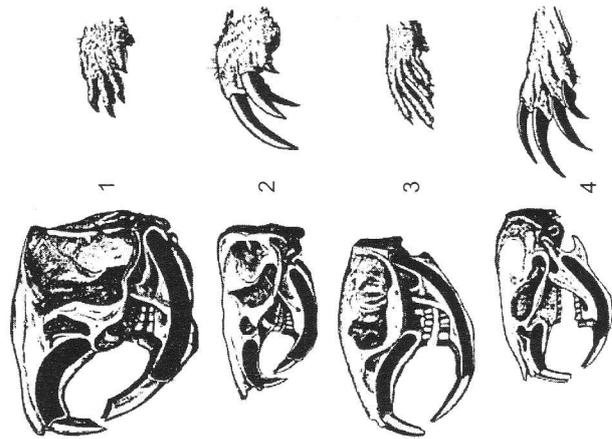


Рис. 11.11. Компенсація функцій органів риття в гризунів

(за М.М. Воронцовим, 1999):
1 – сліпак (*Spalax*); 2 – цокор (*Myospalax*); 3 – сліпушок (*Ellobius*); 4 – прометесва полівка (*Promethomys*)

майже не торкались зубної системи; і, навпаки, активний розвиток зубної системи часто проходить при збереженні кишкової трубки без особливих змін. У цьому випадку надлишковий розвиток одного компонента взаємопов'язаних органів компенсується недорозвиненням іншого (рис. 11.11).

Можна розрізнити **медичну компенсацію**, коли функцію втраченого органа або його частини беруть на себе інші органи (ростання однієї нирки при втраті іншої, збільшення розмірів печінки, шлунка при вирізання її частини тощо). Вона не має еволюційного значення, оскільки стосується лише конкретного організму. **Еволюційна компенсація** простежується на всіх представниках певної систематичної групи, зачіпаючи взаємозалежний розвиток функціонально пов'язаних органів. Слід розуміти, що деякі явища можуть мати різне тлумачення. Так, дегенерація волоссяного покриву в китоподібних супроводжується активним розвитком підшкірного жиру, що може розглядатися як субституція або як певна компенсація.

Думки вголос

Як бачимо, природа ніколи не йде шляхом зайвих новоутворень – у більшості випадків вона користується правилом “Нове – це добре забуте старе”. Жодний елемент організму не зникає просто так, навіть якщо втратив свої найважливіші функції. Якщо ми не можемо встановити безпосереднє функціональне призначення певних органів, то це не означає, що вони не мають своїх функцій: останні можуть позначитися на загальному ході онтогенезу, виступаючи основою для певних диференціювань (зяброві щілини в сухопутних хребетних стали передумовою формування багатьох органів). Але про це йтиметься далі.

Еволюція онтогенезу

Еволюція як процес історичного розвитку організмів полягає в пристосуванні певних організмів до тих умов, у яких вони мешкають. Філогенез (історичний розвиток) можна уявити собі як ланцюг пов'язаних між собою онтогенезів (циклів індивідуального розвитку). Розвиток синтетичної еволюційної теорії дозволив вирішити цілу низку проблем у вивченні мікроеволюційних механізмів. Складовість та мінливість, про які говорив ще Ч. Дарвін, становлять генетичну основу еволюційних змін у межах елементарної еволюційної одиниці – популяції – під впливом елементарних еволюційних факторів, про що йшлося раніше. Наслідком подібних змін популяційної структури стає формування адаптацій – пристосувань організмів до конкретних умов існування, які забезпечують життєздатність відповідних видів.

У той же час зазначені механізми не надають повного пояснення всіх закономірностей еволюційного процесу. Непізнаним залишається індивідуальний розвиток організмів, який заплечує реалізацію фенотипу. Оскільки фенотип є активним носієм життя і об'єктом дії природного добору, то хід онтогенезу не може не мати значення для еволюції. Організм же сьогодні розглядається як пасивний об'єкт, з яким оперує природний добір (за сучасними поглядами, зовнішній фактор, а не наслідок активності самих організмів). Як бачимо, боротьба за існування не береться до уваги. Наведені погляди не можна вважати такими, що відображують справжнє співвідношення речей у природі.

Проблема вивчення механізмів та загальних закономірностей онтогенезу, незважаючи на надзвичайну кількість досліджень у цьому напрямку, досі визнається однією з найзагадковіших у сучасному природознавстві. Навіть песимісти, які вважають, що наука як явище скоро дійде свого "кінця", погоджуються з тим,

що процес перетворення єдиної заплідненої клітини на багатоклітинний організм поки що залишається однією з небагатьох загадок біології. Особливого значення вона набуває у світлі еволюційних подій, оскільки принциповим є не лише статус організму в певних біологічних системах, але й усі зміни, які відбуваються з ним під час здійснення онтогенетичних перетворень. І.І. Шмальгаузен одним із перших звернув увагу на еволюційні зміни, які стають наслідком пластичності розвитку організмів.

12.1. Особливості онтогенезу в різних систематичних групах

Онтогенез (грец. *он* – *сутис* + *генезис*) – індивідуальний розвиток організму від яйця до смерті, а у випадку розмноження поділом – від одного ділення до наступного (перехід до нового стану).

В основі онтогенезу лежить процес послідовного та незворотного розгортання й реалізації генетичної інформації, закодованої в спрямовуючих структурах зародкової клітини, під впливом зовнішніх та внутрішніх факторів. Саме пластичність розвитку зумовлює можливість подальших еволюційних змін організмів. Термін "онтогенез" був введений Е. Геккелем у науковий обіг у 1866 році.

Розвиток у багатоклітинних організмів виконує дві основні функції: 1) забезпечує різноманіття типів клітин і визначає послідовність подій у межах кожного покоління; 2) "відповідає" за безперервність життя при переході від одного покоління до наступного. Перша функція складається з процесів диференціювання – виникнення клітинного розмаїття; морфогенезу – організації утворених клітин та росту (збільшення розмірів). Друга функція зводиться до розмноження (рис. 12.1).

Слід розрізняти статевої процес та розмноження – явища, які можуть існувати окремо одне від одного. **Розмноження** – це процес виникнення нових особин, а **статевої процес** – це створення нових комбінацій генів, що походить від двох особин. В організмів, які розмножуються простим поділом, статевої процес відсутній. Найпростіші та бактерії можуть здійснювати статевої процес без розмноження. У бактерій за допомогою статевих пилів, або фімбрії (статевих ворсинок), відбувається обмін генами між різними особинами; у параметій статевої процес здійснюється шляхом кон'югації, а розмноження – простим поділом.

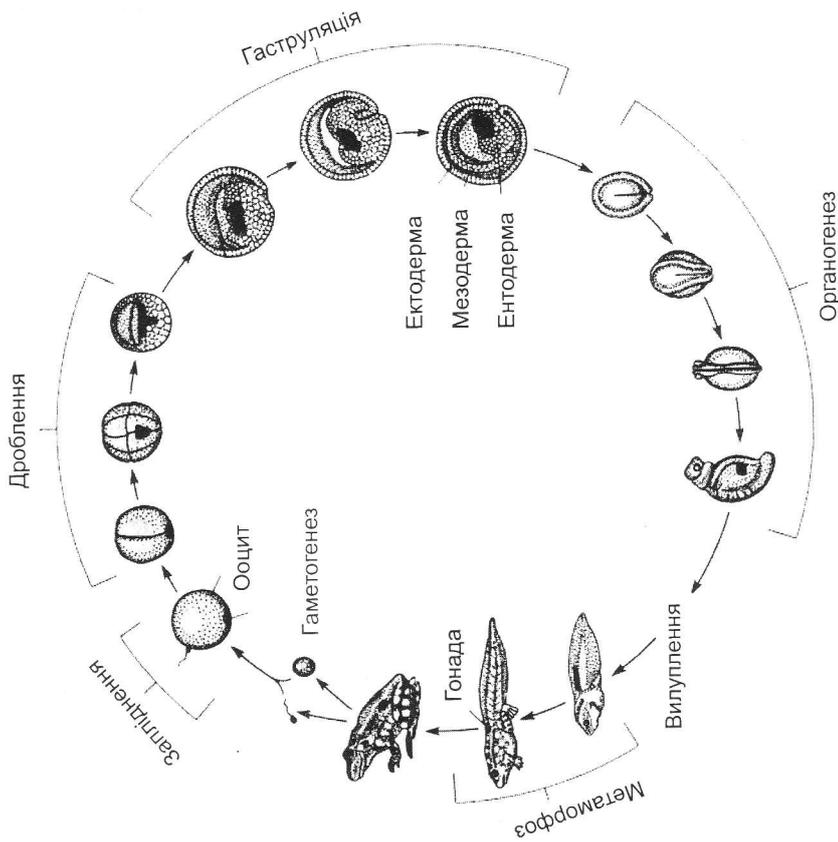


Рис. 12.1. Хід онтогенезу на прикладі жаби (за С. Гілбергом, 1993)

У випадку поєднання цих процесів говорять про *статеве розмноження*. При ньому з'являються дві прогресивні риси:

- 1) мейоз, за допомогою якого відбувається редукція диплоїдного набору хромосом до гаплоїдного;
- 2) механізм розпізнавання особин, які відрізняються за статтю (спеціалізовані ділянки на клітинних мембранах зі специфічними компонентами).

Тривалість життя обмежена, але основні відмінності одно- та багатоклітинних організмів полягають у тому, що в перших кожна клітина може принципово дати початок новим особинам, зберігаючи свою речовину (біологічне безсмертя). У багато-

клітинних відбувається відосблення клітин зародкового шляху, які дають початок статевим клітинам і забезпечують появу потомства. Соматичні клітини смертні й не здатні брати участь у статевому розмноженні. Таким чином, перехід до багатоклітинності супроводжувався ускладненням, збільшенням його тривалості та втратою безсмертя.

У рослин і тварин перебіг онтогенезу має певні відмінності (рис. 12.1, 12.2). Це стосується як *співвідношення окремих етапів онтогенезу, чергування життєвих циклів*, так і *процесів диференціювання*. У тварин, незважаючи на велике розмаїття типів онтогенезу, найважливішими є чотири процеси:

- 1) *дроблення* – ряд міотичних поділів, що відбуваються надзвичайно швидко і призводять до розподілу обсягу цитоплазми зиготи між дрібними дочірніми клітинами (бластомери);
- 2) *гастрюляція* – клітинні переміщення, які призводять до утворення багатощарового зародка та диференціювання клітин на три зародкових листки. Ектодерма дає початок епідермісу та нервовій системі, ентодерма формує травну трубку та пов'язані

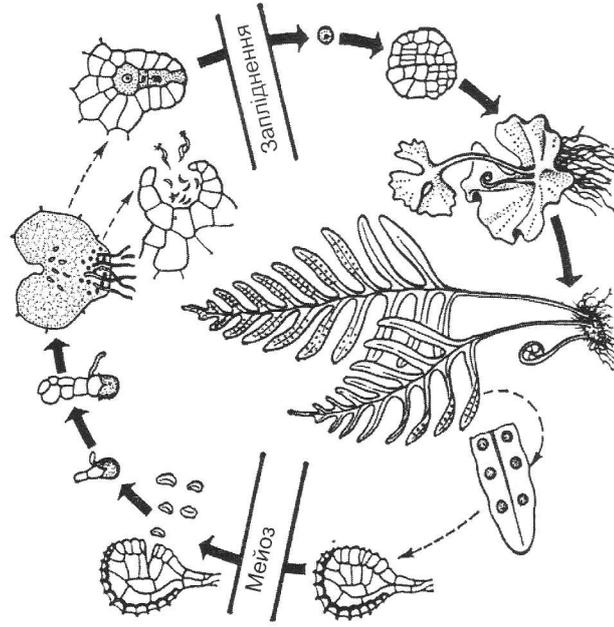


Рис. 12.2. Життєвий цикл на прикладі папороті *Polidogium sp.* (за І.В. Грушвицьким, С.Г. Жилиною, 1978)

з нею органи й дихальну систему, з мезодерми розвивається більшість органів;

- 3) **органогенез** – взаємодія та переміщення окремих клітин, наслідком чого стає утворення органів;
- 4) **гаметогенез**, початок якому дають первинні статеві клітини (їх формування відбувається на перших етапах диференціювання).

Таким чином, у тварин основні етапи диференціювання (включаючи модулярних тварин) припадають на період **ембріонального розвитку**. У рослин морфогенез та ріст переважають над диференціюванням і здійснюються в **постембріональний період**. Основною причиною цих відмінностей можна вважати принципово різну організацію унітарних та модулярних організмів. Різноманітність розвитку більшості унітарних організмів („створення” організму в ембріональний період та його функціонування в подальшому) протиставлена односпрямованому розвитку модулярних видів (формування й функціонування організму здійснюється циклічно водночас).

Серед тварин найбільше відмінностей мають організми з **прялим розвитком** та ті, в онтогенезі яких наявний **метаморфоз**. Біологічний зміст існування личинкової стадії полягає в тому, що відбувається розподіл функцій живлення, росту, розселення та розмноження між різними фазами розвитку. Якщо ж личинки та імаго живуть у різних умовах, то це сприяє розширенню екологічної толерантності та більш повному засвоєнню ресурсів.

Метаморфозом називають сукупність процесів, що веде від личинкової організації до дорослої форми. Під час цього процесу зникають спеціальні пристосування до ведення личинкового способу життя і формуються імагинальні органи (рис. 12.3). Відповідним чином змінюється й поведінка тварин. Для здійснення метаморфозу необхідні спеціальні умови.

Зауважимо, що відмінності в особливостях здійснення онтогенезу можуть простежуватись навіть у досить близьких за походженням

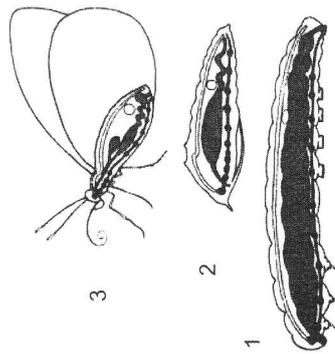


Рис. 12.3. Здійснення метаморфозу на прикладі метелика (за Дж. Мітчеллом, 1984):

1 – гусениця; 2 – лялечка; 3 – імаго

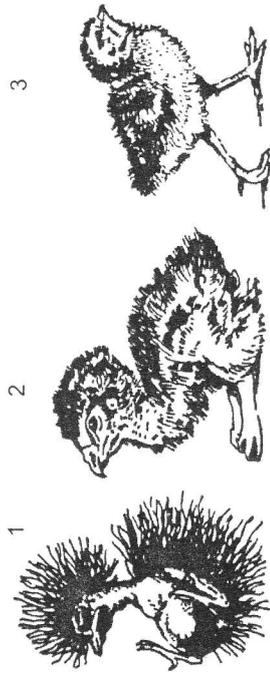


Рис. 12.4. Одноденні пташенята (за О.В. Міхєєвим, 1996):

1 – польовий цесарик (*Anthus campestris*); нагіздна група; 2 – орел могольняк (*Aquila heliaca*); проміжна група; 3 – куріпка сіра (*Perdix perdix*); виводкова група

ням груп. Згідно з поглядами Л.П. Познаніна, ідентичних стадій розвитку у тварин знайти взагалі неможливо. Наочно помітні відмінності проявляються на прикладі птахів і ссавців, яким властивий **нагіздний (матуронатні – незрілонароджені) та виводковий (матуронатні – зрілонароджені) типи онтогенезу**. У першому випадку (горобцеподібні птахи, котяті, собачі тощо) “немовлята” народжуються нездатними до самостійного існування, часто сліпі та без розвинутих інших органів чуття (рис. 12.4). Без піклування батьків ці малюки вижити нездатні, хоча й мають певні пристосування, наприклад, пташенята **нагіздних** птахів можуть зменшувати температуру тіла й впадати в холодове оціпеніння в разі відсутності обігрівання батьками. На думку І.А. Шилова, обігрів батьками взагалі потрібний не для того, щоб попередити замерзання пташенят, а для інтенсифікації процесів їх обміну.

У **виводкових** птахів та ссавців дитинчата відразу після народження можуть до самостійного пересування, живлення та інших реакцій, необхідних для підтримання їх життєздатності. Зрозуміло, що піклування батьків їм так само потрібне, але ці малюки здатні тривалий час обходитись без безпосереднього догляду. Так, курчата та інші виводкові пташенята здатні самостійно шукати собі їжу, більшість копитних через кілька годин після народження можуть слідувати за матір'ю на значні відстані. У той же час різні види мають неоднаковий ступінь розвитку своїх здібностей, що є наслідком відмінностей у перебігу онтогенезу.

Суттєві відмінності виявляються й у тривалості як онтогенезу в цілому, так і його окремих етапів. Загальна тривалість життя настільки різна в окремих групах організмів, що говорити про якусь закономірність складно. Багатоклітинні організми представлені як ефемерними організмами, що існують кілька тижнів (пенцидум тощо), так і довгоіснуючими видами (до кількох тисяч років – секвоя, тис тощо). У тварин певного значення набуває співвідношення тривалості різних періодів онтогенезу. При порівнянні *виводкового* та *нагніздного* типів онтогенезу виявляється, що тривалий період “безпорадності” організму в *постнатальний період* у дитинчат птахів та ссавців сприяє кращому розвитку їх інтелектуальних здібностей у дорослому стані. Найскравішим прикладом останнього може вважатися людина, у якій цей період триває найдовше серед тварин.

12.2. Цілісність та стійкість онтогенезу

Проблему цілісності онтогенезу можна розглядати як одну з найактуальніших для всієї біології індивідуального розвитку. Згідно з уявленнями І.І. Шмальгаузена, процес росту не можна уявити ізолюваним від розвитку, а організм, який розвивається, – ізолюваним від середовища розвитку. Тому будь-які фактори не можуть охопити закономірностей біологічного характеру, які є результатом надзвичайно складних взаємодій.

Незважаючи на значну увагу, яку приділяють учені цій проблемі, поки що запропоновані концепції цілісності мають лише фрагментарний характер. Молекулярна біологія потенційно здатна пояснити певні процеси, які відбуваються під час онтогенезу, але існують аспекти розвитку, які не контролюються безпосередньо геномом. Зокрема, не завжди можна передбачувати фенотип організму, виходячи з його генотипу або генотипу його батьків: механізми взаємодії генотипу особини з умовами середовища залишаються невизначеними. Імовірно, що навіть досліджені мікропроцеси онтогенетичних подій не надають інтегрованих уявлень про весь хід розвитку відповідного організму.

Нині відомі кілька доказів об’єктивної наявності цілісного контролю за процесом здійснення онтогенезу. Розвиток на рівні всього організму або його великих частин (зачатків органів) відбувається впорядковано, у той час як мікропроцеси, з яких він складається, не мають такої впорядкованості й допускають наявність “помилки”. Тобто, формується макропорядок в організмі при відсутності мікропорядку (ні кількість клітин у певних за-

чатках, ні їх розміщення чи темпи росту не є абсолютно незмінними чи остаточно визначеними). При цьому навіть досить віддалені за геномом організми, що належать до одного типу, схожі в найважливіших рисах свого розвитку, які спираються на загальний план будови. Більше того, навіть мутації, що впливають на розвиток певних морфологічних структур, не здатні змінювати загального плану будови відповідного організму.

Згідно з сучасними уявленнями, диференційовані клітини дорослого організму за генетичним набором не мають принципових відмінностей від генетичного матеріалу, який містилися в зиготі.

Усе ж різноманіття клітин та їх функціональна спеціалізація виникають внаслідок процесу *диференціації*, яка викликає експресію певної частини генів таким чином, що різні клітини синтезують різні білки. Але навіть у диференційованих клітинах гени, які не використовуються, зберігаються в такій формі, що за певних умов може відбутись їх *експресія* (процеси регенерації втрачених частин тіла). В особливих випадках диференціювання супроводжується втратою частини генетичного матеріалу, що слід вважати не причиною, а наслідком процесу диференціювання.

Сьогодні доведено наявність генів, які здатні переключати шляхи розвитку певних клітин, формуючи один із можливих варіантів. Сама ж робота подібних “генів-регуляторів” зумовлюється міжклітинними взаємодіями в організмі під час розвитку. Можливість утворення одних і тих самих цілісних структур з різного ембріонального матеріалу або за участю різних проміжних процесів також свідчить про наявність цілісного контролю за розвитком організму.

У цілому ж структурна та функціональна цілісність особини спирається на взаємозв’язок та взаємодію онтогенетичних диференційовань. Усі їх етапи є взаємопов’язаними, кожен наступний спирається на попередній та уможлиблює майбутній – таким чином вони доповнюють один одного.

Великого значення в онтогенезі набувають кореляції та координатції, уявлення про які активно розвивав І.І. Шмальгаузен. Згідно з його поглядами, *кореляції* – це взаємозалежність у розвитку певних частин організму, коли зміни в одному органі супроводжуються відповідними змінами в іншому. *Геномні кореляції* є первинними в розвитку організму й спираються на явище *зчеплення* та *плейотропної дії генів* (забарвлення квіток гороху (рис. 12.5) зумовлює й забарвлення плоду тощо).

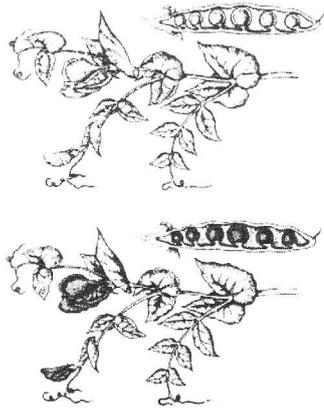


Рис. 12.5. Явище плейотропії в експериментах Г. Менделя (за Ф. Айялою, Дж. Кайгером, 1988). Ген, що визначає забарвлення квіток, впливає на забарвлення насіння та пазухи листків.

Морфогенетичні кореляції

встановлюються під час розвитку певних органів шляхом їх взаємодії – зміни певної частини залежать не лише від процесів, що здійснюються в ній, але й від процесів, які здійснюються в сусідніх ділянках. Саме в цьому випадку розвиток набуває регуляторного характеру – доля певних клітин або інших структур визначається залученням певних регуляторних механізмів. Найскравіші приклади цього типу кореляцій надають ембріологічні експерименти з пересаджування частин ембріонів (рис. 12.6). У цьому випадку з певної частини формуються не ті структури, які сформувалися в нормі, а ті, які потрібні на новому місці.

Найбільшого значення подібні перебудови набувають при відхиленнях від нормального розвитку. Наочним прикладом подібних порушень можна вважати появу плямистого забарвлення у свійських тварин, що не помічено в їх диких родичів через неадаптивність останнього. Формування такого забарвлення мож-

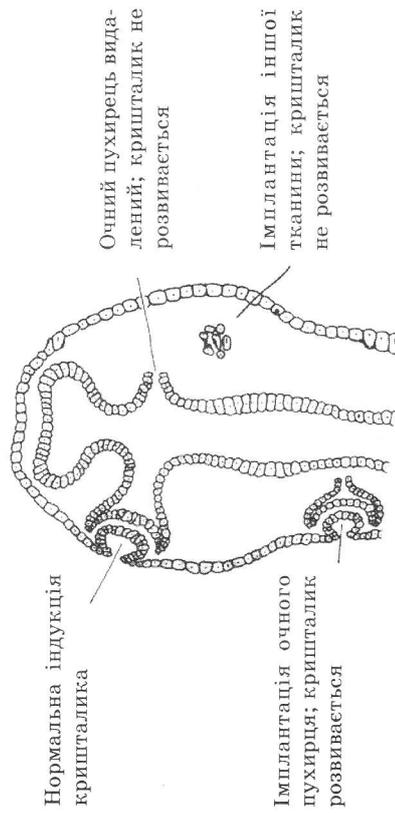


Рис. 12.6. Інструктивні взаємодії тканин – поздовжній зріз голови узагальненого зародка (за С. Гілбертом, 1995)

ливе лише в разі руйнування кореляцій між життєво важливими для організму системами в природних умовах існування та формування нових корелятивних зв'язків, потрібних людині.

Ергонітичні кореляції здійснюються переважно на більш пізніх стадіях розвитку організму й полягають в *узгоджених перебудовах функціонально пов'язаних частин*. Встановлюються вони вже під час функціонування відповідних структур (розвиток м'язів та відповідних кісток, до яких вони прикріплюються, певних рецепторів та відповідних частин мозку тощо).

Під час еволюції організм як ціле пристосовується до змін довкілля і, як наслідок, у цілому перебудовується. Відповідно змінюються й кореляції, які пов'язують усі частини організму в єдине ціле.

Під **координаціями** І.І. Шмальгаузен розуміє взаємозалежний розвиток певних органів у філогенезі. **Топографічними координаціями** називають взаємні зміни певних органів, які топографічно пов'язані, але можуть не мати функціонального зв'язку. Прикладами є органи черевної порожнини, які займають все вільне місце, або головний мозок та мозковий череп (у примітивних хребетних немає такої залежності навіть у розмірах цих органів, а у ссавців та птахів взаємозалежними стають не лише розміри, але й їх форма – рис. 12.7). Цей тип координації відображає узгоджені в цілому зміни частин складного організму в межах його типової розчленованості. Вони виступають по-казниками обмежених можливостей подальших змін відповідних органів. Особливого консерватизму цей тип координації набуває

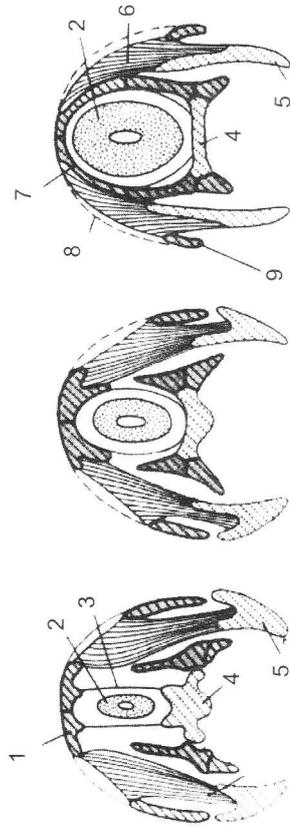


Рис. 12.7. Зміни в будові черепа від пелікозавра (зліва) через терапсиду до ссавця (справа) (за А. Ромером, Т. Парсонсом, 1992): 1 – покривні кістки покрівлі черепа; 2 – мозок; 3 – перетинчаста стінка мозкової порожнини; 4 – мозкова коробка; 5 – нижня щелепа; 6 – скронева м'яз; 7 – вирости кісток покрівлі черепа; 8 – первинна поверхня черепа; 9 – вилицева дуга

в ембріональному розвитку, що виявляється в стійкості типової будови ембріону.

Динамічні координації передбачають *закономірні зміни органів, функціонально пов'язаних між собою* (наявність ерготичних або й морфогенетичних кореляцій). Вони яскраво відображують загальну функціональну узгодженість окремих частин і органів, що є необхідною передумовою прогресивних еволюційних змін. Як приклад можна навести узгодженість розвитку вільної кінцівки та укріплення поясу кінцівок у пристосуванні хребетних до суходільних умов.

Особливо наочні подібні координації у високоспеціалізованих органах, які виконують чітко визначені функції. Так, скоординованим виявляється розвиток певних органів чуття та відповідних відділів головного мозку. Переважання нюху як основного джерела надходження інформації про стан довкілля у ссавців сприяло прогресивному розвитку кори головного мозку (формування великих півкуль пов'язують переважно, а то й виключно, з нюхом – рис. 12.8).

До *біологічних координацій* відносять *закономірні зміни органів, які не мають безпосередніх корелятивних зв'язків у розвитку організму*. Вони будуються на індивідуально незалежних змінах органів, координаваність яких набуває загального адаптивного значення (довжина передніх та задніх кінцівок, ший

тварин повинні бути скоординованими, що має загальне біологічне значення для життєздатності відповідного організму). Вони одними з перших з'являються під час пристосування організмів до певних змін довкілля. Адаптація організму до мешкання в умовах обмеженого середовища можлива лише завдяки відповідній спеціалізації, що проявляється у формуванні складної системи біологічних координацій. Причому, чим обмеженіше середовище існування, тим сильніше утворені координації обмежують подальші пристосувальні можливості відповідних організмів.

Раніше вчені об'єднували *кореляції* та *координації*, але механізми, що лежать в їх основі, згідно з І.І. Шмальгаузенем, принципово відмінні.

Кореляції позначають фізіологічні взаємозалежності в процесі індивідуального формоутворення, ґрунтуючись у першу чергу на плейотропізмі. *Координації* історично розвиваються на основі спадкових змін складових організму, пов'язаних кореляційними системами або пристосувальними механізмами.

Тому навіть при значній схожості цих явищ, їх не можна ототожнювати: вони відрізняються за принципом відмінностей онтогенезу та філогенезу.

Ще один механізм, який позначається на стійкості та цілісності онтогенезу, пов'язаний з наявністю так званих *критичних періодів розвитку* (пропонують й інші назви). Це періоди, коли зародок є найбільш сприйнятливим до пошкодження різними факторами, які можуть порушити його нормальний розвиток. Встановлено, що в різні критичні періоди зародок має неоднакову резистентність (стійкість) до різних пошкоджуючих факторів. Саме в ці періоди змінюється метаболізм, знижуються темпи росту, простежуються інші суттєві перебудови (активні процеси морфологічного диференціювання, перехід до нового періоду розвитку або до нових умов мешкання у випадку метаморфозу). Слід розрізняти критичні періоди для організму в цілому та для розвитку його окремих органів.

12.3. Ембріонація онтогенезу

Під *ембріонацією онтогенезу* розуміють перенесення частини стадій розвитку під захист материнського тіла або спеціальних захисних оболонок (яйця чи насінини).

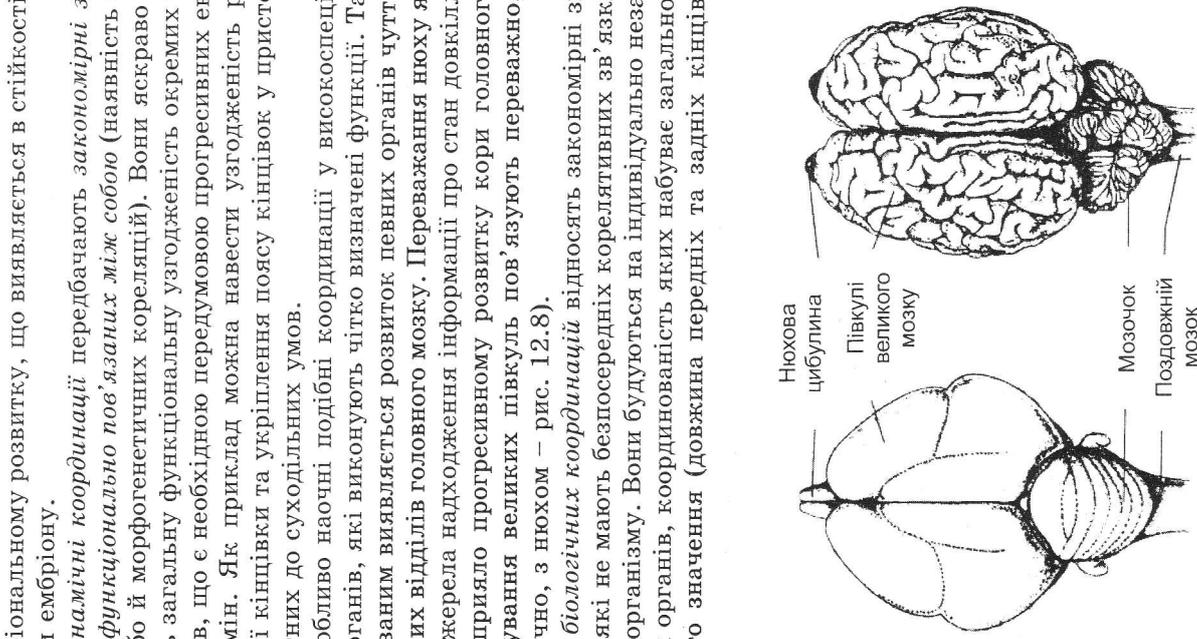


Рис. 12.8. Мозок гуски (Anser) та коня (Equus), вид сверху (за А. Ромером, Т. Парсонсом, 1992)

Ембріональний період розвитку організмів сформувався лише в ході еволюції, а не був обов'язковим етапом онтогенезу. Основним змістом цього явища можна вважати забезпечення розвитку складнішого та вибагливішого (порівняно з предковими формами) ембріону в більш стабільних та захищених умовах.

Для рослин процес *ембріоналізації* полягає у формуванні насінини як способу розмноження, що має значно більший ефект порівняно зі спорами. Оскільки в насінні є захисна оболонка, а всередині, крім зародка, містяться ще й поживні речовини, необхідні для розвитку останнього, подібне ароморфне набуття можна розглядати як головну передумову сучасного розвитку насінних рослин на суходолі. Як бачимо, *ембріоналізація* онтогенезу вищих рослин виявилася необхідною передумовою прогресивного розвитку останніх взагалі.

Подібні перетворення індивідуального розвитку мають місцеві у тваринному світі. *Первинно-личинковий* тип розвитку, властивий тваринам, що розвиваються з дрібних яєць при невеликій кількості жовтка, супроводжується наявністю вільної личинки, яка здатна існувати самостійно. Але навіть у цих організмів помітна тенденція до зменшення кількості стадій, на яких личинка контактує з навколишнім середовищем. Так, у паразитичних нематод з яйця може вилуплюватися личинка першої, а другої чи навіть третьої вікової групи, в інших видів зараження хазяїна відбувається у фазі яйця або за допомогою переносника; у риб та амфібій зростає кількість запасних речовин, що дозволяє організму досягти певного рівня розвитку, перш ніж зіткнутися з довкіллям тощо.

При переході до *безличинкового* розвитку (головноногі молюски, релгиллі, птахи тощо) зародок тривалий час знаходиться під захистом яйцевих оболонок, споживаючи значну кількість запасних речовин яйця. Але найважливішим в цьому випадку слід вважати можливість прямого розвитку – метаморфоз стає необхідним, а всі найскладніші перетворення переходять на ембріональний період. Для суходільних тварин саме це явище можна вважати найважливішим ароморфозом, оскільки воно позбавляє онтогенез залежності від водного середовища.

Вторинно-личинковий тип розвитку формується в разі, коли зародок розвивається під захистом тіла іншого організму, що може стосуватися паразитизму або ж живородіння. Це явище супроводжується подрібненням яєць, формуванням специфічних пристосувань, які забезпечують можливість розвитку ембріону за рахунок іншого організму (наприклад, плацента в плацентарних ссавців).

Найважливішим наслідком процесу *ембріоналізації* можна вважати стабілізацію внутрішнього середовища, у якому відбувається розвиток зародка, та зменшення залежності останнього від впливів довкілля.

Посилюватись це явище може у випадку піклування про нащадків та формуванням *K*-стратегії, при якій репродуктивний потенціал витрачається на забезпечення максимального виживання невеликого за кількістю потомства, порівняно з витратами ресурсів у *r*-стратегії на максимальну кількість нащадків, з яких переважна більшість гине на початкових етапах онтогенезу. Таким чином, *ембріоналізація* сприяє посиленню цілісності та стійкості онтогенезу.

Неотенія – здатність до розмноження на ранніх (личинкових) стадіях розвитку. Це явище досить поширене в природі, але слід розрізнити *факультативну* (необов'язкову) та *облігатну* неотенію (рис. 12.9). Прикладом факультативної неотенії є аксолотль (*Ambystoma mexicanum*), який ще не втратив здатності до метаморфозу й може перетворюватись на дорослу особину – амбистому. Інші ж форми, наприклад великий сирен (*Siren lacertina*), втратили здатність до метаморфозу (облігатна неотенія).

Еволюційне значення *неотенії* можна вбачати в можливості уникнення вузької спеціалізації, притаманної дорослому організмові, збільшенні еволюційної пластичності групи. Скорочується деякою мірою тривалість онтогенезу, а отже, збільшується кількість поколінь. Усе це впливає на загальний хід еволюціонування відповідних груп організмів. Існує думка, що саме таким шляхом

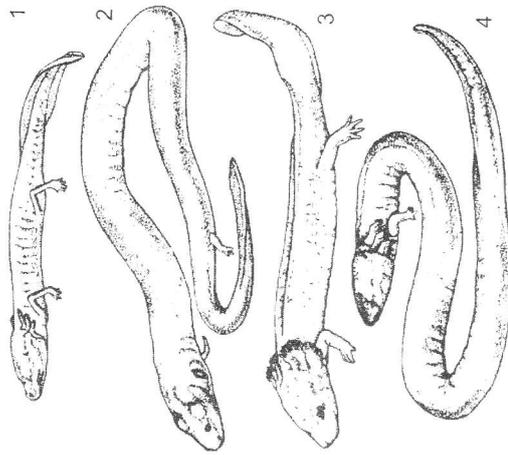


Рис. 12.9. Приклади облігатної неотенії (за А.Г. Банниковим, 1985):

1 – техаська сліпа саламандра (*Typhlomolge rathbuni*); 2 – амфіума (*Amphiuma means*); 3 – американський протей (*Necturus maculosus*); 4 – великий сирен (*Siren lacertina*)

сформувалися трав'янисті рослини, комахи та навіть хребетні (докладніше про це в наступному розділі).

Феталізація – збереження в дорослому стані ознак, властивих ембріональним етапам розвитку, через гальмування темпів онтогенезу певних органів або структур. Це також поширений спосіб еволюційного перетворення організмів, прикладами якого є переважання хрящових елементів у скелеті сучасних амфібій. Саме ця форма змін мала велике значення в еволюції людини (незначний розвиток волосяного покриву на тілі, співвідношення лицьової та мозкової частин черепа – “дитячі” ознаки).

Адультизація – прискорений розвиток певних органів або систем організму, через що дефінітивні риси з'являються на ранніх стадіях онтогенезу. Прикладами подібних перетворень можуть бути формування слухової системи в ластоногих і сама неотенія (прискорене формування статевої системи).

12.4. Автономізація онтогенезу

Індивідуальний розвиток завжди частково залежить від факторів зовнішнього середовища. Але відрізнити ознаки й процеси, які позначені і не позначені впливом зовнішніх факторів, майже неможливо; *онтогенез*, на думку І.І. Шмальгауза, *слід вважати нерозкладним*.

У ході історичних перетворень співвідношення між організмом та середовищем постійно змінювалося, що пов'язане з відомою середовища та з еволюцією самого організму. Зокрема, відбувається поступове скорочення детермінуючого впливу фізичних факторів довкілля, вони втрачають морфогенетичне значення та переходять до рівня умов нормального розвитку. Разом з тим постійно відбувається зростання значення внутрішніх факторів розвитку, що набуває вигляду *морфогенетичних залежностей*.

Посилення індивідуальної стійкості процесів розвитку до зовнішніх впливів робить онтогенез менш залежним від руйнівних впливів середовища. Зменшення вирішального значення фізико-хімічних умов довкілля, що сприяє зростанню стійкості процесів індивідуального розвитку, прийнято вважати *автономізацією* онтогенезу.

Еволюційний зміст зазначеного процесу полягає в тому, що *організм поступово звільняється від незначних короткочасних впливів середовища, стабілізуєчи хід свого розвитку*. Якщо роз-

глянути приклади, то можемо побачити надзвичайну залежність розвитку нижчих безхребетних від умов довкілля. Це стосується як водних організмів (у разі відсутності води відбувається утворення цист, “зимуючих яєць” тощо), так і наземних – у вугриці кишкової (*Strongyloides stercoralis*) при нестачі певних поживних речовин личинка рабдитоподібна перетворюється на філярій-сподібну і переходить до паразитичного способу життя.

Можна говорити про деяку стабілізацію онтогенезу в комах, але залежність швидкості їх розвитку від температурних умов навіть отримала назву *фізіологічного часу* – остаточний розвиток можливий лише при комбінуванні часу та певної надпорогової (необхідної для розвитку) температури. Лише у вищих тварин ми спостерігаємо справжнє зменшення залежності розвитку від впливів довкілля, що найбільш наочно простежується в птахів (навіть під куркою з качиних яєць виводяться каченята) та ссавців (внутрішньоутробний розвиток). Одним із найважливіших наслідків автономізації можна вважати здатність організму до підтримання свого *гомеостазу*.

Отже, на нижчих щаблях еволюційних сходів онтогенетичний розвиток організмів виявляє максимальну залежність від фізичних факторів середовища. Унаслідок усунення всіх відхилень від пристосувальної норми відбулося формування внутрішніх механізмів, які протидіють несприятливим тимчасовим впливам різноманітних факторів (зумовлені відповідними регуляціями) та сприяють використанню закономірних явищ для здійснення життєво необхідних функцій (формування необхідних пристосовань).

Під час еволюції спостерігається *зміна та вдосконалення регуляторних механізмів* індивідуального розвитку. Здійснюється вона на основі прямих та зворотних зв'язків. Згідно з І.І. Шмальгаузенем, увесь зміст індивідуального розвитку полягає в перетворенні спадкової інформації в систему життєвих зв'язків організму з середовищем. Зворотна інформація отримується через ознаки фенотипу, які дозволяють контролювати цю організацію з боку екосистемних факторів. В еволюції організму як цілого вирішальну роль в його стійкості відіграє *стабілізуюча форма добору*. Унаслідок усунення з біологічної арени всіх випадкових порушень фенотипу формуються надійніші механізми передавання, перетворення та реалізації спадкової інформації. Разом з розвитком системи регуляції встановлюються нижня та верхня межі нормальної формуютьороючої реакції організмів.

Таким чином, ми підійшли до проблеми *каналізації онтогенезу* – процесу посилення врегульованості індивідуального

розвитку організмів. Якщо уявити розвиток організму від яйця до дорослого стану у вигляді *траєкторії (кред)*, то можна помітити, що на неї впливає надзвичайно велика кількість різноманітних чинників. Подібний вплив як внутрішнього, так і зовнішнього характеру може викликати значні відхилення від узагальненого креслу і навіть призвести до переходу на інший. Так, некісна їжа та її нестача можуть призводити до зменшення розмірів личинок і лялечок комах, з яких вилуплюються лише самці.

Це полягає не лише в остаточних розмірах, інтенсивності розвитку, плодючості організму тощо – у деяких видів справді спостерігається кілька варіантів розвитку фенотипу з одного й того самого генотипу (рис. 12.10). Так, у суспільних комах з одного й того самого яйця може утворитись як плодюча каста, так і робоча особина певної функціональної спеціалізації. У найпростішому випадку (примітивні еусоціальні комахи) кастовий поліморфізм спрацьовує лише на фазі імаго: безплідність робочих особин тимчасова й визначається лише наявністю сильнішої саміці, яка виступає в ролі цариці. При такому розкладі можливою стає зміна влади в гнізді, що супроводжується зростанням агресивності тощо.

Подібний процес *стабілізації* онтогенезу і є результатом *каналізуючого добору* – це стабілізуюча форма природного добору, яка стоїть на шляху онтогенезу. Такий

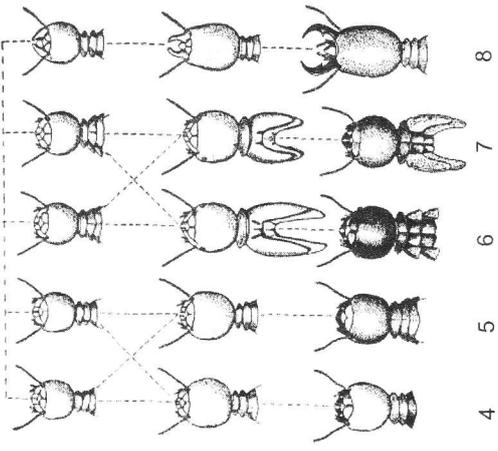


Рис. 12.10. Шляхи індивідуального розвитку в африканського терміта (за С. Скайфом)

1–3 – однакові етапи розвитку; диференціювання онтогенезу на касту починається лише з третього личинкового віку; 4 – робоча каста; 5 – ергатоїдний (без крил) плідник; 6 – адультоїдний (справжній) плідник; 7 – німфодійний (недорозвинені крила) плідник; 8 – солдат (деякі переходять між кастами можливі навіть у четвертому віці (перехрестя))

процес можна простежити на розвитку кастової детермінації в термітів. Феромони царської пари протидіють появі замісників – нових царів та цариць – і сприяють перетворенню личинок на солдатів. Останні виділяють свої феромони, які попереджують появу надлишкових солдатів і спрямовують розвиток личинок на шлях робочих особин. Таким чином підтримується необхідне співвідношення особин різних каст. При цьому в примітивних форм переходять особин різних каст. Але у вищих форм термітів наявна значна стабілізація онтогенезу: уже з другої вікової групи личинки остаточно диференціюються за майбутніми кастами і розвиваються лише єдиною можливою шляхом (рис. 12.11).

Наочним прикладом процесу *автономізації* онтогенезу є еволюція механізмів розвитку певних систем органів у хребетних тварин. Так, у примітивних форм (аксолотль) розвиток легених альвеол та вторинних ниркових каналців відбувається лише під впливом відповідної функції, без якої цей розвиток неможливий. У подальшому навіть в інших видів амфібій розвиток відповідних структур починається в дофункціональний період. У родини початкова фрагментація легенів відбувається ще в личинки під впливом гормону щитовидної залози. У рептилій та ссавців має місце типове самодиференціювання легених структур під час ембріонального періоду, у той час як функціонування легенів розпочинається лише після народження і супроводжується подальшими новоутвореннями. Винятком слід

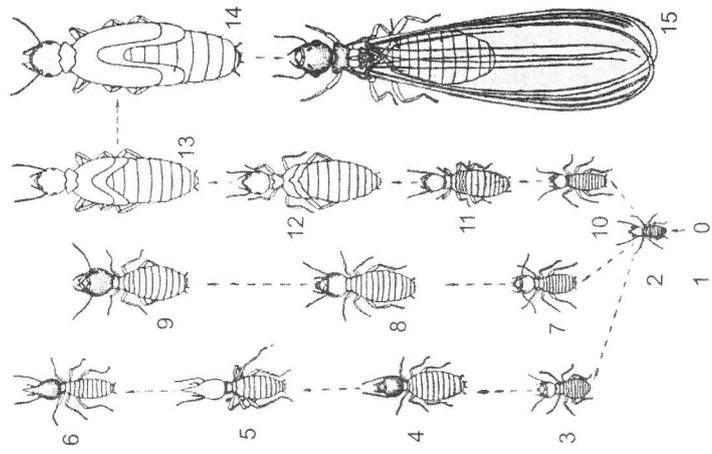


Рис. 12.11. Шляхи розвитку різних каст в термітаносача (за Ж. Бательє з В.С. Кип'яткова, 1991):

1 – яйце; 2 – личинка першого віку; 3–6 – розвиток солдата; 7–9 – розвиток робочого; 10–15 – розвиток крилатого плідника

вважати одноплодних та сумчастих ссавців, у яких альвеоли легенів починають розвиватися лише під впливом самого процесу дихання. Так само вважається, що передірка птахів виступає індуктором для закладання тулубової нирки дорослого організму (імовірно, що це її найважливіша функція в онтогенезі).

Таким чином, ми спостерігаємо поступовий перехід від формування значення функції відповідного органу спочатку до ендокринних впливів (принаймні внутрішніх факторів) і, нарешті, до процесу самодиференціювання, тобто до автономного розвитку. Ця схема заміни під час еволюції факторів, які призвели до формування нових адаптацій, на надійніші, внутрішні означає стабілізацію формування та онтогенезу в цілому. Зрештою, стабілізуючий (каналізуючий) добір призводить до більш-менш повної *автономізації* онтогенезу. Розвиток регуляторних систем та прогресивна автономізація розвитку організмів супроводжуються суттєвою перебудовою їх онтогенезу. При цьому, на думку І.І. Шмальгаузена, виняткового значення набуває ускладнення системи морфогенетичних кореляцій, які поступово набувають регуляторного характеру. Максимальна еволюційна пластичність забезпечує й максимальні темпи еволюціонування вищих тварин, яким властиві велике індивідуальне пристосування та автономний розвиток при високорозвиненій системі регулювання.

12.5. Співвідношення онтогенезу та філогенезу

Згідно з Ф. Мюллером, потомство набуває нового стану, відхиляючись від батьківської форми, у два способи: змінюючи самий цей хід або ж продовжуючи його. У другому випадку нащадки проходять увесь розвиток предків, унаслідок чого історичний розвиток виду відображається в його індивідуальному розвитку. Історичні свідчення, які зберігаються в онтогенезі, поступово стираються, оскільки розвиток все більше набуває вигляду прямого шляху – від яйця до кінцевої форми тварини. Ці зміни можуть значно посилюватися через боротьбу за існування, яку ведуть вільноіснуючі личинки. Швидкість еволюційних перетворень організмів може певним чином відрізнятися, і в цьому випадку в онтогенезі добре зберігатимуться лише ті ознаки, які неодноразово повторювалися в онтогенетичному розвитку предкових форм під час відносної еволюційної незмінності відповідних видів. Початкова історія виду зберігалася в онтогенезі тим повніше, чим менше відхилявся спосіб життя молодих

особин від дорослих і чим менше сталося зсувів окремих стадій від пізніших до більш ранніх життєвих періодів та якщо не відбувалось самостійних надбань.

Факти, які відображують повторення в *онтогенезі філогенезу*, поділяють на три основні групи:

- 1) відтворення в онтогенезі загального шляху історичного розвитку від простого до складного. Це може полягати в тому, що розвиток в онтогенезі, як і в філогенезі в цілому, починається однією клітиною і завершується складнодиференційованим багатоклітинним організмом;
- 2) повторення в онтогенезі загальних особливостей будови дорослих предків;
- 3) повторення в онтогенезі нащадків певних особливостей індивідуального розвитку предків.

Згідно з **біогенетичним законом** Е. Геккеля, онтогенез є коротким та швидким повторенням (рекапітуляцією) філогенезу, зумовленим фізіологічними функціями спадковості та приростованості. Підтвердженням цього закону є проходження ембрионами вищих тварин у своєму розвитку стадій, властивих предковим формам. У той же час далеко не всі стадії мають місце, зокрема зародок майже ніколи не набуває вигляду дорослих предкових форм, а лише схожий на їх ембріони. До цього закону слід віднести його односпрямованість: простежується лише залежність онтогенезу від філогенезу тощо.

Карлом Ернстом фон Бером був сформульований **закон зародковості схожості**, який тривалий час становив теоретичну базу ембріологічних досліджень. У цьому законі Карл фон Бер встановив два важливих явища ембріонального розвитку організмів:

- 1) характерні ознаки дорослих тварин закладаються в зародка в певній послідовності одна за іншою;
- 2) послідовність формування ознак (органів) в онтогенезі відповідає послідовності систематичних категорій згідно зі зміненням їх спільності, тобто філогенетичним віком цих ознак (спочатку закладаються найбільш загальні ознаки, а лише потім спеціалізовані). Іншими словами, ознаки великих систематичних груп закладаються раніше, ніж дрібних, філогенетично молодих (рис. 12.12).

О.М. Северцов запропонував **теорію філембріогенезу** – еволюційних змін онтогенезу, які призводять до подальших змін філогенетичного розвитку відповідної групи. Учений виділяє три шляхи подібного перетворення онтогенезу, які можуть

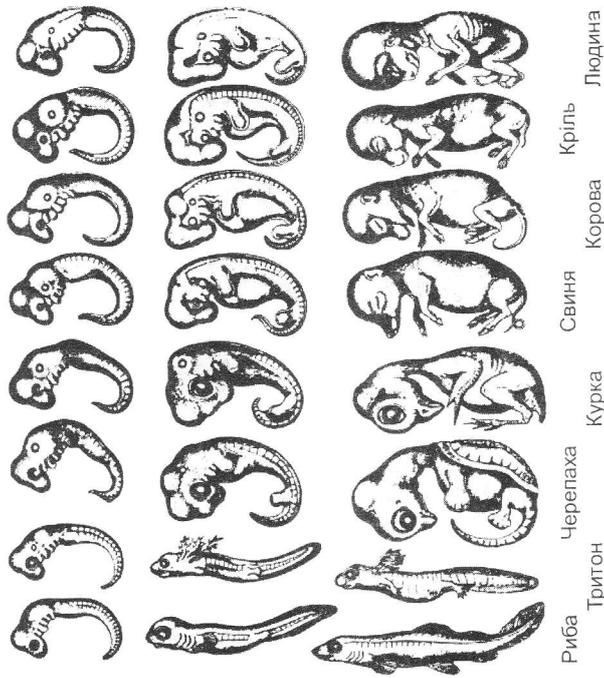


Рис. 12.12. Ілюстрація до закону Бера (за С. Гілбертом, 1993)

викликали відповідні філогенетичні зміни – анаболія, девіація та архалаксіс.

Анаболія – це еволюційні зміни розвитку організму на пізніх стадіях (інколи її розглядають як своєрідну надбудову). На думку О.М. Северцова, велика кількість органів дорослих організмів розвивається саме шляхом додавання певних стадій на кінцевих етапах морфогенезу відповідного органу. Часто ці процеси супроводжуються певним подовженням онтогенезу, оскільки орган спочатку розвивається нормальним шляхом, а лише після його формування відбувається додаткове перетворення. Кінцеві стадії морфогенезу предкль закрі-

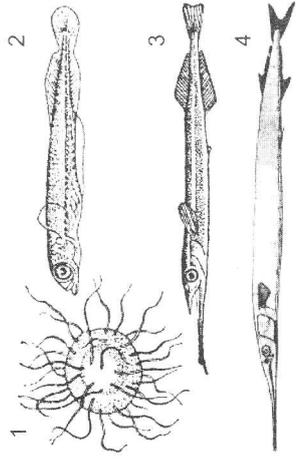


Рис. 12.13. Стадії розвитку саргана (*Belone sp.*) (за різними авторами): 1 – ікра; 2, 3 – мальок; 4 – доросла риба

плюються в онтогенезі нащадків, завдяки чому ми можемо спостерігати повторення ознак дорослих предків. Цей тип еволюції органів вважається досить поширеним, а найбільш наочними є приклади розвитку щелеп у саргана (рис. 12.13), плавців у морського півня та морського чорта.

Девіація може розглядатись як процес перетворення певних органів на середніх етапах їх формування. Орган, як правило, закладається, як і раніше, але на середніх етапах відбувається відхилення в його розвитку від предкових форм. Як приклад можна навести специфіку розвитку луски в акулових риб та в рептилій (закладання здійснюється аналогічно, а в подальшому відбуваються суттєві зміни – у риб луска костеніє, а в рептилій – роговеє).

Архалаксіс вважається процесом зміни розвитку органа на ранніх етапах або в період його закладання. Зміна самих зачатків органів майже завжди супроводжується змінами і всього їх морфогенезу (рис. 12.14). При подібному типі еволюції тривалість розвитку не збільшується, а рекапітуляцій в подальшому онтогенезі нащадків не спостерігається. За типом архалаксісу утворюються переважно нові, раніше відсутні ознаки або функціональні зв'язки між органами. Цей процес також вважається досить поширеним: формування видовженого тіла в змії (збільшується кількість хребців з 80 до 250–300 переважно за рахунок тулубових при збереженні майже незмінної кількості хвостових хребців), закладання лише трьох пальців у сучасного коня (два з них перетворюються на грифельні кістки), зміна кілків кісткі зубів тощо.

Згідно з доказами О.М. Северцова, повторення в онтогенезі предкових форм можливе лише у випадку анаболії, в інших варіантах перетворення онтогенезу повернення до попереднього стану неможливе. Дослідник пропонує виділяти позитивну та негативну анаболію, девіацію та архалаксіс (у цілому ним

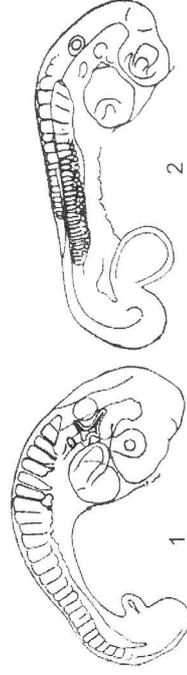


Рис. 12.14. Приклад архалаксіса (за О.М. Северцовим, 1945):

1 – зародок гекона з 28-губувовими сомітами; 2 – зародок вужа з 34-губувовими сомітами

запропоновано 12 модусів філембріогенезів), що не набуло загального визнання.

На сьогодні значна кількість учених не лише не погоджується з теорією філембріогенезу, а взагалі не визнає біогенетичного закону через значну кількість невідповідностей у розвитку представників певних груп (наявність багатьох винятків позбавляють закон сенсу). У той же час вони згодні з фактом взаємозв'язку між онтогенезом та філогенезом, часто зосереджуючи свою увагу лише на явищі мутацій та їх подальшому впливі на результати онтогенетичного розвитку і, як наслідок, філогенетичних змін відповідних груп (уявлення про тератологічні зміни — формування багатооб'єднуючих виродків, педоморфоз, гомональні зсуви, онтомутації, макромутації тощо).

Слід зазначити, що ще Ч. Дарвін та Ф. Мюллер показали:

еволюційні зміни в онтогенезі можуть відбуватися на будь-яких стадіях, що й викликає більші або менші відхилення від властивого предковим формам розвитку.

Виникають вони внаслідок формування нових особливостей або пересування наявних структур у просторі чи в часі. При цьому не завжди більш ранні зміни викликають більше відхилень у подальшому розвитку групи.

Думки вгору

Якщо онтогенезу настільки багатогранне й різноманітне, що в такому короткому огляді не можна охопити всі найважливіші його аспекти. Незважаючи на відсутність загально визнаної теорії онтогенезу, слід погодитись, що саме індивідуальний розвиток є одним із найуникальніших біологічних явищ, який виступає підґрунтям для здійснення багатьох інших, у тому числі й еволюційних процесів. Неодостойність думок ще раз підкреслює необхідність подальших пошуків, але й застерігає від догматичного наслідування будь-яких наукових авторитетів.

Особливості здійснення філогенезу

Питання походження та еволюційного розвитку великих систематичних груп багато в чому досі залишається на рівні припущень; знайдено далеко не всі перехідні форми та й немає підстав очікувати будь-коли на повний історичний літопис. Тому досить часто дослідження філогенезу спирається на гіпотези та теоретичні узагальнення. У той же час методологічно важливим стає виділення шляхів та форм здійснення філогенетичних перетворень, з'ясування самих механізмів подібних явищ. Можливо, що подальші дослідження дозволять відкоригувати наші узагальнені уявлення.

13.1. Форми філогенезу різних груп

Напрямки еволюції організмів визначаються, з одного боку, тим середовищем, у якому вони розвиваються, а з іншого — особливостями будови самого організму (його попереднім філогенезом).

Філогенез — це історичний розвиток певних груп організмів, еволюція органічного світу в цілому, окремих його систематичних груп тощо.

Філогенез може розвиватись у вигляді первинних та вторинних форм: до первинних відносять філетичну еволюцію та дивергенцію, які виступають основою для інших еволюційних перетворень, а серед вторинних розрізняють конвергенцію та паралелізм (рис. 13.1).

Філетична еволюція — це зміни одного виду на інший (в одному філогенетичному напрямку) без урахування можливих відгалужень, тобто зсув середніх ознак, властивих певній групі. Подібні перетворення стають основою для всіх інших варіантів

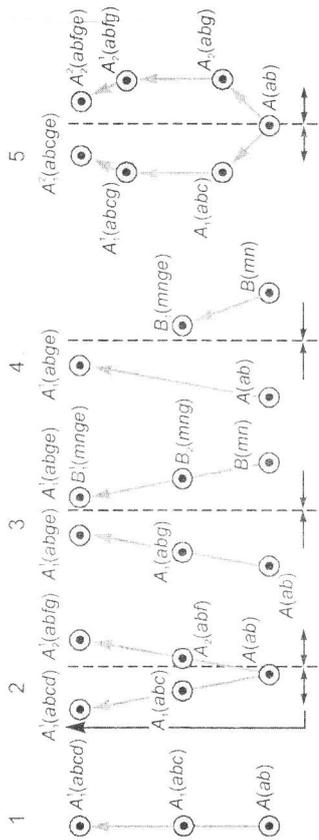


Рис. 13.1. Схеми різних форм філогенезу (за О.В. Яблоковим, А.Г. Юсуфовим, 1989):

1 – філетична еволюція; 2 – дивергенція; 3, 4 – синхронна та асинхронна конвергенція; 5 – паралелізм

еволюції груп і тому можуть бути виділеними майже для кожного виду.

Зауважимо, що не всі дослідники дотримуються думки щодо необхідності виділення цієї форми філогенезу. З одного боку, він розглядається як варіант видоутворення (анагенез), а з іншого – не може тривати для певної групи нескінченно довго й на певному етапі передбачає подальший перехід до дивергенції або інших форм філогенезу. На це слід зазначити, що еволюція ніколи не стоїть на місці, підтвердженням чому і є філетична еволюція. Навіть у відносно стабільних груп (наприклад, філогенетичні релікти) спостерігається поступова зміна форм у часі. Якщо розвиток без поділу групи на кілька нових триває недовго, то немає підстав відмовлятися від пропонуваного терміна, який дозволяє краще зрозуміти загальну спрямованість еволюційних перетворень певних видів або більших систематичних груп у ході їх пристосувань до певних умов існування.

Як приклад можна навести палеонтологічні ряди добре досліджених груп організмів. Найвідомішим є філогенетичний ряд коней – найбільш спеціалізованих сучасних представників парнокопитних тварин. Розвивалася ця гілка переважно в Північній Америці, звідки мали місце постійні переселення її представників до Європи. Сучасний кінь після переселення повністю вимер в Америці. Вихідною формою, що дала початок всій гілці коней, була невеличка лісова форма (фенакодус), яка жила вільсь м'яким листям дерев. Третинні похолодання та зменшення кількості лісів з подальшим формуванням відкритих

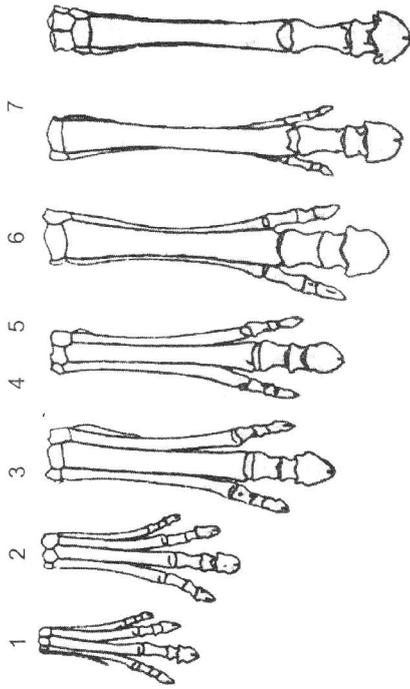


Рис. 13.2. Еволюція кінцівки коней (за Г.Ф. Осборном із І.І. Шмальгаузена, 1935):

1 – *Eohippus* (н. еоцен); 2 – *Orohippus* (сер. еоцен); 3 – *Mesohippus* (н. олігоцен); 4 – *Miohippus* (в. олігоцен); 5 – *Hyracotherium* (сер. міоцен); 6 – *Hipparion* (в. міоцен – н. пліоцен); 7 – *Pliohippus* (в. міоцен – н. пліоцен)

просторів зумовили поступовий перехід предків коней до степових умов існування.

Такий перехід не міг відбутися без значних перебудов організації, що торкалося відразу кількох структур. У першу чергу існування на відкритих просторах супроводжувалося необхідністю втечі від природних ворогів, що призвело до поступового збільшення розмірів та перетворення початкової п'ятипалої кінцівки спочатку на трипалу (еогіпус, мезогіпус, міогіпус та інші форми), а в подальшому й на однупалу (пліогіпус, сучасний кінь – рис. 13.2).

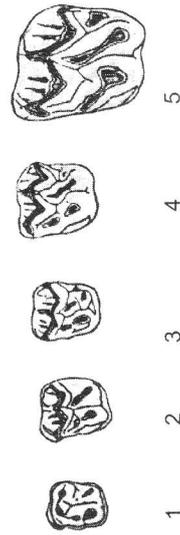


Рис. 13.3. Перетворення верхніх корінних зубів коней (за Г.Ф. Осборном із І.І. Шмальгаузена, 1945):

1 – *Hyracotherium*; 2 – *Rachynolophus*; 3 – *Anchitherium*; 4 – *Mesohippus*; 5 – *Anchitherium*

Водночас відбувається редукція малої гомілкової кістки та її приростання до великої, а також редукція нижньої частини ліктьової кістки та зростання її верхньої частини з променевою (процеси олігомеризації, пов'язані з посиленням основної функції відповідних органів).

Значні перетворення торкнулися також будови зубної системи цих тварин (рис. 13.3). Перехід до живлення травою (значно жорсткіша їжа порівняно з листям дерев, особливо сіно та насіння злаків) зумовив необхідність зменшення стирання зубів (формується гіпсодонтийний тип корінних зубів). Наявність високіх бугрів та гребенів, укріплених цементом, дозволяє при стиранні коронки на будь-якому рівні залипати не лише крихкий цемент, але й кілька прошарків твердої емалі, що значно подовжує час слугування зубів.

Іншим добре відомим прикладом філетичної еволюції можна вважати історію розвитку слонів, які розвивалися як вузькоспеціалізовані форми. Найцікавішими змінами слід вважати перетворення зубної системи, у якій друга пара різців набуває гіпертрофічного розвитку і формує врешті-решт бивні. Поступове скорочення щелепи та ускладнення структури жувальних зубів до лофодонтного типу (рис. 13.4) – великі за розмірами жувальні поверхні з наявністю багатьох поперечних складок в азіатського слона (*Elephas maximus*) – до 27, призвело до так званої горизонтальної зміни зубів.

Вона полягає в тому, що задні зуби прорізаються лише поступово, відповідно до зношування попередніх, функціонально та морфологічно замінюючи їх. У сучасних слонів водночас нормально функціонує лише один корінний зуб з кожного боку щелепи.

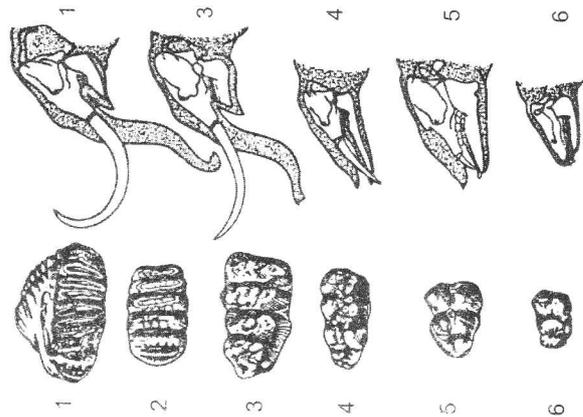


Рис. 13.4. Еволюція корінних зубів та голови в ряду хоботних

(за І.І. Шмальгаузенем, 1945):
1 – *Elephas* (сучасний вид); 2 – *Stegodon* (пліоцен); 3 – *Mastodon* (дільовій); 4 – *Trilophodon* (міоцен); 5 – *Palaeomastodon* (п. олігоцен); 6 – *Moeritherium* (в. еоцен)

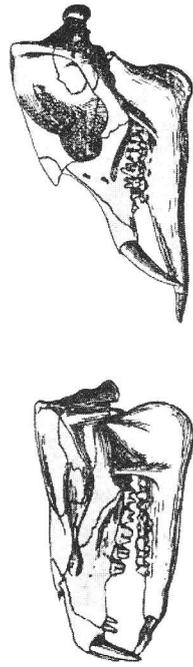


Рис. 13.5. Черепи примітивних хоботних (за Ендрю із І.І. Шмальгаузена, 1945):
1 – *Moeritherium* (в. еоцен); 2 – *Palaeomastodon* (п. олігоцен)

Вихідною формою для слонів вважається еоценовий меритерій (рис. 13.5), який мав майже повну зубну систему та нагадував невеликого за розмірами (до 1 м) тапіра. У палеомастодонта спереду залишаються лише бивні, які у верхній щелепі більші, а нижня щелепа сама є дуже видовженою; очевидно, цим формам був властивий уже досить великий хобот. У подальшому сталося розділення гілки слонів принаймні на дві групи: у динотерій почали переважають нижні бивні (верхні поступово редукувалися), а в мастодонтів та інших слонів, навпаки, розвинулися верхні. Лише в гілки, яка призвела до формування справжніх слонів, сформувався лофодонтний тип кутніх зубів. Відомі й інші приклади подібних філогенетичних рядів.

Дивергенція – розходження форм (або ознак) з формуванням гомологічних структур через відмінності в умовах існування спочатку єдиної групи (або споріднених груп). Ще Ч. Дарвін передбачав здійснення еволюції саме шляхом поступового розходження ознак з вимиранням проміжних, менш пристосованих форм. Чим більші відмінності середовища існування цих дочірніх груп і чим довше триває процес розходження, тим глибше виражена відповідна дивергенція.

Наочним результатом дивергентного розвитку організмів можна вважати появу **гомологічних органів** (рис. 11.1), які мають спільне походження, але є наслідком пристосування організмів до різних умов існування. І.І. Шмальгаузен наводить такий приклад дивергенції: якщо відмінності між річковою та озерною фореллю або різними видами жаб незначні, то розходження ознак значно зростає в таких споріднених груп, як видра та куніця, білка та ховрашок (різні умови існування), і ще більше відмінностей в іжака та кажана, слона та сирени, птаха й крокодила.

Прикладом дивергенції можна вважати також розвиток копитних (кондилартри) та хижих форм (креодонти), які на початкових стадіях еволюції ледь розрізнялися між собою. Існує думка, що копитні походять від певної предкової групи, але в їх розвитку мала місце значна кількість паралелізмів. Тому сучасна корова має приблизно однакову спорідненість як з конем, так і з тигром або будь-яким іншим хижаком. Вважається, що саме дивергенція надає необхідну базу для розвитку основних систематичних груп.

Конвергенція — це набуття схожих рис організації систематично далекими формами, які потрапили в наближені умови існування. Під *неспорідненими формами* в цьому випадку слід розуміти організми, пов'язані *віддаленою формою спорідненості* (певною мірою між собою пов'язані родинними зв'язками всі організми). Особливістю конвергентного розвитку є формування *аналогічних органів* (функціонально схожі, але мають принципово різну організацію). Чим специфічніші вимоги до організму з боку середовища його існування і чим триваліші та глибші пристосування до цього середовища, тим яскравіше виражена конвергенція (рис. 13.6). Особливості конвергенції полягають у тому, що схожість торкається лише зовнішніх ознак, не поширюючись на структуру, і є вторинною, тоді як дивергенція базується на глибокій схожості організації і вторинних відмінностях, зумовлених специфікою середовища існування.

Так, прикладами схожості, яка спирається на конвергенцію, є редуція очей у печерних тварин, розвиток ластів у водних рептилій та ссавців. Конвергентну схожість цілих організмів вбачаємо в обтічній формі тіла акули, костистої риби, рептилії (іхтіозавр) та ссавця (дельфін). Конвергентними формами слід вважати й більш споріднених організмів: розвиток довгих кінцівок у журавлів та лелек, схожість між сумчастим кролем та звичайним кролем, опосумом та видрою, сумчастим

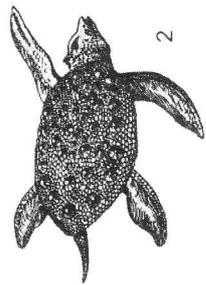
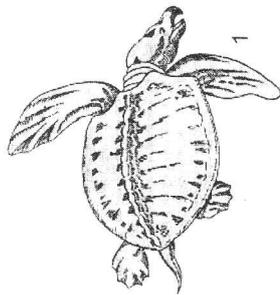


Рис. 13.6. Конвергентна схожість морських черепах (ряд *Chelonia*) з викопними плоскозубими рептиліями (за І.І. Шмальгаузенем, 1945):

1 — *Archelon* (в. крейда); 2 — *Plesiosaurus* (триас)

лігнумом, білкою-лєтягою та шерстокрилом. У цьому разі також маємо справу з неспорідненими формами, оскільки їх схожі ознаки надбані організмами незалежно ще на початкових фазах їх розвитку. Так, у карети (*Eretmochelys*) та шкірястої черепахи (*Dermodochelys*) колись були спільні предки, але ці суто наземні черепахи розвивалися дивергентно ще на суходолі, а їх подальший перехід до водного середовища та розвиток спільних ознак слід вважати наслідком конвергентного розвитку.

Паралелізм — явище паралельного набуття схожих структур у близькородинних видів тварин. І.І. Шмальгаузен визначає паралелізм також як *конвергенцію споріднених форм*. Проблемним залишається при цьому відносність визначення ступеня такої спорідненості. У споріднених форм проведи чітку межу між паралелізмом та конвергенцією, а як наслідок — між *аналогічними* та *гомологічними* органами, майже неможливо. У той же час використання самого терміна "паралелізм" визнається доцільним, оскільки він позначає незалежний розвиток схожих пристосувань на базі гомологічних структур. Таким чином, паралелізм начебто складається з двох процесів: попередньої дивергенції та подальшого паралельного розвитку спільних ознак у схожих умовах існування відповідних організмів.

Якщо дві споріднені групи організмів розвиваються паралельно за багатьма ознаками, то очевидна паралельна еволюція цих форм.

Прикладами паралельного розвитку можна вважати дві найважливіші гілки динозаврів — ящеротазових та птахотазових, у яких паралельно відбувалося збільшення розмірів тіла, повення до ходіння на чотирьох кінцівках, а також формування великої кількості інших спільних ознак. Паралельно розвивалися також обидві гілки птерозаврів — птеродактилі та

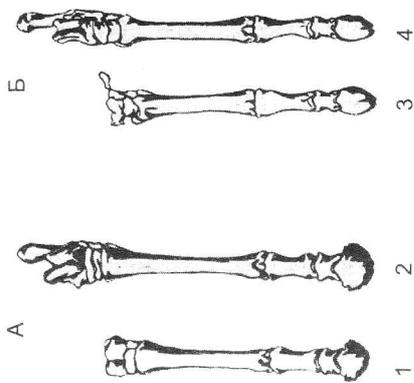


Рис. 13.7. Порівняння будови передніх (1) та задніх (2) кінцівок різних копитних (за Дж. Сімпсоном, 1983):

А — сучасний кінь (*Equus*); Б — ранньоміоценовий лігоптерн (*Thoatherium*)

рамфоринхи, які перейшли від плануючого до справжнього польоту, паралельно набуваючи таких ознак, як пневматизація скелету, розвиток крил, грудни тощо. З іншого боку, при розгляді птерозаврів та птахів слід говорити лише про конвергенцію, оскільки ці пристосування розвивалися в них абсолютно незалежно і децю відмінними шляхами (їх крила слід вважати аналогічними органами).

Паралельним можна вважати розвиток зубатих та беззубих китів; тюленів, моржів і котиків; однопалих форм коней (Північна Америка) та літоптерн (Південна Америка) тощо. На прикладі паралелізму пристосувань копитних (рис. 13.7) простежується потреба в мірі перебудови організації. Так, літоптерни швидше розвинули однопалі кінцівки, але при цьому розміри середнього пальця в них майже не змінилися. Коні еволюціонували повільніше, але адаптивні надбаня супроводжувались глибокими перебудовами всієї організації цих тварин – збільшення розмірів пальця, скоординоване зростання розмірів тіла тощо. Вважається, що саме через глибшу модифікацію всієї організації коні після об'єднання Америк швидко витіснили з еволюційної арени літоптерн як більш прогресивні форми.

Інколи розрізняють явище *синхронного* та *асинхронного паралелізму*. Прикладом першого з них вважається розвиток однопалих форм серед копитних (відбувався майже одночасно). Асинхронний паралелізм передбачає розвиток подібних структур у різних форм, які відокремлені в часі (вважається, що шаблезубість виникла в котячих принаймні чотири рази в різний геологічний час – рис. 13.8). Але при використанні подібного підходу можна говорити й про синхронну та асинхронну конвергенцію, оскільки розвиток обтічної форми тіла

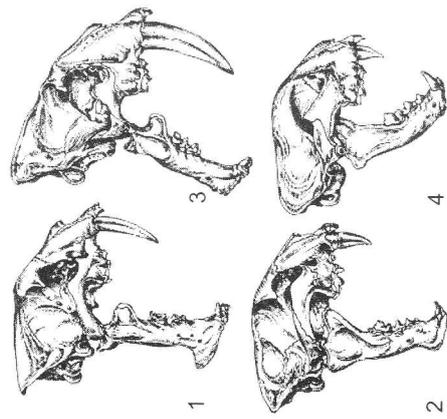


Рис. 13.8. Асинхронний паралелізм на прикладі розвитку в котячих шаблезубості (за А. Ромером з О.В. Яблокова, 1989):

- 1 – *Hoplorhinaeus* (олігоцен);
- 2 – *Dinictis* (олігоцен); 3 – *Smilodon* (пліоцен); 4 – *Pseudaelurus* (плейстоцен)

в дельфінів ніяк не міг відбуватися синхронно з іхтіозаврами та іншими попередниками.

У цілому можна вважати, що паралельний розвиток спочатку був властивий усім спорідненим формам, які потім дивергували. Це майже загальне правило за винятком подальшого переходу цих груп до існування в різко відмінних умовах. У той же час на практиці без докладного історичного вивчення відповідних форм досить складно розрізнити явище паралелізму від інших форм еволюції груп.

13.2. Напрямки філогенезу

Для полегшення розуміння механізмів еволюціонування угруповань надвидового рівня та врахування часу як фактору розвитку Дж. Сімпсон запропонував концепцію *адаптивної зони*. Під останньою розуміють комплекс умов зовнішнього середовища, у межах якого відбувається еволюція певного таксону і який визначає напрямки цієї еволюції. Подібно до того як екологічна ніша характеризується особливостями виду, який її займає, так і адаптивна зона характеризується таксоном, що розвивається в її межах.

Неважаючи на певні розбіжності в поглядах різних еволюціоністів, сьогодні все більшого визнання набуває розуміння механізмів розвитку великих таксонів у певних умовах існування за двома основними напрямками: *арогенез* – розвиток групи з розширенням адаптивної зони та виходом до інших природних зон завдяки набуттю значних нових пристосувань та *алогенез* – розвиток групи в межах однієї адаптивної зони завдяки незначним відхиленням та подальшим розходженням організмів по різних екологічних нішах (рис. 13.9).

Слід відразу зазначити, що арогенез та алогенез розглядаються як відповідні шляхи розвитку певних таксономічних груп. Близькі за звучанням терміни «ароморфоз» та «аломорфоз» (деякі вчені їх розглядають як синоніми до попередніх термінів) повинні розглядатись лише як явища перебудови окремих структур організмів, що можуть сприяти становленню певної групи на відповідний шлях розвитку.

Згідно з палеонтологічними даними, розвиток шляхом *арогенезу* мало поширений у природі: з однієї природної зони до іншої потрапляє порівняно невелика кількість груп організмів. Подібний перехід, який і називають *арогенезом*, здійснюється порівняно швидко і супроводжується загибеллю більшості проміжних форм (нетривале існування перехідних форм ускладнює

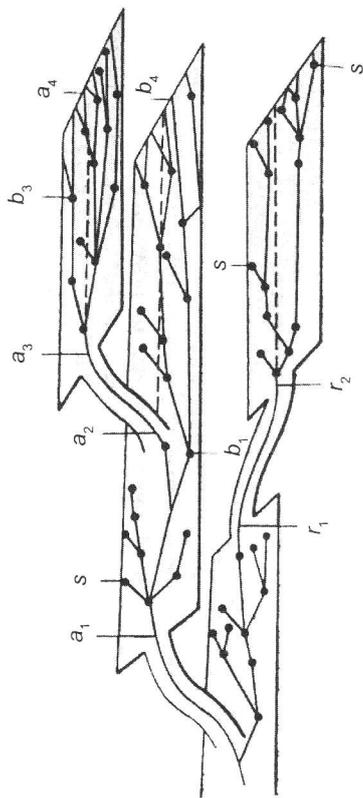


Рис. 13.9. Схема еволюційних перетворень (за О.М. Северцовим із А.В. Константинова, 1975):

ароморфози (а) – підйом на вищій щабель; ідіоадаптації (b) – розвиток у межах однієї адаптивної зони; спеціалізації (s) – тупикові гілки; регрес (r) – перехід на нижчий щабель

пошук палеонтологічних доказів відповідних перетворень). У той же час ця форма забезпечує можливість подальшого прогресивного розвитку відповідних організмів, майже всі великі таксономічні групи утворилися саме шляхом арогенезу. Досягати-ся він може двома шляхами: за допомогою *ароморфозу* (великі, принципові пристосування, властиві досить великим систематичним групам) та через *морфофізіологічну дегенерацію* (регрес певних структур).

Прикладом досягнення групами арогенезу через ароморфні перетворення організації є формування більшості великих систематичних груп (типи, класи, інколи навіть ряди). Унаслідок ароморфних перетворень організм набуває переваги загального характеру, завдяки чому здатний вийти за межі середовища мешкання своїх предків. Ароморфози можуть розглядатися як найважливіші вузлові моменти в розвитку певних груп організмів, від яких починаються нові шляхи еволюційного процесу. Подібний розвиток зумовлює нові взаємини між середовищем та організмом, що супроводжується відповідними адаптаціями та коадаптаціями.

Так, перехід від фільтраційного способу живлення безщелепних до хижачтва в риб та значне розширення останніми адаптивної зони пов'язані з формуванням щелеп, зменшенням обсягів зовнішнього скелету, збільшенням розмірів організму та зростанням рухливої активності, що вимагало відповідних змін у

будові нервової системи та поведінці (ароморфні риси їх організації). Причому формування щелеп узагалі визнається однією з найважливіших передумов подальшого прогресивного розвитку всіх хребетних, що дозволило їм перейти від фільтрації до хижачтва. Вихід хребетних на суходіл та подальший розвиток суходільних рис становлять цілу низку ароморфних перетворень (докладніше про це – в наступному розділі).

Процес *загальної дегенерації* (О.М. Северцов та І.І. Шмальгаузен пропонують інший термін – “*катаморфоз*”) визначається спрощенням умов існування, а переваги відповідний організм отримує лише в дуже простих умовах існування. Ціла низка організмів стає надлишковою і редукується, разом з ними зникають також і всі функціонально пов'язані з ним частини. Дегенерація є процесом розпаду, дезінтеграції, при якому всі наявні залежності втрачають свій сенс, що спостерігається навіть у їх філогенетичному ліквідуванні.

Загальний регрес та часткова редукція органів найчастіше спираються на їх недорозвинення через втрату адаптивного значення. Проте організм залишається цілісним, хоча й помітно спрощеним, якщо пов'язаний з простим середовищем існування.

Загальна дегенерація, яка виводить групу до нової адаптивної зони, властива переважно паразитичним (найскраповіший приклад подібного шляху перебудов – цестоди) або сидячим (туніка-ти) формам. Незважаючи на втрату багатьох систем органів, названі організми займають принципово нову (хоча й досить просту) для себе адаптивну зону, у якій не мають суттєвих конкурентів і здатні прогресивно розвиватися, про що докладніше йтиметься далі. Ми при цьому повинні розуміти, що розвиток шляхом загальної дегенерації супроводжується значною спеціалізацією відповідних організмів, що може завести їх у глухий кут щодо можливості подальших еволюційних перетворень.

Деякі вчені вважають, що зніматися подібні обмеження можуть шляхом переходу до *неотенії* та *педогенезу* (личинкове розмноження й втрата дорослої форми). Ще на початку XX століття з'явилися гіпотези про те, що майже всі великі систематичні категорії виникли шляхом *феталізації* (гіпоморфозу, неотенії, педогенезу – можливе використання й інших термінів). У цьому випадку регрес надто спеціалізованих організмів та завершення їх життєвого циклу станом личинки дійсно може знімати всі обмеження, які були властиві відповідній дорослій формі. Переконалися в реальності подібних перетворень не вдається не лише у філогенезі, а навіть і в онтогенезі: при значних

відмінностях дорослої та личинкової форм їх можна зіставити, лише знаючи весь життєвий цикл організму (наочним прикладом є аксолотль). У той же час подібні припущення поки що можуть розглядатися лише як робочі гіпотези на тих самих правах, як і інші.

Алогенез здійснюється за рахунок *ідоадаптацій* (приспособлення одного рівня без суттєвої зміни організації відповідних організмів, які визначають спеціалізацію в певній адаптивній зоні або його частині) і відбувається, доки існує відповідна адаптивна зона. При цьому перетворення організму відбуваються в межах загальної збереження попереднього характеру обмеженої адаптації (організм не набуває ні суттєвого ускладнення, ні принципового спрощення організації). Одні органи піддаються подальшому диференціюванню, а інші – втрачають своє значення й редукуються.

Алогенез пов'язаний зі ступенем спеціалізації кожної форми до певних умов існування в межах цієї адаптивної зони. Інколи ця спеціалізація заходить так далеко, що відбувається значне звуження адаптивної зони (так званий теломорфоз за І.І. Шмальгаузенем), через що закривається можливість до подальшого прогресивного розвитку відповідної групи. Вважається, що спеціалізація лише окремих органів суттєво не впливає на здатність організмів до подальших еволюційних перетворень.

Прикладами алогенезу можуть бути добре відомі явища адаптивної радіації: Дарвінові в'юрки, гавайські квіткарки та велика кількість інших форм. Головним при цьому є те, що при стосування організмів до різних екологічних ніш є більш-менш однаковими, а загальний рівень організації залишається майже незмінним. Так, редукція очей у крота майже не впливає на рівень його організації (немає принципових відмінностей від організації інших комахоїдних) і може розглядатися як ідоадаптація до підземного способу життя, де очі навіть заважають.

Крім зазначених процесів, І.І. Шмальгаузен запропонував виділяти ще *ел'морфоз* (вищий щабель ароморфозів, властивий лише людині); *теломорфоз* (спеціалізація); *гіперморфоз* (перезвинення певних структур, що спричинює втрату адаптивності та пластичності відповідних організмів); *катаморфоз* (загальна дегенерація) та *гіпоморфоз* (особливий випадок катаморфозу, полягає в недорозвиненості організму). На наш погляд, немає необхідності в такому детальному поділі процесів філогенезу груп організмів, особливо враховуючи наявність певної спеціалізації при будь-якому напрямку розвитку. Найважливішим в еволю-

ційному плані залишається можливість розвитку в межах однієї адаптивної зони (алогенез) та з виходом до нової (арогенез).

Одним із звичайних процесів, які супроводжують філогенетичні перетворення живої природи, є *вимирання*. На думку палеонтологів, сучасні види становлять лише 2–5% загальної кількості видів, які утворилися на Землі. Вважається, що однією з причин такого стану може бути значна спеціалізація та неспроможність організмів змінюватись відповідно до нових умов їх існування. Вимирання вивільняє життєвий простір для появи та поширення нових груп. У той же час велика кількість реліктових форм свідчить про необов'язковість цього процесу і потенційну велику тривалість існування будь-якої групи живих організмів. Тобто, еволюційно важливим залишається не лише пристосованість організмів до певних умов, але й їх спроможність до подальших перетворень, про що йшлося в першому розділі. Закономіри, або правила, еволюції груп надають відповідні уявлення про причини тих чи інших змін різних груп організмів.

13.3. Правила еволюції груп

За правилом незворотності Л. Долло (1893), еволюція є необоротним процесом, і організм не може повернутися до попереднього стану, властивого його предкам. Так, вторинноводні хребетні не перетворюються на риб, а набувають нових пристосовань до водного середовища на своєму рівні організації. При цьому відбувається відновлення структур, які певною мірою лише імітують попередній, більш примітивний стан (плавці, хвіст китоподібних або іхтіозаврів мають зовсім іншу будову порівняно з рибами).

Деякі вчені не погоджуються з наведеним правилом, висловлюючись на користь циклічності еволюційного процесу і можливості повернення до попереднього стану. Справді, зворотні мутації можуть повернути предкову ознаку, але навіть на мікроеволюційному рівні реконструювати повністю весь генотип неможливо (однаковий генотип мають лише клоони). У той же час повернення до так званого дикого типу при формуванні попередніх умов існування свідчить про можливість зворотного розвитку на мікроеволюційному рівні. Визнання оберненості окремих ознак все ж таки не заперечує незворотності еволюційного процесу в цілому.

Правило прогресуючої спеціалізації Ш. Денере (1876) говорить: група, яка стала на шлях спеціалізації, розвивається в

подальшому лише з поглибленням цієї спеціалізації. Водночас, на думку автора цього правила, спеціалізація переважно стосується окремих органів (що пов'язане з пристосуванням до специфічних умов існування) і не зачіпає організм у цілому. Так, у птахів, спеціалізованих до польоту, подальша еволюція пов'язана з формуванням різних способів польоту (активний, ширяючий) завдяки поглибленню спеціалізації в будові крила в різних видів.

Інколи до цього ж правила додають закон філогенетичного росту, згідно з яким у кожній філогенетичній гілці простежується тенденція до збільшення розмірів тіла організмів (розвиток спрямований від дрібних представників до більших). Після досягнення критичних розмірів та порушення найважливіших пропорцій відбувається вимирання цієї групи.

За правилом походження від неспеціалізованого предка Е. Копа (1896) нові великі групи походять від порівняно неспеціалізованих представників предкових груп. Саме вони мають вищу потентність до принципово нових пристосувань, що дозволяє їм стати на шлях арогенезу. Так, ссавці походять від найменш спеціалізованих представників рептилій, максимально наближених до копитозаврів. Будь-які спеціалізовані форми не мають необхідних потенцій для подальшого формування нових еволюційних напрямків через наявність великої кількості обмежень.

З правилами Е. Копа та Ш. Делера пов'язана проблема неогені, про що вже згадувалось раніше. У багатьох спеціалізованих організмів (особливо це стосується сидячих та паразитичних форм) личинки залишаються малоспеціалізованими і, слугуючи для розселення, є активними формами. Тому вважається, що через перехід до неогені організми здатні знімати обмеження, викликані вузькою спеціалізацією, і йти далі шляхом прогресивного розвитку. Не спречаючись стосовно поширеності подібних перетворень у природі, зазначимо, що вони не заперечують реальності дії наведених правил.

Правило адаптивної радіації Г.Ф. Осборна (1902): філогенез будь-якої групи супроводжується її розгалуженням на окремі гілки, які розходяться в різних адаптивних напрямках (різні екологічні ніші) від попереднього стану. Це правило повністю узгоджується з принципом дивергенції Ч. Дарвіна і має надзвичайну кількість прикладів (рис. 13.10). Підґрунтям для адаптивної радіації груп є зменшення конкуренції при формуванні кількох видів, які займають різні екологічні ніші (слід ще раз нагадати, що міжвидова боротьба за існування є менш гострою, ніж внутрішньовидова).

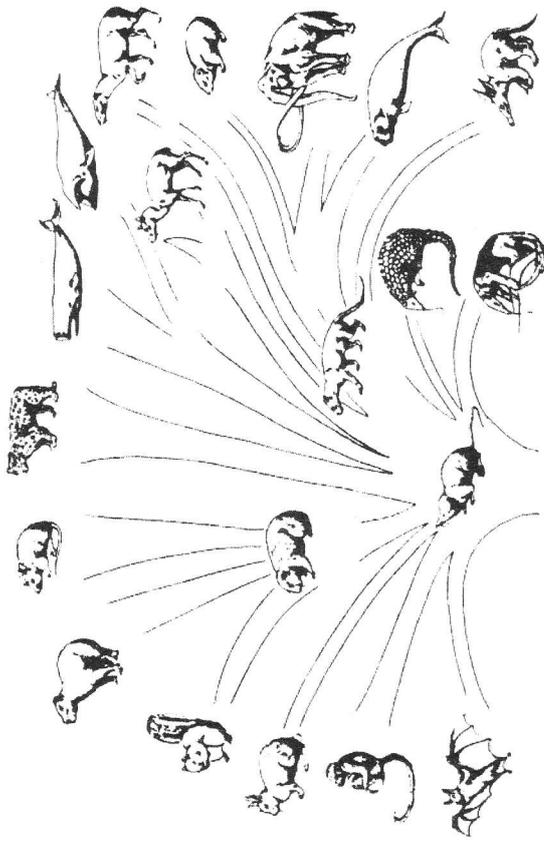


Рис. 13.10. Адаптивна радіація на прикладі плацентарних ссавців (за А. Ромером, Т. Парсонсом, 1992)

Правило чергування головних напрямків еволюції І.І. Шмальгаузена (1939): арогенна еволюція чергується з періодами алогенної еволюції в усіх групах. Необхідність подібного чергування пояснюється тим, що вихід до нової адаптивної зони (арогенез) є досить складним процесом, який супроводжується вмиранням майже всіх проміжних форм. Тому він відбувається лише в разі, коли можливість засвоєної адаптивної зони вже вичерпані, а подальший алогенез стає утрудненим. Вихід же до нової (поки що вільної) адаптивної зони завжди супроводжується видоутворенням з подальшим зайняттям всієї зони.

Правило посилення інтеграції біологічних систем І.І. Шмальгаузена (1961): біологічні системи внаслідок еволюції стають більш інтегрованими, відбувається ускладнення механізмів, які забезпечують цю інтеграцію (гомеостаз екосистем та механізми його підтримання). Це правило свідчить про неможливість зведення біологічних систем будь-якого рівня організації до простої сукупності їх складових. Весь хід еволюційного процесу підтверджує це правило як на онтогенетичному рівні (автономізація та каналізація онтогенезу), так і на популяційно-

видовому (складна структура виду) та екосистемному рівні (взаємозв'язок та взаємозалежність усіх представників відповідних екосистем).

Перелік еволюційних правил можна було б продовжити, але й наведені мають певні винятки та обмеження. Особливості біології як наукової дисципліни полягають у тому, що теоретичні узагальнення мають переважно емпіричний характер і багато в чому спираються на розуміння та віру, а не на доведеність та постійні підтвердження в природі. Майже кожне біологічне явище є унікальним (саме тому ми не можемо відтворити будь-які еволюційні події минулого або передбачити, що станеться в майбутньому), а тому може перебувати свого особистого правила, яке наука також не в змозі буде перевірити.

13.4. Темпи еволюції груп

Палеонтологічні дані свідчать про наявність відмінностей у темпах розвитку представників різних систематичних груп. Поряд із швидкими змінами (займають кілька тисяч і навіть сотень років) існують повільні: деякі форми за сотні мільйонів років не набувають нових ознак навіть видового рівня. Усе це не можна пояснити лише зовнішніми або внутрішніми причинами, оскільки наявні приклади як швидких, так і повільних змін в умовах одного й того самого середовища, а також різної швидкості еволюційних перетворень у споріднених групах.

Так звані **філогенетичні релікти** є свідченнями надзвичайної стійкості їх організації – вони не мають суттєвих відмінностей від своїх попередників, які жили мільйони (а в деяких форм і сотні мільйонів) років тому. До них можна віднести латимерію (*Latimeria*), двоциплевих риб (*Dipnoi*) та хрящових ганоїдів (*Chondrostei*), гатерію (*Sphenodon punctatum*), крокодилів (*Crocodylia*), однопрохідних ссавців; з рослин – гімкго дволопасне (*Ginkgo biloba*) та ще велику кількість інших примітивних організмів.

Наявність порівняно молодих географічних утворень (острови та озера, які почали активно заселятися організмами лише в післяльодовиковий період) свідчить про можливість надзвичайно високих темпів новоутворень серед деяких груп організмів. Так, озеро Байкал надає приклади адаптивної радіації серед деяких груп риб (*Comphoridae*, *Cottosomphoridae*), бокоплавів (родина *Gammaridae*), молюсків (родина *Baicaliidae* і

Benedictiidae) та деяких інших форм. Лише серед бокоплавів озера нараховується понад 250 ендемічних видів, які об'єднуються в 37 родів, з яких 35 є ендеміками. Таку саму цікаву фауну мають і деякі озера Східної Африки, утворення яких, як і Байкалу, відбулося в третинному періоді. Озеро Танганьїка (екваторіальна Африка) вирізняється багатого іхтіофауною – 40 родів та понад 140 видів цихллових риб; в озері Вікторія надзвичайна кількість ендеміків серед риб роду *Haplochromis*, в озері Едуард відбувається диференціація ципринодонтів (*Cyprinodontia*). Усі наведені ендемічні форми здійснюють надзвичайно масштабні еволюційні перетворення за порівняно короткої проміжок часу (не більше 15–20 тис. років). Подібні приклади можна навести й для наземних організмів острівних екосистем, темпи еволюції яких інколи виявляються навіть ще вищими.

Проте інші представники фауни в цих саме озерах не мають будь-якої схильності до видоутворення (у деяких форм навіть нові підвиди не формуються). Більше того, африканські озера Альберт та Рудольф, будучи такого самого тектонічного походження, як і попередні, не надають прикладів адаптивної радіації будь-яких груп організмів. Так само групи, які йдуть шляхом адаптивної радіації в інших умовах, не надають прикладів видового багатства в інших частинах свого ареалу. Ті самі прісноводні бокоплави мають меншу кількість видів майже по всій Євразії порівняно з представниками лише озера Байкал.

Однією з проблем оцінки темпів еволюції груп є вибір її *критеріїв*. У першу чергу це стосується часу, в якому відбуваються всі ці перетворення: крім *астрономічного*, виділяють ще й *біологічний час* (кількість поколінь). Однак біологічний час спирається не завжди: до викопних видів можна застосовувати лише астрономічний час і то з великими похибками. Інколи й сучасні форми надають приклади порушення правила поглиблення еволюційних перетворень при швидкій зміні поколінь.

Так, один із парадоксів І.І. Шмальгаузена свідчить про те, що в нормі за інших рівних умов швидкість еволюції повинна визначатися абсолютноно чисельністю особин певного виду (популяції), щільністю населення та швидкістю змін поколінь. Тому максимальних швидкостей еволюційних перетворень можна було б очікувати від значно поширених дрібних організмів із швидким статевим дозріванням та великою плодючістю (коловертки, моховатки, дрібні ракоподібні, кліщі, попелиці, з хребетних – дрібні ящірки, гекони, комахоїдні, гризуни та деякі інші форми).

У той же час усі ці форми не можна віднести до прогресивних (докладніше – далі). З іншого боку, прогресивні представники тварин мають переважно великі розміри і піддали значно швидшим еволюційним перетворенням.

Пояснює учений цей парадокс тим, що в порівняно великих тварин основною формою боротьби за існування є внутрішньовидова; що забезпечує певний захист таких організмів від пошкоджуючих зовнішніх впливів. Удосконалення гомеостазу та зменшення впливу довкілля на ці форми суттєво підвищує їх конкурентоспроможність, а невелика чисельність дозволяє навіть незначні позитивні набутки окремих особин підхоплювати дією природного добору. Тому в подібних організмів значно зростає цінність окремої особини, кожна з яких може сприяти еволюційним перетворенням. У дрібних тварин є надзвичайною інтенсивність дії пошкоджуючих факторів (міжвидова та конкурентівна форми боротьби за існування), через що формування нових корисних ознак виявляється загальмованим; імовірність виживання окремих особин з корисними ознаками в цьому разі виявляється досить низькою, що й зумовлює відносно низькі темпи пристосування.

Отже, біологічний час не завжди спрацьовує навіть в неонтології, а не лише в палеонтології; розрізняється швидкістю зміни окремих органів й перетворення груп у цілому (про різні форми прогресу – далі).

Сьогодні вважається, що єдиним придатним критерієм для визначення швидкості філетичної еволюції є кількість новотворених видів у відповідній групі.

Виходячи з тривалості існування різних родів організмів, Дж.Г. Сімпсон запропонував виділяти три категорії:

- 1) *брадителічні* – час їх розвитку перевищує 250 млн років;
- 2) *горотелічні* – розвиваються до кількох десятків мільйонів років;
- 3) *тахітелічні* – молоді роди, час існування яких менше мільйона років.

Думки вГОЛОС

Історичний розвиток великих систематичних груп завжди викликав значний інтерес з боку різних фахівців, оскільки часто відсутність перехідних форм, неможливість достовірного розрізнення аналогічних та гомологічних органів значно ускладнюють розуміння взаємо-

відносин між різними представниками органічного світу. Визнання таких напрямків розвитку, як алогенез та арогенез, нашою наукою на думку, що все одно існують певні відмінності між видоутворенням та процесом розвитку великих систематичних груп (відбувається чашто у вигляді арогенезу). Робити на цьому рівні певні узагальнення складно, оскільки майже не існує груп, які б розвивались ідентично, а перевірити припущення майже неможливо.

Прогресивна еволюція

Розуміння загальних закономірностей еволюційного процесу потребує вирішення проблеми співвідношення між прогресивною, регресивною еволюцією та спеціалізацією. Причому питання прогресу – його визначення, критеріїв, напрямків розвитку і навіть самої наявності в природі – породжують велику кількість суперечок. Невирішеною є й дилема: чи обов'язково тривала дія природного добору призводить до прогресивної еволюції? На переконання самого Ч. Дарвіна, дія природного добору зо всім не обов'язково зумовлює відповідний прогресивний розвиток організмів: у природному доборі мова йде про виживання найбільш пристосованого, а не завжди про найбільш прогресивного. На думку М.В. Тимофеева-Ресовського, доки не існує не те щоб суворого або точного, але навіть більш-менш придатного, розумного, логічного визначення прогресивної еволюції. Біологи досі не спромоглися сформулювати, що ж саме є прогресивною еволюцією. На питання, хто прогресивніший – чумна баццла чи людина – чіткої відповіді досі немає.

14.1. Проблеми, пов'язані з визначенням прогресу

Реально існуючі прогресивні зміни живих організмів виявляються вже на давніх ієрархічних сходинках живих істот. Одним із перших проблему прогресивного розвитку порушив Ж.Б. Ламарк, який вважав, що живі організми мають внутрішнє прагнення до самовдосконалення. Численні палеонтологічні знахідки дійсно свідчать про реальні зміни організмів у часі та формування складніших, більш пристосованих, досконаліших форм. Загальний прогресивний розвиток живої матерії сьогодні більшістю вчених сприймається як її природна властивість. У той

же час вважати, що проблеми прогресивної еволюції вже вирішені, було б великою помилкою.

Концепцію прогресу можна вважати суб'єктивною, оскільки використовується вона переважно стосовно людини (це наявна тенденція в розвитку людства, яка полягає в переважанні пізніх форм суспільства порівняно з попередніми за певними характеристиками). Причому одні й ті самі події можуть розглядатися залежно від підходів як виключно прогресивні, так і абсолютно регресивні (можна пригадати неодноразову переорієнтацію істориками подій минулого століття). Згідно з поглядами В. Гранта, перед нами постають два питання: 1) чи можемо ми перенести концепцію прогресу з діяльності людини до еволюційної біології; 2) чи можна цю концепцію перевести з суб'єктивного рівня до об'єктивного, тобто знайти об'єктивні критерії наявності прогресивного розвитку в органічній еволюції. Відповідаючи, вслід за Гекслі, на ці питання позитивно, Грант розуміє прогресивну еволюцію як поступові пристосування до нових середовищ існування, які все більше віддаляють відповідні організми від попереднього середовища мешкання їх предків.

Згідно з деякими уявленнями, **прогрес у живій природі** – це вдосконалення та ускладнення організації життя (як організмів, так і їх взаємин) під час еволюції, які спрямовані на краще пристосування до безперервних змін довкілля. Інколи прогрес розуміють ще обмеженіше – як зростання пристосованості організмів до умов існування (адаптаціогенез). У цьому випадку слід нагадати про відносність самого явища адаптації та принципову неможливість “повного” пристосування, через що прогрес не може ототожнюватися з пристосувальною здатністю організмів. Так, наприклад, можна визнати стегоцефалів дуже пристосованою до суходільних умов існування групою, але ці тварини можуть розглядатися як важливий етап у загальному прогресивному розвитку хребетних тварин.

Досить часто прогресивну еволюцію ототожнюють з *морфологічними прогресами*, тобто *арогенезом* (слід нагадати, що цей напрямок філогенезу може здійснюватися не лише шляхом *ароморфних* перетворень, але й за рахунок *загальної дегенерації*, про що докладно йшлося раніше). У той же час відокремити прогресивні перетворення від регресивного розвитку принаймні деяких структур не можна, причому стосовно майже всіх організмів.

На сьогодні запропоновано велику кількість критеріїв, згідно з якими визначається прогресивна еволюція. Одним з перших серед них можна вважати *ускладнення організації*

відповідних організмів. Справді, з розвитком природи ми спостерігаємо суттєве ускладнення живих істот. Одноклітинні мають значно простішу будову порівняно з будь-якими багатоклітинними формами. З кожним переходом до нової систематичної групи простежується й певне ускладнення організації. Але, якщо відкинути узагальнення високого таксономічного рівня, природо да надає нам чималу кількість прикладів, коли відносно прогресивний розвиток супроводжується певним спрощенням принаймні деяких структур (спрощення будови кінцівок в комах, зменшення та стабілізація кількості компонентів квітки, явища редукції органів, які втрачили свої попередні найважливіші функції тощо). Тому складність організації далеко не завжди свідчить про відповідну прогресивність організму.

Ученими напрацьовані такі критерії прогресивного розвитку: збільшення енергетичного рівня життєвих процесів; зростання ефективності розмноження; поліпшення точності сприйняття зовнішніх сигналів та здатності реагувати на зовнішні впливи; зростання здатності керувати середовищем та зменшувати залежність від нього; зростання ступеня диференційованості організмів; інтенсифікація функцій; зростання рівня гомеостазу організмів; збільшення обсягів інформації, які сприймає організм ззовні, та вдосконалення обробки й використання останньої; збільшення коефіцієнта корисної дії; зростання ступеня цефалізації та багато інших. Згідно з поглядами О.І. Золіна та О.О. Золіна (1999), майже всі зазначені критерії свідчать про зростання як енергетичних можливостей організмів, так і їх здатності отримувати, зберігати та використовувати інформацію.

Не зупиняючись на всіх наведених критеріях, зазначимо, що майже всі вони є відносними й далеко не завжди здатні охарактеризувати загальний прогресивний розвиток організмів у цілому. Так, якщо говорити про зростання ступеня цефалізації та інформаційних можливостей організмів, то ці критерії майже неможливо застосовувати до рослин або інших об'єктів, які не мають центральної нервової системи (узагалі формування нервової системи відбувалося не відразу після появи багатоклітинності, прикладом є губки). Але не можна вважати, що цим організамам загалом невластивий еволюційний прогрес. Проти подібних поглядів свідчать палеонтологічні дані. Такі критерії, як зростання рівня гомеостазу та здатності керувати середовищем, зменшуючи залежність від нього, мають суто антропоцентричні тенденції, передбачаючи найпрогресивнішою істотою лише людину, що не можна вважати об'єктивним.

З цих міркувань стає зрозуміло, чому жодна система критеріїв прогресу не пояснює, яким чином існують одночасно як прогресивні, так і зовсім примітивні форми. У той же час палеонтологічні дані свідчать про надзвичайно велику кількість вимерлих форм, які за багатьма критеріями можна вважати значно прогресивнішими, ніж сучасні відносно примітивні організми (динозаври порівняно з геконами; мамонт та єхидна тощо).

За найпесимістичнішими поглядами, особливо це стосується вчених з фізичними підходами до вивчення біологічних процесів, домінуючою тенденцією в розвитку живої природи є спрощення організації, деградація та виродження – тобто регресивна еволюція. Грунтуються подібні уявлення на законах термодинаміки, згідно з якими еволюція будь-якої термодинамічної системи спрямована на врівноваження стану (наближення до симетрії, а життя з самого початку є асиметричним).

Суть подібних уявлень про “регресивну еволюцію” життя на Землі зводиться до того, що в далекому геологічному минулому, коли відбувалося формування найважливіших таксонів, еволюція здійснювалась надзвичайно активно, після чого настає значний спад еволюційної пластичності організмів, зменшення їх життєдіяльності, втрата “життєвої енергії” тощо. Так, порівнюючи розміри екологічних ніш, швидкості зміни поколінь та мікроеволюційного процесу, а також багато інших показників біологічної активності в прокариотів та вищих тварин і рослин, можна дійти висновку, що еволюція супроводжується регресом фізіологічних можливостей організмів.

На думку багатьох еволюціоністів, регресивні перетворення, так само як і прогресивні, є невід’ємною характеристикою еволюційного процесу. У той же час найважливішою помилкою прибічників регресивної еволюції слід вважати намагання виділити окремі явища за основні та найголовніші напрямки розвитку організмів.

Підбиваючи підсумки огляду проблем прогресу, слід зазначити, що досі ще не сформульовано загально визнаного визначення цього явища.

Поглиблюється проблема ще й тим, що, дотримуючись слів Ентельса, кожний прогрес в органічному розвитку вступає вночіас і регресом, оскільки він фіксує однобічний розвиток і виключає можливість розвитку в багатьох інших напрямках.

Ще складніша ситуація з розробкою теорії прогресу. Очевидно, що найважливіші досягнення в цьому напрямку ще

попереду. В той же час різні дослідники висвітлюють деякі особливі аспекти прогресивних перетворень органічного світу, покazuючи відносність розуміння прогресу та регресу в цілому. Для з'ясування принаймні деяких характеристик прогресивного розвитку організмів сьогодні запропоновано розрізняти кілька видів прогресу, про які ми й поговоримо далі.

14.2. Необмежений прогрес

Необмежений прогрес – це найбільш загальна форма прогресивного розвитку живої матерії від найпростіших організмів до людського суспільства.

Ця форма прогресивної еволюції вважається найменш розробленою; загальна кількість критеріїв, що її визначає, перевищує 40, але це не вирішує справи.

Об'єктивне існування в умовах біосфери Землі розвитку від найпростіших форм до високоорганізованих, які нині набули форми людського суспільства, слід розглядати як магістральний напрямок еволюціонування життя, який можна порівняти з необмеженим прогресом. Для нас, сторонніх спостерігачів, подібний прогресивний розвиток живих організмів даний у вигляді певних змін у часі так званих домінуючих форм біосфери.

У різні геологічні епохи домінуючими були зовсім інші групи, ніж тепер. На біологічній арені спочатку з'явилися нечисленні організми з новими пристосуваннями, вони поступово витіснили попередні групи і ставали панівними впродовж певного часу, аж поки не відбувалася нова зміна. Саме таким чином прогресивний розвиток дійшов до сучасних ссавців і людини як вершини органічної еволюції, яка перейшла до нової якості, утворивши соціальну структуру. Згідно з уявленнями О.І. Зотіна та О.О. Зотіна (1999), формування цивілізацій на Землі є безпосереднім результатом еволюційного процесу.

Таким чином, необмежений прогрес виступає як найбільш узагальнена форма прогресу, властива живій природі в цілому – як загальний напрямок розвитку життя. Проте слід мати на увазі відносність навіть цієї форми, оскільки розвиток життя так чи інакше обмежується розмірами планети Земля, наявними ресурсами і навіть можливістю генетичної основи спадкової мінливості (насправді обмежень ще більше). Тому необмеженість цієї форми прогресу слід розуміти лише як потен-

ційну здатність природи до подальших прогресивних перетворень навіть після зникнення людини, адже вона була не першозасновницею суспільного способу життя, а можливо, буде й не останньою.

Одними з перших представників серед хребетних тварин, які мали необхідні передумови у своєму розвитку для створення суспільства, можна вважати целурозаврів. Це порівняно невеликі хижі динозаври з вагою тіла близько 70–80 кг та коефіцієнтом цефалізації в 5,8 разів більшим, ніж у сучасних крокодилів (близько 0,126).

Інші представники тваринного світу, зокрема деякі птахи (воронові, хижі), китоподібні, восьминоги також мають передумови для формування в подальшому власної цивілізації, оскільки їм властиві певні риси суспільного способу життя. Необмеженість цієї форми прогресу й полягає в тому, що еволюція не має жодних причин зупинятись на людському суспільстві, і в майбутньому можливі зовсім інші шляхи розвитку біосфери.

Достить часто необмежений прогрес зображають у вигляді безперервного ланцюга розвитку організмів від найпростіших форм до людини через велику кількість ланок. Слід визнати, що підхід цей спрощений і не відображає реальних співвідношень у природі. Побіжний погляд незалежного розвитку суспільного способу життя в різних представників тваринного світу свідчить про неособливий розвиток людської цивілізації та паралельність багатьох процесів у природі. На питання, чому в наш час не з'являються нові цивілізації, можна відповісти таким чином: для цього потрібні істотні перетворення біосфери, які призвели б спочатку до зникнення людської цивілізації, а в подальшому – до її непередбаченого розвитку на новій біологічній основі.

Узагальнений напрямок прогресивного розвитку органічного світу зовсім не заперечує явищ регресу – ми постійно спостерігаємо його окремі прояви. Наприклад, на особливу увагу заслуговує процес спеціалізації окремих організмів до обмежених умов існування. Якщо він і не передбачає загальної дегенерації, як у багатьох паразитів або сидячих форм, то значно обмежує можливості подальшого прогресивного розвитку. Так, традиційно вважається, що вузька спеціалізація дельфінів до водного способу життя перекиває можливість досягнення ними більш високої організації. У той же час не можна не передбачувати можливість для цих форм зняття в якійсь спосіб цих обмежень у майбутньому.

Які ж критерії запропоновано для даної форми прогресу? У першу чергу, прогресивними перетвореннями вважається не просто поява чогось нового, а формування кращого. Поступ певних організмів шляхом необмеженого прогресу пов'язаний як із їх морфологічними змінами, так і перетворенням структури популяцій, що сприяє врятуванню зменшеної залежності кожного окремого організму від умов довкілля. Подібне вивільнення організмів на рівні окремих особин від вирішального впливу випадкових коливань параметрів довкілля сприяє подальшому освоєнню навколишнього світу. Відсутність вузької екологічної ніші протидіє переходу відповідного організму до розвитку шляхом спеціалізації, що також стає необхідною передумовою прогресивного розвитку. Наслідком подібних перетворень стає автономізація онтогенезу й суттєве поліпшення виживання особин, відбувається зростання ефективності багатьох біологічних процесів, що вимагає лише комплексного використання критеріїв необмеженого прогресу.

14.3. Біологічний прогрес

Уперше уявлення про цю форму було розвинуто О. М. Северцовим як протиставлення морфологічному прогресу. Найважливіші відмінності в цих двох формах, на думку вченого, такі: біологічний прогрес зовсім не обов'язково потребує відповідних прогресивних змін структур та організації організмів, а морфологічний прогрес передбачає вдосконалення структур і не обов'язково призводить до панівного становища відповідних груп організмів.

У випадку формування в певної групи ознак, які сприяють їй у боротьбі за існування, остання з часом може суттєво розширити арену життя й набути панівного становища: це початок розквіту групи, який можна кваліфікувати як біологічний прогрес.

Основними критеріями цієї форми прогресу є збільшення чисельності відповідної групи, розширення її ареалу та поява внутрішньогрупової диференціації (доірні форми). Зрозуміло, що названі критерії біологічного прогресу мають певні обмеження: недоцільно порівнювати чисельність китів чи бегемотів (або навіть найпоширеніших ссавців) з будь-якими комахами і

тим більше з одноклітинними організмами. Так, близько 99% біомаси біосфери припадає на рослини, а біомаса тварин від 97 до 99% становлять безхребетні. Тому всі три критерії доцільно використовувати стосовно близьких видів або груп видів.

Однією з особливостей біологічного прогресу є його векторизованість: певна група має різний статус у часі, що можна характеризувати як стан біологічного прогресу, стабілізації та регресу. Зміст подібних перетворень полягає в тому, що з формуванням нової групи починає збільшуватись її чисельність, відповідно освоюються нові території (розширення ареалу), згодом з'являються доірні форми (нові види в межах роду, роди в межах родини тощо). Подібний стан можна кваліфікувати як біологічний прогрес. Але таке зростання потенцій не може відбуватися нескінченно довго, і відповідна група рано чи пізно, використавши свій біотичний потенціал, переходить до стану стабілізації (так званої консервативної форми з більш-менш окресленими межами ареалів, чітко визначеними видами та відносно стабільною чисельністю). Тривалість подібного стану групи залежить від збереження відносно стійкими умов існування. Найважливіші філогенетичні релікти підтверджує можливість довести тривалого існування окремих видів та форм без принципу нових перетворень. При зміні умов існування консервативні форми, які втратили необхідну адаптивну пластичність, стають на шляху регресу, що виявляється в обмеженні їх ареалу, значному скороченні чисельності, зникненні багатьох форм. Тому прийнятю розрізняти нео- та палеоендемів, які відповідають початковим та кінцевим станам існування відповідних груп організмів.

Таким чином, біологічний прогрес властивий майже всім групам організмів, але він є тимчасовим явищем і обов'язково повинен перейти в фазу стабілізації або ж завершитися регресивним розвитком та подальшим зникненням відповідних організмів. Те, що всі сучасні види становлять не більше 2-5% усієї їх кількості, що існувала на Землі, ще раз підтверджує цю думку. Сьогодні людина як біологічний вид стоїть на шляху біологічного прогресу (розширюється ареал, зростає чисельність; змішування різних рас сприяє збільшенню внутрішньопопуляційного різноманіття). Водночас екологічні та інші проблеми свідчать про тенденцію та можливість різкого переходу від біологічного прогресу до регресивного розвитку, минаючи стабілізацію.

Досягались біологічний прогрес може всіма грьома головному шляхами розвитку організмів: за допомогою ароморфозів, виробленням ідіоадаптивних пристосувань і навіть шляхом

загальної дегенерації (рис. 13.8). Приклади ароморфозів навелись раніше (відповідна група, таким чином, стає на шлях біологічного прогресу, що характерно переважно для досить великих систематичних одиниць рівня типів, класів, інколи рядів). Так, завдяки формуванню кутикули, особливостям обміну речовин та іншим пристосуванням комахи стали сучасними панівними формами, головними біологічними конкурентами людини – поширені майже по всій земній кулі, мають найбільшу кількість видів та велику чисельність більшості видів.

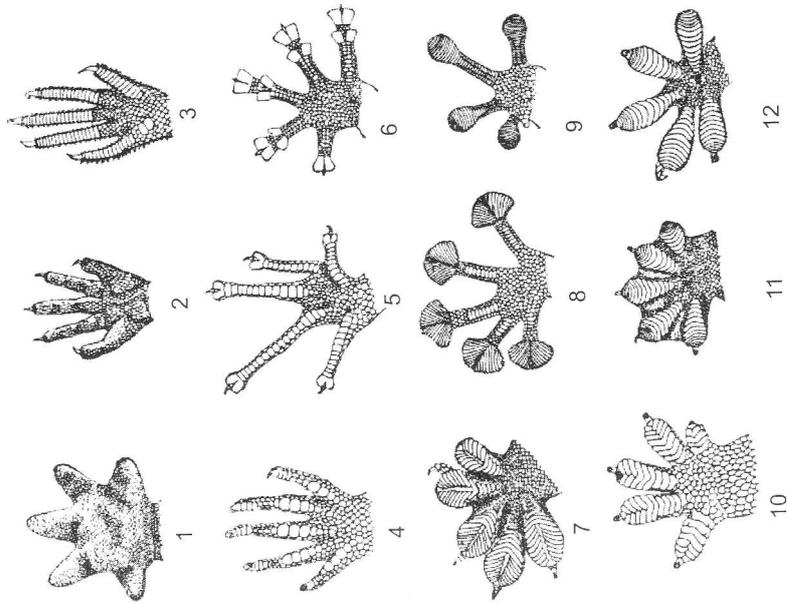


Рис. 14.1. Кисті передніх кінцівок деяких видів геконів (за А.Г. Банниковим, 1985):

- 1 – *Chondrodactylus angulifer*; 2 – *Nephrurus asper*; 3 – *Crossobamon evermanni*; 4 – *Cyrtodactylus laevigatus*; 5 – *Phyllodactylus stamensis*; 6 – *Calodactylodes aureus*; 7 – *Gerhyra mutilata*; 8 – *Ptyodactylus homolepis*; 9 – *Phelsuma andamanense*; 10 – *Lepidodactylus guppi*; 11 – *Ptychozoön*; 12 – *Gekko gekko*

Незначні перетворення організації ідоадаптивного характеру також можуть сприяти прогресивному розвитку організмів. Цей процес часто супроводжується спеціалізацією відповідних форм. Так, у геконів відбувається спеціалізація кінцівок (розширення пальців, розвиток спеціальних пневматичних апаратів) до пересування по вертикальних поверхнях (рис. 14.1). При цьому група може зберігати велику кількість відносно примітивних ознак (у геконів зберігаються амфіцельні – двовігнуті хребці, примітивний стан загальних покривів та деякі інші ознаки), що не заважає їй іти шляхом біологічного прогресу. Прикладів подібного типу прогресивного розвитку чимало, оскільки цей шлях властивий більшості невеликих систематичних груп.

У випадку значного спрощення умов існування, що властиве паразитичним, сидячим та деяким іншим формам, може відбуватися значна дегенерація цілих систем органів поряд з прогресивним розвитком окремих життєво важливих структур. Пояснити подібні перетворення можна таким чином: для організмів ніщо не дається дарма, формування будь-якого органу потребує витрат органічних речовин та енергії. Якщо певні структури виявляються неонов'язковими, то звільнені витрати краще спрямувати на розвиток життєво важливих компонентів. Для паразитів або сидячих форм це в першу чергу стосується статевих системи, оскільки велика плодючість стає найважливішою передумовою нормального розвитку їх представників і забезпечує їх розселення та здійснення складних життєвих циклів. Таке загальне спрощення організації сприяє біологічному прогресу цих форм в їх специфічних умовах існування.

Деякі фахівці (Л.Ш. Давіташвілі, Г.А. Шмідт) вважають поняття біологічного прогресу зайвим, оскільки воно дорівнює стану процвітанню відповідної групи. Погоджуючись з тим, що дублюючі терміни вносять певну плутанину в розуміння відповідних процесів, вважаємо за доцільне ознайомлення з уявленнями про біологічний прогрес. У майбутньому, можливо, сформується єдина концепція прогресивної еволюції.

14.4. Біотехнічна та групова форми прогресу

Морфофізіологічний прогрес (поняття й термін О.М. Северцова) з часом почали представляти як такий, що має дві форми, – біотехнічний та груповий.

завдяки суспільному способу життя бджоли та мурахи здатні регулювати температуру свого гнізда і певною мірою дорівнюють гомойотермним тваринам.

Поступовий перехід від одноклітинності до багатоклітинності, формування різних органів та систем органів, утворення внутрішньопопуляційних структур і, нарешті, суспільства можна розглядати в цілому як окремі етапи біотехнічного прогресу, який визначає ефективність існування відповідних біологічних структур (навіть різні організації життя виникли не одночасно).

Груповий прогрес, або його ще називають **обмеженим**, розглядається як особлива форма поступального розвитку, яка визначає можливість окремої, досить великої систематичної групи зайняти в певний історичний час панівне становище в біосфері завдяки загальному рівню своєї організації та комплексу принципових пристосувань.

Кожна таксономічна група на рівні типу або класу відзначається відповідним планом будови, який уможливорює поширення її представників та спеціалізацію до різних умов існування в межах конкретної адаптивної зони. Але, з іншого боку, цей саме план будови зумовлює також суттєві обмеження в поширенні відповідних організмів межами тієї самої зони.

Так, амфібії як перші наземні хребетні мали у свій час досить прогресивний комплекс ознак порівняно з рибами (легені, два кола кровообігу, пояси кінцівок тощо), який дозволив їм освоїти суходіл, що можна розглядати як приклад групового прогресу. З іншого боку, недосконалість процесів розмноження, покриттів, малоєфективний водно-сольовий обмін, шкірне дихання тощо зумовили обмеження в поширенні його представників і призвели до вимирання великої кількості примітивних відносно спеціалізованих форм унаслідок конкуренції з більш прогресивними рептиліями.

Груповий прогрес може розглядатись як елементарний етап необмеженого прогресу. Його основним критерієм вважається вдосконалення морфологічної організації всієї групи при збереженні загального плану будови організму. Оскільки розвиток всієї групи здійснюється в умовах певної адаптивної зони, то груповий прогрес виявляється відповідно обмеженим цією самою зоною. Для виходу за межі останньої потрібні суттєві перетворення ароморфного характеру (див. розділ про напрям-

ки філогенезу), що призводить до зміни загального плану будови, а процес арогенезу, який при цьому виникає, пов'язує між собою окремі групи в загальний необмежений прогрес.

Найважливіші відмінності між груповим та біотехнічним прогресом полягають у тому, що перший стосується прогресивного розвитку морфологічних структур певної групи. Біотехнічний прогрес також ґрунтується на морфологічних перетвореннях організмів, але лише за окремими їх органами порівняно з іншими представниками органічного світу. Груповий прогрес певним чином перекривається з біологічним, оскільки набуття будь-якою групою нових позитивних ознак завжди сприяє біологічному прогресу. У той же час остання форма прогресу є тимчасовою і завжди переходить до стану стабілізації або ж навіть регресу. Груповий прогрес як певний етап необмеженого прогресу зберігає значення певної сходинки в еволюційному розвитку незалежно від сучасного стану відповідної групи (навіть у випадку повного вимирання її представників, наприклад, трилобіти, стегоцефали, динозаври та деякі інші великі групи вимерлих організмів можуть являти яскраві приклади групового прогресу в минулому).

14.5. Взаємозв'язок різних напрямків прогресу

Слід відзначити, що наведеними вище формами прогресу еволюційності не обмежуються. Так, М.В. Тимофеев-Ресовський, М.М. Воронцов та О.В. Яблоков (1969) пропонували виділяти як окрему форму біогеоценотичний прогрес, основним критерієм якого вважали зростання ефективності діяльності біогеоценозу в загальній біогеохімічній роботі біосфери. На переконання згаданих учених, ця форма прогресу розроблена недостатньо. Це стосується як відповідного аналізу біогеоценозів, так і самих критеріїв, за якими такий аналіз слід здійснювати.

О.І. Зотін та О.О. Зотін (1999) пропонують виділяти із загального явища прогресивної еволюції біоенергетичний прогрес, який характеризує зростання енергетики організмів під час еволюції. За їх розрахунками, прогресивна еволюція супроводжувалась значним посиленням енергетичного метаболізму, у хребетних він перевищує безхребетних (за винятком комах, у яких стандартний обмін вищий, ніж у риб, амфібій та рептилій), а серед хребетних найвищий обмін властивий птахам. Цими вченими також з'ясовано, що при порівнянні даних стандартного обміну

окремих типів та класів тварин з часом виявлення їх у палеонтологічному літописі, простежується біоенергетичний прогрес у реальному геологічному часі. Зростання енергетичного обміну сприяє формуванню нових можливостей вдосконалення роботи управляючих та регулюючих систем організмів (підвищення організованості тварин і рослин). Проте розвиток за біоенергетичним прогресом вважається обмеженим передусім кількістю сонячної енергії, яку здатні засвоювати рослини, та температурою тіла тварин у 45–50 °С, за якої починається денатурація білків (існують певні винятки).

Не вдаючись до детального аналізу винятків наведених форм прогресивної еволюції, зробимо деякі узагальнення. *По-перше*, розокремити різні форми прогресу часом досить складно; *по-друге*, одні й ті самі організми можуть знаходитись на принципово різних щаблях наведених форм прогресу, що суттєвим чином ускладнює вирішення проблеми прогресивності в цілому (паразитичні форми, які є біологічно прогресивними, за іншими формами прогресу можуть бути регресивними); *по-третє*, у деяких випадках ми можемо стверджувати про дублювання окремими формами прогресу одна одної, тому зазначення окремих форм потребує подальших ефективних розробок та нових узагальнень.

Виділяючи різні форми прогресу, фахівці все ж розуміють необхідність їх узагальнення і вважають, що всі ці форми діють не розмежовано, а у взаємозв'язку. Його наслідок вбачаємо в тому, що певні зміни в організації (біотехнічний прогрес) можуть сприяти суттєвому поліпшенню стану відповідних організмів у біосфері, забезпечуючи розширення ареалу, збільшення чисельності та формування дочірніх форм (біологічний прогрес). Усе це супроводжується поглибленими подальшими перетвореннями цілих систем організмів, що може сформувати новий адаптивний комплекс за типом ароморфозів та дозволити вийти відповідній групі до нової адаптивної зони (груповий прогрес). Останній можна розглядати як елементарний етап необмеженого прогресу.

Так, формування в комах складної системи покривів та мальпігієвих судин у видільній системі, які дозволяють суттєво зменшувати витрати вологи, сприяли освоєнню ними суходолу. Подібні явища біотехнічного прогресу забезпечували поступовий розквіт групи (біологічний прогрес) в умовах майже повної відсутності конкурентів. Особливо ефективно цей процес пішов після формування крил, здатності до польоту як способу локомотиву. Поступове накопичення позитивних пристосувань (складні

очі, порівняно великий мозок, ефективний опорно-руховий апарат, скорочення кількості етапів онтогенезу, розвиток з повним перетворенням та деякі інші) надали необхідне підґрунтя для групового прогресу комах. І дійсно, зараз комахи є однією з найбільш прогресивних груп організмів, які зайняли найрізноманітніші екологічні ніші, поширилися майже всією територією планети і являють приклад надзвичайного розмаїття морфологічних форм та пристосувань до максимального використання наявних ресурсів. Саме ця група може розглядатись як один із найважливіших етапів необмеженого прогресу.

Як не дивно, але першими тваринами, у яких сформувалося суспільство, були суспільні комахи. Вважається, що їх суспільство виникло з піклування про нащадків (маніпулювання кількістю та якістю їжі, якою годують личинок) й забезпечило країну захищеністю гнізда та деякі інші переваги. Однак специфічність організації комах як дрібних тварин накладає обмеження на можливість, враховуючи й інтелектуальні здібності (невелика загальна кількість нервових клітин через обмежені розміри). Наслідком подібного обмеження стає переважання у тварин цієї групи інстинктивної поведінки й відсутність суттєвого значення індивідуального досвіду. Проте можливо, що в далекому майбутньому суспільні комахи виявляться здатними дати новий етап аргеноного розвитку природи.

На загальному напрямку прогресивного розвитку організмів від найпростіших форм до рівня цивілізації було чимало відхилень. Людське суспільство є далеко не єдиною спробою формування суспільного способу життя в природі. Велика кількість представників хребетних тварин надає яскраві приклади утворення спільнот, які за принципами своєї організації майже не відрізняються від людського суспільства. Найрозвиненішою формою організації є в суспільних комах, серед яких спостерігаються такі явища, як рабоволодіння (захоплення та використання особин одного виду іншим), розведення та вирощування з поживною метою представників інших видів і навіть формування так званих федерацій (найбільш за розмірами нараховують десятки мільйонів особин). Водночас у більшості груп тварин спостерігалась наявність певних обмежуючих факторів, які не дозволили дійти відповідним організаціям до рівня цивілізації. Єдиним представником, здатним на це, виявилася людина, але цей процес в жодному разі не можна розглядати як економічний та об'єктивний (докладніше див. у розділі, присвяченому антропогенезу).

Більше того, необмежений прогрес не вимірюється сучасним людським суспільством, а в подальшому може виникнути принципово нова форма організації живої матерії.

Зайвий раз відносність розуміння поняття "прогрес" підкреслює другий парадокс І.І. Шмальгаузен, згідно з яким прогресивний розвиток флори та фауни відбувається значно швидше в помірному та континентальному кліматах порівняно з ходом еволюції в тропічному поясі. Незважаючи на сприятливі умови існування, флора й фауна тропіків при вражаючій численності та різноманітності досить консервативна. Саме тут збереглися найбільш архаїчні представники різних груп організмів, які створюють враження "живих викопних", але й інші представники тропічного регіону значно поступаються в цьому плані рослинам і тваринам помірної поясу.

Пояснює І.І. Шмальгаузен цей парадокс тим, що в тропіках завдяки сприятливим умовам мешкання відбувається надзвичайно висока концентрація різних видів при їх відносно малій чисельності. Таким чином, найважливіший еволюційний вплив у подібних умовах здійснює міжвидова боротьба за існування, яка призводить лише до розходження різних видів за своїми екологічними нішами. У помірному поясі періодично суворі умови існування обмежують заселення лише стійкими формами, здатними тут до успішного розмноження. Видове різноманіття виявляється в цьому випадку незначним, але кожен вид представлений великою кількістю особин. Внутрішньовидова боротьба за існування в цьому разі досягає максимуму напруженості при значно менших впливах міжвидових взаємодій, що гальмує видоутворення, але сприяє прогресивному перетворенню відповідних видів. У тропічному регіоні поєднання малої напруженості внутрішньовидової боротьби з суттєвим впливом біотичних чинників (численні хвороби, паразити, хижаки тощо) значно загальмовує загальні темпи прогресивного розвитку форм, сприяючи переважно видоутворенню. Таким чином, процеси видоутворення та прогресивного розвитку груп (адаптаціогенезу) не можна ототожнювати.

14.6. Уявлення про спеціалізацію та регресивну еволюцію

Згідно з поглядами О.М. Северцова, еволюція може відбуватися однаково вільно як у прогресивному, так і в регресивному напрямках. Більше того, між прогресивними й регресивними трансформаціями організації та змінами в умовах існування організмів існує певне співвідношення. На жаль, досі проблемам регресивної еволюції належної уваги, через що уявлення про регресивний розвиток організмів лишаються досить скупими.

Майже всім організмам, які розвиваються внаслідок суттєвих змін умов їх мешкання, властиві як прогресивні зміни певних органів, так і регресивні перетворення спеціально пристосованих до попередніх умов структур. На зміну останнім приходять нові, які й забезпечують нормальне існування організмів у перетворених умовах навколишнього середовища (О.М. Северцов називає подібні заміни органів прогресивною субституцією). Так, сучасні птахи, предки яких мали зуби, нині їх втрачили, але функція щелеп у них залишилася, відбувся розвиток рогового дзьобу, гострі краї якого й взяли на себе функцію зубів. Так само рогова луска, яка вкривала тіло предків ссавців, поступово атрофувалася, а їй на зміну прийшов волоссяний покрив, який, крім захисних функцій, виконував ще й терморегуляторну та деякі інші. При цьому певний час існували форми, в яких між лусками групами розташовувалось волосся (рис. 14.3).

Як показують наведені приклади, редуція певних структур не зменшує загального рівня організації відповідних організмів: замість атрофованих органів відбувається розвиток нових,

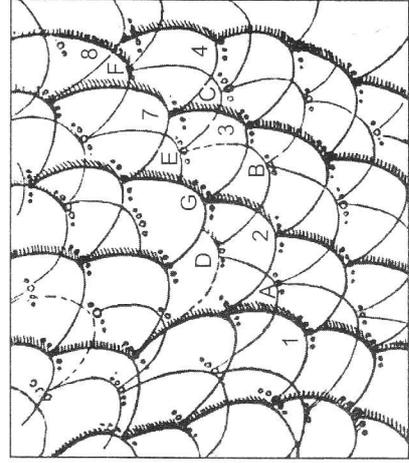


Рис. 14.3. Реконструкція лускового покриву предків ссавців. Крапки позначають коріння волосся, які розташовувалися групами серед лусок (за Відерстеймом із О.М. Северцова, 1945)

з аналогічними функціями. У цьому випадку явище редукції слід вважати корисним, оскільки організм позбавляється зайвих органів, які б заважали функціонуванню нових структур. Так, розвиток хребта при збереженні хорди стає проблематичним — необхідно "вивільнити" організаційно-функціональний простір для формування нових працездатних структур.

Прогресивний розвиток нових адаптивних властивостей організму безпосередньо пов'язаний з регресом попередніх пристосувань.

Крім цього, редукція запобігає надмірному ускладненню організації організмів, яке могло б викликатися лише прогресивним розвитком та поступовим накопиченням нових пристосувань. Так, аби в людини збереглися зябра, риба луска, плавець, кістковий панцир стегоцефалів, суцільний волоссяний покрив, хвіст предків-ссавців, наврод чи життєздатність її організму виявилася б високою. Тому прогресивний розвиток організмів без усунення зайвих ознак видається неможливим.

Проте явища як часткового, так і загального регресу не можна змішувати з процесами виродження, які призводять врешті-решт до вимирання відповідних груп організмів. Нині більшість вчених визнає відсутність біологічної схильності організмів до природного виродження, а процеси вимирання зумовлюються в більшості випадків невідповідністю пристосувань до конкретних умов існування або неспроможністю вироблення відповідних адаптацій до швидких змін довкілля. Морфологічний регрес (навіть враховуючи загальну дегенерацію) виступає природним підґрунтям, принаймні, біологічного прогресу.

Останнім часом особлива увага приділяється теорії біологічного регресу (С.О. Северцов), основним завданням якої є пошук відповіді на питання, чому прогресивна група рано чи пізно стає на шлях регресу та вмирає. Процес вимирання організмів вважається звичайним явищем, причому однією з найважливіших причин його слід вважати суттєву зміну умов існування (принципи негативного впливу людини на організми нічим не відрізняються від змін клімату або інших параметрів середовища внаслідок природних суцесій). Зменшення населення популяції певного виду сприяє оптимальному становищу для залишених особин, що знімає потребу в їх розселенні (через постійне погіршення умов існування вид зникає в межах свого ареалу). Якщо ж кліматичні характеристики зміщуються в певному напрямку

(переважно північ — південь), відбувається зменшення чисельності в одній частині ареалу й зростання в іншій, що створює враження відповідної міграції (яскравими прикладами є переміщення флори й фауни під час наступу та відходу льодовиків).

У той же час не можна порівнювати вимирання окремих видів та надвидових таксонів. При суттєвому поширенні великих таксономічних категорій (роди, родини, ряди) та наявності форм з пристосуваннями до різних умов існування пояснити їх зникнення лише суцесійними процесами майже не вдається. Так, на думку С.О. Северцова, сучасні непарнокопитні повинні розглядатись як біологічно регресивна гілка. Родина коней як за морфологічними, так і за психічними характеристиками може вважатися одним із найбільш високорозвинених представників копитних. Проте наявність єдиного сучасного роду порівняно з 12 вимерлими, фрагментарність ареалів поширення та знаходження майже всіх видів на межі вимирання свідчать про біологічний регрес цієї групи. Єдині умови, у яких представники коней (крім деяких зебр) відчувують себе ще більш-менш природно, є пустелі та високогір'я, де майже відсутні конкуренти та великі хижаки. На інших територіях (крім африканської савани) вони поступилися парнокопитним, які мають складний шлунок та ефективніші пристосування. Через заселення більш прогресивними групами різноманітних стацій може відбутися витіснення примітивніших форм (саме в цьому сенсі можна говорити про адаптивні та неадаптивні форми).

Раніше ми вже згадували про те, що однією з причин вимирання певних груп вважається їх надмірно висока спеціалізація. Вона, як і прогрес або регрес, є досить відносним поняттям, оскільки всі організми тією чи іншою мірою є спеціалізованими (варіює у значних обсягах лише ступінь цієї спеціалізації). Спеціалізацію можна вважати одним із наслідків адаптації, яка також може варіювати в значних межах. Неспеціалізованих організмів в цілому не може бути, оскільки подібні створіння не здатні вижити в будь-яких умовах.

Якщо організм виявляється пристосованим лише до специфічних умов існування, його можна вважати вузькоспеціалізованим. Він має більшу вірогідність вимирання внаслідок зміни умов існування. Однією з причин вузької спеціалізації може бути переважання міжвидової боротьби за існування, яка призводить до розходження близьких форм по різних (майже завжди вузьких) екологічних нішах. Спеціалізації завжди властиве самообмеження, що врешті-решт спричиняє формування тупикових гілок розвитку.

Мегаеволюція

Одним із прикладів подібного явища можна вважати формування шаблезубих котятих, серед яких найбільший із ссавців хижак *Andrewarctus mongoliensis*. Цей вид мав спеціальні пристосування: розвинені кіла верхньої щелепи, за допомогою яких тварини могли вбивати великі за розмірами, але не досить спритні жертви – гігантські форми копитних, гризунів та комахоїдних. Поступове зникнення великих жертв викликало зникнення й відповідних вузькоспеціалізованих представників хижаків, бо ті не могли переключитися на полювання за дрібнішими чи спритнішими тваринами.

Таким чином, прогрес, регрес та спеціалізація є відносними та взаємопов'язаними поняттями. Одне й те саме явище водночас може мати як прогресивні, так і регресивні наслідки для певного організму, завжди супроводжуючись певним рівнем спеціалізації.

Думки вголос

Порушені в цій темі питання зайвий раз підкреслюють наш невисокий рівень обізнаності з механізмами природних процесів. Тому втручання в діяльність біосфери за відсутності розуміння та чітких, зрозумілих критеріїв прогресивного й регресивного розвитку може спричинитися до прискореного переходу людства до стану біологічного регресу. Найстрашнішим буде те, що, згідно з заявами соціологів та політологів, рухатись ми будемо в бік "світлого майбутнього", тобто не зможемо правильно оцінити свій реальний стан.

Якщо раніше більшість учених взагалі не визнавала проблему еволюції екосистем як такої (вони, мовляв, не здатні до розмноження, схрещування та не мають деяких інших ознак живих організмів), то нині деякі еволюціоністи вже пропонують виділяти цю проблему в окрему форму – мегаеволюцію (термін запропоновано палеонтологом Сімпсоном на позначення процесів формування таксонів вищих категорій – рядів, класів, типів. У такому значенні він не набув значного поширення через суб'єктивізм у визначенні великих таксонів). Сьогодні під мегаеволюцією пропонується розуміти процес формування та подальшого розвитку біоценозів і біосфери в цілому (О.І. Зотін, О.О. Зотін).

15.1. Концепція екосистеми

На будь-якій ділянці земної поверхні може мешкати лише комплекс видів. Ізольоване існування одного виду швидко погіршує умови його функціонування: збільшення біомаси вичерпує поживні ресурси, без яких вид починає відмирати. Навіть у випадку додавання нових ресурсів зменшення кількості біомаси викликається накопиченням продуктів обміну. Кожен вид змінює довкілля в несприятливому для себе напрямку, що компенсується іншими організмами, які мешкають поряд.

Тому все живе об'єднане в *екосистеми* – біологічну спільноту разом з її фізичним середовищем існування. Екосистема виступає основним блоком біосфери. Це безрозмірне поняття, яке не має фіксованих меж на території. Між різними екосистемами існують перехідні зони – екотони. Екосистеми можуть бути стійкими, з характерними особливостями впродовж тривалого часу та короткочасними.

Для тривалого існування екосистем як єдиного цілого мають бути певні умови – для зв'язування та вивільнення енергії, здійснення кругообігу речовин. Найбільш важливою ознакою екосистем є їх формування з живих організмів, які мають різні типи живлення. Для характеристики екосистем використовують такий набір ознак:

- 1) видовий склад живих організмів, типовий для певної екосистеми;
- 2) співвідношення організмів з різними типами живлення;
- 3) обсяги первинної та вторинної продукції в екосистемі;
- 4) інтенсивність потоку енергії та швидкість кругообігу речовин;
- 5) особливості абіотичних умов, стан ресурсів тощо.

Екосистеми почали формуватися ще при зародженні життя. Автотрофи синтезують органічні речовини, а гетеротрофи їх вживають і розщеплюють органічні речовини (сформувалась так звана екологічна триада продуцентів-консументів-редуцентів). Таким чином формується кругообіг речовин між організмами екосистеми (рис. 15.1). Біотичну та небіотичну частини екосистеми пов'язує безперервний обмін матеріалом, енергією для якого надає сонце.

Кожна екосистема має два головних компоненти: автотрофний, якому властиві використання простих неорганічних речовин завдяки фіксації світлової енергії та побудова органічних речовин, а також гетеротрофний, який спирається на утилізацію й розклад органічних речовин (за винятком тих екосистем, які базуються виключно на детритному поживному ланцюзі).

Організми, які представляють докормлені, можуть бути відокремленими як в просторі (ярусність), так і в часі (загрімка переробки та її введення до редуцентного ланцюга).

У структурі та функціонуванні екосистем враховуються

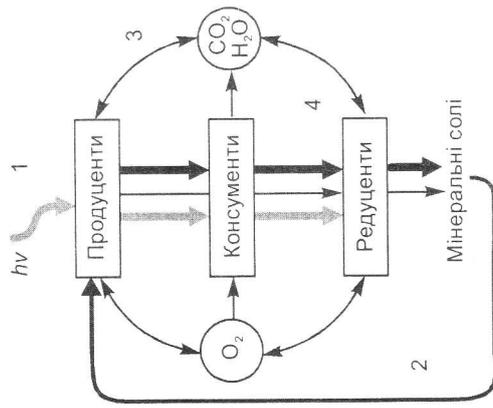


Рис. 15.1. Структура екосистеми (за А.К. Бродським, 2000):

- 1 – потік енергії; 2 – кругообіг твердих речовин; 3 – кругообіг газоподібних речовин; 4 – робота анаеробних бактерій

всі види активності організмів, які входять до неї, взаємодія між ними та з фізичним середовищем. Властивості екосистем формуються життєдіяльністю тварин і рослин, які до них входять (але останні живуть виключно для себе). Живі компоненти екосистем складають біоценоз (угруповання). Цілісність біоценозу зумовлюється кількома механізмами, найважливіші з яких два:

- 1) добір видів у будь-який біоценоз здійснюється на основі спільних екологічних вимог організмів до середовища;
- 2) вироблення у тварин і рослин адаптацій до спільного існування, що зумовлює взаємозалежність різних видів. Вони забезпечують закономірний набір видів у біоценозах.

Екосистема має певні емерджентні властивості, тобто її характеристики не зводяться до суми складових. Вона зберігає стійкість при відносній стабільності довкілля і здатна до різноманітних змін унаслідок змін середовища або її самої. Здатність екосистеми до самопідтримання та саморегулювання називається *гомеостазом*. В його основі лежить принцип зворотного зв'язку (може бути позитивним та негативним). Важливішим для підтримання гомеостазу є негативний зворотний зв'язок, який регулює процеси накопичення та вивільнення поживних речовин тощо. Таким чином, взаємодія кругообігів речовин і потоків енергії створює самокорегуючий гомеостаз, підтримання якого можливе лише в певних межах.

До гомеостазу залучаються не лише організми та їх продукти, але й неорганічна природа. Життєдіяльність організмів постійно призводить до фізичних та хімічних змін інертних речовин, наповнюючи середовище їх мешкання також новими речовинами. Швидкість біогенних змін перевищує геологічні процеси принаймні в чотири рази. Речовини, які запасуються організмами, посилюють стабілізуючу дію екосистем.

Найважливішим інтегруючим фактором у формуванні біоценозу можна вважати поживні взаємодішення, які виникають між його компонентами. Жодний організм не може обійтися без певних поживних ресурсів, у свою чергу він виступає потенційним ресурсом для цілої низки інших організмів (наразити, хижаків, редуценти тощо). Складна структура біоценозу є однією з найважливіших передумов підтримання його відносної стійкості. Проте учені дійшли висновку, що вирішальним для сталості конкретних екосистем є не кількість видів, які їх складають, а екологічні особливості останніх.

15.2. Екологічна сукцесія

Однією з основних властивостей екосистем є їх динамізм. Зміни екосистем можуть залежати від джерела впливу й бути *автогенними* та *алогенними*. Останні зумовлюються впливами ззовні (переважно кліматичні та геологічні фактори фізичного характеру – ерозія, утворення осадових порід, гороутворення тощо). Автогенні зміни зумовлюються процесами всередині екосистем. На практиці майже неможливо розрізнити вплив зовнішніх та внутрішніх факторів.

Автогенні зміни називають *екологічною сукцесією*, або *розвитком екосистем*, де простежуються певні особливості:

- 1) відбувається під впливом біотичного компонента екосистем (спільноти), який змінює фізичне середовище й визначає характер сукцесії, її швидкість та межі розвитку;
- 2) є упорядкованим розвитком екосистем, що пов'язаний зі змінами видової структури та процесів, які відбуваються в останній;
- 3) певним чином є спрямованою і передбачуваною;
- 4) її кульмінацією є формування стабільної екосистем з максимальною біомасою та кількістю міжвидових взаємодій на одиницю енергії (*клімаксовий стан*).

Швидкість сукцесійних процесів та досягнення кульмінаційного стану є відмінними в різних екосистемах. На ранніх стадіях екологічної сукцесії валова первинна продукція перевищує витрати на дихання в спільноті (автотрофна сукцесія). Якщо ж витрати на дихання перевищують первинну валову продуктивність, говорять про гетеротрофну сукцесію (притаманна екосистема з малою кількістю продуцентів).

З розвитком сукцесії відбувається врівноваження дихання та продуктивності, наслідком чого стає зростання в зрілих екосистемах кількості біомаси та зниження врожаю за річний цикл навіть до нуля.

Розвиток екосистем супроводжується глибинними змінами в структурі поживних ланцюгів – розвиваються тісніші зв'язки та взаємні адаптації між тваринами й рослинами. Важливою рисою сукцесій є тенденція до замкнення біогеохімічних кругообігів основних елементів (азот, фосфор, кальцій): зрілі системи краще зберігають ці компоненти в обмінному фонді, втрачаючи лише незначну кількість речовин, порівняно з незрілими та порушеними екосистемами.

Суттєвим чином сукцесії позначаються й на біологічних особливостях організмів, які входять до відповідної екосистеми. На початку сукцесії організми переважно дрібні, з простими життєвими циклами та високою швидкістю розмноження. Загальна кількість видів невелика, переважна їх більшість має широкі екологічні ніші (види-піонери). Такі властивості сприяють розвитку в середовищі, багатому на мінеральні речовини. З розвитком екосистем в ній накопичуються біогенні речовини, що сприяє розвитку більших за розмірами організмів зі складнішими життєвими циклами; екологічні ніші більшості видів звужуються та спеціалізуються. Зростання чисельності популяції змінюється від експоненційного до логістичного, у цих умовах найбільшого значення набуває регулювання за допомогою негативного зворотного зв'язку. Як бачимо, екологічна сукцесія спрямована на досягнення настільки великої й різноманітної структури, яка лише можлива за наявних умов існування (стан загального гомеостазу).

Сукцесії поділяють на первинні та вторинні. **Первинною сукцесією** називають розвиток певної екосистеми на ділянці, раніше не зайнятій якоюсь спільнотою (океанічні острови, лава тощо). Заміщення видів викликається тим, що популяції, мов дифікуючи навколишнє середовище, створюють умови, сприятливі для популяцій інших видів. Цей процес відбувається доти, доки досягається рівновага між біотичними та абіотичними компонентами. Кожний наступний етап сукцесії триває довше за попередній і характеризується більшим відношенням біомаси до одиниці потоку енергії. Особливий вплив справляють домінуючі види рослин. Ті з них, які спостерігаються на початкових та кінцевих стадіях сукцесії, характеризуються різними стратегіями росту та розмноження. Завдяки високій здатності до розселення піонерні види швидко займають новоутворені місця існування. Пізньосукцесійні види зростають повільніше, але їх тіньовитривалість та більші розміри надають їм перевагу в конкуренції з іншими видами (піонерами). Тобто, піонери зростають виключно в незайнятих середовищах, а термінальні спільноти потребують умов, створених ними самими.

Вторинною сукцесією вважається розвиток екосистеми в межах території, з якої було видалено попередню спільноту. Відбувається вона значно швидше від первинної завдяки наявності умов, сприятливих для розвитку спільноти, порівняно зі стерильною зоною (прикладом може бути розвиток нової лісової спільноти на місці згарища).

Будь-яка сукцесія повинна дійти до більш-менш стійкого стану. *Термінальною*, або *стабільною*, спільнотою є

клімаксова спільнота. **Клімакс** – це кінцева відносно стійка фаза природного розвитку екосистеми, яка найбільше відповідає екологічним характеристикам певної місцевості в певній геологічній період. **Клімакс**ова екосистема – це зріла екосистема, яка досягла стабільного стану зі стійким гомеостазом. Їй властива тенденція до рівноваги між продукцією та диханням. На думку В.Н. Сукачова, клімаксові стани також не є незмінними – приroda не може не розвиватись. Тому клімаксова спільнота повинна розглядатись як відносно стабільна система.

Відповідно до кліматичної зони розрізняють **кліматичний клімакс** – теоретична спільнота, на досягнення якої спрямований весь розвиток екосистеми в певному районі (відзначається рівновагою з кліматичними умовами). Така теоретична спільнота та реалізується лише там, де фізичні умови середовища не набувають таких екстремальних характеристик, щоб змінювати типові умови довілля. Якщо ж це неможливо, суцесія закінчується формуванням **едифічного клімаксу** – відносно стійкої фази розвитку екосистеми, яка визначається, крім кліматичних факторів, ще й ґрунтовими умовами. Чим екстремальніші фізичні умови існування, тим менша ймовірність досягнення екосистемою стану рівноваги з кліматичними умовами.

У науці існує також поняття **катастрофічного** (циклічного, пірогенного) **клімаксу** – термінального стану екосистем, викликаного періодичними катастрофами (пожежі тощо). Вони знищують клімаксові спільноти, повертаючи суцесію до початкового стану. Повторення подібного стану сприяє формуванню самопідтримуючої системи, для існування якої обов'язковими стають регулярні катастрофи (африканські степи, Каліфорнійська чапараль).

Суцесії інколи набувають циклічного вигляду, але певні фази циклу можуть зберігатися невизначено довго. Після певних процесів може відбутися повторний розвиток. Суцесія докорінно відрізняється від еволюції екосистем (історичний їх розвиток) своєю циклічністю. Еволюція є необоротною, при ній відбувається зміна макро- та мікрохарактеристик екосистем. Вважається, що суцесії, скоріше за все, є не механізмом, а продуктом еволюції екосистем, який забезпечує їх відновлення в разі місцевих екологічних криз (пожежа, виверження вулкана тощо). Якщо порівнювати біосферу з організмом, то суцесія в певній екосистемі нагадує процес регенерації порушеної частини покривів тіла. У більшості видів тварин він виявляється обмеженим і при певних порушеннях нездатним повернути організм до попереднього стану. Так само і в екосистемах: певні порушення

не можуть компенсуватися лише суцесійними процесами, наслідком чого наступають екологічні кризи спочатку локального, а потім і планетарного масштабу. Історичним прикладом наведеного є так звана крейдяна екологічна криза, унаслідок якої відбулася корінна зміна флори й фауни Землі (заміна динозаврів ссавцями, птахами; поширення покритонасінних рослин та їх коеволуція з комахами; формування суцільних комах тощо). Тривав цей процес понад 30 млн років і супроводжувався, з одного боку, стрибкоподібним розпадом попередніх екосистем, а з іншого – одночасною еволюцією багатьох нових форм.

15.3. Біосфера як глобальна екосистема

Уперше термін „біосфера” був використаний австрійським геологом Едуардом Зюсом у 1875 році. До біосфери він відніс простір атмосфери, ґідросфери та лігосфери, заселений живими організмами. Цілісне та логічне вчення про біосферу розробив наш вітчизняний учений В.І. Вернадський. Під **біосферою** розуміють оболонку Землі, склад, енергетика та організація якої зумовлюються взаємодією її біотичних та абіотичних компонентів. До біосфери належать організми, їх залишки, зони атмосфери, ґідросфери та лігосфери, населені й видозмінені ними. Крім живої речовини, також до складу біосфери входять: **біогенна речовина** (продукти життєдіяльності організмів), **біокосна речовина** (продукти розпаду та переробки гірських і осадових порід живими організмами) та **косна речовина** (гірські породи, вода тощо). Вернадський окреслив межі життя в біосфері та всебічно розкрив значення живих організмів у процесах планетарного масштабу. Саме він показав, що в природі живі організми та продукти їх життєдіяльності є найважливішою геологічною силою.

Біосфера як жива оболонка Землі тісно пов'язана з неживими оболонками, які багато в чому є продуктами життєдіяльності організмів, що їх населяють. Тому про біосферу слід говорити як про цілісну систему.

Ту частину біосфери, де є живі організми, називають **сучасною біосферою** (*необіосферою*), а давні біосфери відносять до **палеобіосфери**. Але чимало фахівців наполягає, що під біосферою слід розуміти лише необіосферу, тому існують визначення класичне (Вернадського) і сучасне. Це виявляється й у розбіжностях при встановленні різними фахівцями меж біосфери.

На думку одних, в атмосфері вона тягнеться на 8–25 км – до озонового прошарку, оскільки за його межами життя неможливе через глибоку дію ультрафіолетових променів; повністю охоплює всю гідросферу, враховуючи й Маріанську западину; у літосфері – переважно кілька метрів, але максимальна концентрація спостерігається в ґрунтовому шарі, хоча по цілинах може проникати значно глибше (сотні метрів) – межі необісфери. На переконання інших, в атмосфері її межі збігаються з сучасними; у гідросфері – належать також усі осадові породи, які підпали під переробку живими організмами (від сотень метрів до кількох кілометрів); те ж стосується й літосфери. Отже, межі палеобіосфер значно розширюються порівняно з необісферою.

Життя в біосфері розподіляється нерівномірно. На її межі трапляються лише випадкові організми (так зване поле стійкості життя). В основній частині біосфери організми присутні постійно (поле життя), але також розподілені нерівномірно. Місця максимального концентрування живих організмів Вернадський назвав *плівками* та *згущеннями життя*. Це найпродуктивніші екосистеми, і розташовані вони переважно на межі кількох середовищ існування, де умови найбільш сприятливі.

Під *живою речовиною* розуміють сукупність усіх живих організмів, виражену через їх масу, енергію та хімічний склад. Незважаючи на те що жива речовина складає незначну частину біосфери, вона становить її основу. Живі організми завдяки біологічним каталізаторам (ферментам) здатні до реакцій, які в космій природі (навіть у техносфері) за звичайних умов не відбуваються, а швидкість хімічних реакцій значно прискорюється.

До найважливіших властивостей живої речовини належать:

- 1) здатність швидко займати весь вільний простір – для певних геологічних періодів кількість живої речовини залишається більш-менш константною. Швидке освоєння простору пояснюється як інтенсивним розмноженням, так і здатністю організмів швидко збільшувати поверхню тіла організмів або утворених ними спільнот (сумарна площа листків усіх рослин з 1 га сягає 8–10 га);
- 2) здійснення не лише пасивних рухів (спроможність протидіяти течії, силі тяжіння, повітряним потокам тощо);
- 3) стійкість за життя та швидкий розклад після смерті при збереженні високої фізико-хімічної активності органічних компонентів;
- 4) висока адаптаційна здатність до умов існування, завдяки чому відбувається освоєння всіх середовищ існування, враховуючи складні за фізико-хімічними параметрами умови (гейзери, льодовики тощо);

5) висока швидкість реакцій – переважно неживу речовину в сотні і навіть тисячі разів;

6) висока швидкість оновлення живої речовини – у середньому для біосфери вона становить 8 років, як результат – загальна вага живої речовини за весь час існування життя перевищує вагу Землі приблизно в 12 разів.

Завдяки названим характеристикам відбувається надзвичайна концентрація енергії в живій речовині. Наслідком цього явища є важливі біосферні функції живої речовини:

- 1) *енергетична* – запасання енергії під час фотосинтезу та передача її ланцюгами живлення. Згідно з біогеохімічними принципами Вернадського, геохімічна біогенна енергія прагне до максимального прояву – під час еволюції виживають ті організми, які своїм життям збільшують геохімічну енергію;
- 2) *газова* – здатність змінювати та підтримувати певний газовий склад атмосфери (основний напрямок – зменшення вмісту вуглецю та його сполук в атмосфері до сучасних 0,03%, накопичення кисню, синтезу озону тощо). З цією функцією пов'язані два переломні моменти розвитку біосфери – досягнення вмісту кисню 1% від сучасного рівня (поява перших аеробів та перехід від відновних до окисних процесів – близько 1,2 млрд років тому) та досягнення концентрації кисню 10% від сучасного (вихід на суходіл завдяки створенню озонового шару);
- 3) *окисно-відновна* – пов'язана з інтенсифікацією процесів прямих (особливо – під антропогенним впливом);
- 4) *концентраційна* – накопичення в тілах організмів певних хімічних елементів, розсіяних у довкіллі, результатом чого стають залягання паливних копалин тощо;
- 5) *деструктивна* – руйнування організмами органічних залишків та неорганічної речовини, що виступає основою для кругообігу;
- 6) *транспортна* – перенесення речовини внаслідок активного переміщення організмів;
- 7) *середовищевірна*, яка є інтегративною і пов'язана з перетворенням фізико-хімічних параметрів середовища. У широкому розумінні наслідком останньої є все природне середовище, створене живими організмами, його підтримання в оптимальних параметрах; у вузькому – це утворення ґрунту, створення мікрокліматичних умов тощо (локальна середовищевірна функція). Найкраще вона виявляється в спільнотах з великою біомасою, де зменшується коливання температури, вологості тощо;
- 8) *інформаційна* – живі організми та їх спільноти накопичують певну інформацію, закріплюють її в спадкових структурах та передають майбутнім поколінням.

15.4. Уявлення про еволюційну екологію

Різні вчені вкладають неоднаковий зміст у поняття "еволюційна екологія". Одні дотримуються погляду, що говорить про еволюцію екосистем взагалі, недоцільно. Пояснюється це, з одного боку, тим, що екосистеми, на відміну від живих організмів, не здатні до розмноження, схрещування та не мають деяких інших характеристик живого. З іншого боку, відкидається сама думка про еволюцію біосфери, бо в ній відразу сформувалися всі типи екологічного обміну, які й дозволили створити кругообіг речовин та енергії. У подальшому змінювались лише організми, які займали певні енергетичні рівні, а функціональна структура залишалася практично незмінною. Існують навіть погляди на еволюцію еукариотичних та багатоклітинних організмів як на "зайву надбудову", що лише заважає нормальному функціонуванню досконалої бактеріальної біосфери.

Найпоширенішими сьогодні вважаються два підходи до розвитку цього наукового напрямку:

- 1) дослідження значення екологічних факторів в еволюційному процесі;
- 2) вивчення еволюції екологічних форм життя (спільнот, біоценозів, враховуючи біосферу).

Згідно з другим підходом, еволюційна екологія досліджує ті самі системи, що й екологія, але в їх розвитку – як відносини живих систем з їх середовищем змінюються в історії Землі. Останнім часом з'явився ще один підхід – виділення синтетичної еволюційної екології, яка спирається на синтез не лише екології та еволюційного вчення, але й на їх поєднання з біо-, гео- та соціо-екологією (В.С. Голубев).

Згідно з Ю.І. Черновим, в історичному розвитку життя тісно взаємопов'язані три принципово різних процеси:

- 1) видоутворення та еволюція окремих груп організмів (*філогенез*);
- 2) формування композицій таксонів у тих або інших регіонах чи природних зонах Землі (флоро- і фауногенез – біотогенез);
- 3) перетворення спільнот та екосистем. Перший процес складає найважливіший зміст еволюційного вчення, другий – історичної біогеографії, а третій – еволюційної екології. Нині більшість учених, згідно з твердженням Ю.І. Чернова, зводять питання еволюції спільнот до адаптивних перетворень організмів у спільнотах.

Узагальнює роль живої речовини закон біогенної міграції атомів. Міграція хімічних елементів на земній поверхні та в біосфері в цілому здійснюється за безпосередньої участі живої речовини або ж у середовищах, геохімічні особливості яких зумовлюються живою речовиною. Тому людина, змінюючи умови міграції атомів, безпосередньо впливає на основні закономірності геологічних процесів.

Зазначене дозволяє виділити найважливіші характеристики біосфери як найбільшої земної екосистеми. Вона є централізованою системою, основною ланкою якої виступає жива речовина. Окремі прибічники антропоцентризму намагаються підмінити всю сукупність живих організмів лише одним видом – людиною.

Біосфера є відкритою системою: її існування неможливе без надходження енергії ззовні (у першу чергу сонячного світла). Вважається, що космічні сили також мають певний вплив на процеси, які відбуваються в біосфері.

Біосфера здатна до саморегулювання: може самостійно підтримувати гомеостаз (компенсує негативні зміни, повертаючись до попереднього стану). Ця здатність пов'язана в першу чергу з властивостями живої речовини, а основу цього явища пояснює принцип Ле Шательє-Брауна: при дії на систему сил, які виводять її зі стану стійкої рівноваги, остання зміщується в той бік, який цей ефект послаблює.

Біосфера має надзвичайне різноманіття живих організмів, як і всі екосистеми. Це зумовлюється відмінностями середовищ життя, відмінностями між елементарними екосистемами та їх видовими наборами, багатством природних зон. Різноманіття розглядається як основа стійкості будь-якої екосистеми (правило Еллібі). Воно зумовлює можливість дублювання, заміни певних ланок тощо. У біосфері наявні механізми, які забезпечують кругообіг речовин і пов'язану з цим невичерпність окремих хімічних елементів. Тільки завдяки цьому забезпечується потенційне безсмертя біосфери як біологічного явища.

Згідно з поглядами М.М. Камшилова, еволюція життя в межах біосфери може відбуватися лише в тому випадку, якщо остання складається з відносно незалежних підсистем, які можуть змінюватись самостійно. Саме такими і є біоценози, види, популяції та особини. Завдяки виникненню нових ознак у відносно незалежних популяціях можливою стає еволюція всієї макросистеми (зв'язок між мікро- та макроеволюційними рівнями). За наявності жорстких зв'язків усього з усім розвиток стає неможливим.

У будь-якій біологічній єдності зміни властивостей однієї з її складових змінюють, відповідно, особливості системи в цілому, а властивості будь-якого її компонента реалізуються згідно з потребами єдності в цілому, і тому ніколи не використовуються повністю.

Досить часто прогресивний характер еволюції на Землі пов'язують з розвитком біосфери. При цьому прогрес систем, що еволюціонують, розглядають як зростання "запасу стійкості" – здатності систем функціонувати при змінах умов довкілля. Під час еволюції зростає цілісність біосфери як вищого рівня інтеграції життя (правило І.І. Шмальгаузена про зростання ступеня інтегрованості біологічних систем). Природа намагається створювати стабільні системи, не враховуючи їх продуктивності. Еволюція біосфери в доантропогенний період відбувалась як "за горизонталлю" (еволюція біорізноманіття), так і "за вертикаллю" (прогрес еволюційно більш розвинених елементів). При цьому стійкий розвиток "за вертикаллю" забезпечувався максимальним біорізноманіттям.

Відповідно до уцілення та ускладнення біосфери зростала її буферність. Вона полягає як у зростанні стійкості біосфери до різноманітних впливів абіогічних чинників, так і в гальмуванні процесів формоутворення. Посилення буферних властивостей біосфери перетворює її на добре налагоджену систему, яка забезпечує своїм складовим компонентам порівняно стабільні умови існування. Для появи та поширення нових організмів тепер стає недостатнім лише їх життєздатності – вони повинні мати більшу життєздатність порівняно з попередніми формами.

Уся еволюція на Землі здійснювалася шляхом пристосування організмів не лише до неживого зовнішнього середовища, але й один до одного. Унаслідок цього компоненти окремих біогеоценозів виявляються добре врівноваженими. Однак механізми, які керують подібними врівноваженими системами, поки що невідомі.

На жаль, актуальними й досі залишаються слова про те, що наука поки що не здатна пояснити принципи еволюціонування екосистем. Сьогодні навіть не можна вважати вирішеним питання про найменшу елементарну біохронологічну одиницю, у межах якої й відбувається еволюція екосистем. Так, М.В. Тимофеев-Ресовський за таку одиницю виділяв запропонований В.Н. Сукачовим біогеоценоз, у межах якого, з одного боку, здійснюються геохімічні процеси біосфери, зумовлені живими орга-

нізмами, а з іншого – виникають елементарні еволюційні явища та здійснюються пускові механізми еволюції. Нині ж постає питання (П.П. Второв, М.М. Дроздов) про те, що поняття "біогеоценоз" є значно вузьким, ніж "екосистема". Біогеоценоз обмежується лише рівнем спільноти, зосередженої в межах розлинної асоціації (найменшої типологічної одиниці фітоценозів). Розуміння ландшафтів відповідає значно більшим і складнішим екосистемам. Біосфера також може розглядатись як гігантська планетарна екосистема. Екосистеми різного рівня організації здатні до еволюції, причому простежується безпосередній зв'язок між еволюціонуванням як окремих найдрібніших екосистем, так і біосфери в цілому. Виникає складна схема взаємопов'язаних та взаємопідпорядкованих структур: зміни функціонування нижчих щаблів безпосередньо позначаються на стійкості та дієздатності всієї системи.

Напевне, пояснити еволюцію біосфери без теорії катастроф неможливо. Пов'язати це можна з тим, що гомеостаз біосфери в цілому здатний протидіяти певним локальним відхиленням від норми, що й полягає у формуванні первинних та вторинних сукцесій.

Для докорінної зміни структури біосфери потрібні докорінні, тривалі зсуви цілого комплексу екологічних факторів – на рівні якоїсь екологічної катастрофи. Навіть формування окремих ландшафтів часто є наслідком катастрофічних перетворень, принаймні локального характеру. Утворення степів та скорочення площ лісів у минулому можна пов'язувати лише з суттєвими змінами клімату (*аридизація*), поява пустель взагалі часто розглядається як наслідок людського втручання в механізми функціонування відкритих ландшафтів (пустеля Сахара – результат перевипасу свійської худоби давніми цивілізаціями).

Однією з рис розвитку біосфери стає чергування певних періодів відносно спокійного розвитку з періодами бурхливого формоутворення (своєрідними революціями в біосфері, згідно з М.М. Камшиловим). Воно свідчить про намагання живого життя з-під контролю конкуренції та природного добору. Захоплення нових екологічних умов розвитку (адаптивна радіація) є прикладом зменшення конкуренції. У той же час реалізація подібної тенденції призводить до черговості періодів послаблення тиску боротьби за існування та її посилення; зміни одних форм конкуренції іншими, більш складними.

В.О. Красилов пропонує таке пояснення принципів змін видового складу біосфери: у певних умовах стабільного стану розвиваються домінуючі групи, що супроводжується їх

адаптивною радіацією та відповідним рівнем спеціалізації. З будь-яких причин може відбутись дестабілізація біосфери, яка позначається в першу чергу на зміні кліматичних характеристик у планетарному масштабі (наприклад, поділ суперконтинентів Пангея спочатку на Гондвану та Лавразію, а потім на сучасні материківки призив до формування кліматичних перепадів за широтними поясами). Наслідком подібних змін стає вимирання "надлишкових" видів: домінуючі форми в змінених умовах виявляються індаптивними, відбувається майже одночасне вимирання багатьох представників найрізноманітніших умов існування, що не можна пояснювати хворобами, отруєннями, конкуренцією або іншими подібними чинниками. Космічні теорії (падіння великого метеориту тощо) також є недостатніми – швидкість зникнення більшості таксонів у цьому разі мала б бути значно більшою.

Ще одним моментом, на якому слід зосередити увагу, є певна періодичність у великих вимираннях організмів (щоправда, різні вчені пропонують неоднакові періоди). Підбиваючи підсумки, можна зазначити, що досі проблема еволюції екосистем залишається невирішеною, а існуючі пояснення лишаються все ще припущеннями.

15.5. Еволюція острівних екосистем

Своєрідність фауни та флори островів завжди викликала велику зацікавленість фахівців (перебування Ч. Дарвіна на Галапагоських островах мало наслідком розвиток еволюційної теорії; книга А. Уоллеса "Острівне життя" тощо). Такий інтерес пояснюється відносною простотою біоценозів та трофічних структур острівних екосистем, а також наявністю незвичних форм життя. Нині дослідження динаміки острівних угруповань виділяють в окрему наукову галузь – острівну біогеографію, або острівну екологію, яка має як теоретичне, так і практичне значення (особливо в охороні природи).

Острови мають дещо збіднений набір таксонів та "незаповнені" екологічні ніші в угрупованнях (певна дефектність). Ізольованість їх територій завжди сприяє розвитку ендемізму (формується місцеві форми організмів).

У той же час ступінь прояву зазначених ознак завжди неоднаковий для різних територій острівного характеру (інколи

окремі ділянки з різко відмінними умовами та значним ступенем ізоляції можуть дорівнювати острівним екосистемам, наприклад, оазиси в пустелі).

Розрізняють кілька типів островів, які характеризуються різними природно-ландшафтними умовами та видовим складом. За складністю ландшафту та екологічної структури території виділяють такі типи островів:

- 1) біогенні (коралові);
- 2) вулканічні;
- 3) геосинклінальні (великі елементи острівних дуг);
- 4) материкові (лежать на материковому шельфі).

Класичною є класифікація островів за походженням, згідно з якою виділяють океанічні, материкові (континентальні) острови та периферійні архіпелаги.

Острів материкового походження (прикладами можуть бути Британські, Зондські острови, Тайвань, Нова Гвінея тощо) при відділенні від материка успадковує певний набір (завжди неповний) місць мешкання та пов'язаних з ним видів. Далі відбувається зменшення початкового різноманіття, а також з видів, які залишились, починається утворення місцевих форм.

Острови океанічного походження (острів Святої Єлени, архіпелаги Полінезії тощо) спочатку взагалі не мають живих організмів, а їх освоєння відбувається виключно за рахунок пасивної та активної імміграції. До стійкого стану відбувається постійне збагачення видового складу цих новоутворень.

Периферійні архіпелаги представляють ланцюги островів уздовж берегів материків або між двома материками (Курильська острівна гряда тощо). Частину рослинного та тваринного світу ці острови успадковують з відповідних материків, інша є наслідком розселення, решта з'являється завдяки місцевому еволюційному процесу.

Незалежно від походження тваринний та рослинний світ островів завжди виявляється збідненим порівняно з материками, характеризуються відсутністю деяких типових форм, вираженим ендемізмом та деякими іншими рисами. Має місце й певне здрибнення окремих видів порівняно з їх материковими формами (вважається, через обмеженість ресурсів острівних екосистем).

Острівні екосистеми часто гинуть або суттєво змінюються через слабкість їх угруповань. Чим більша площа острова, тим різноманітніші місця існування і тим більша видова різноманітність існуючих там організмів (так звана "закономірність

Ф. Дарлінгтона": зростання площі острова в десять разів сприяє збільшенню видового різноманіття вдвічі).

Співвідношення поповнення та смертності переселенців створює динамічну рівновагу між кількістю нових колоністів, які закріплюються на острові, та кількістю видів, що вимирають. У формуванні острівної біоти важливою стає натуралізація (закріплення) окремих видів на острові. Залежить результативність цього процесу від багатьох факторів, але в першу чергу від еврибіонтності самих інтродуцентів. Якщо новим видам вдається закріпитися на новій території, то в подальшому відбувається пристосування різних організмів до співіснування.

Таким чином, острівні екосистеми визначаються специфічністю, яка певним чином об'єднує їх біоту. Якщо раніше острови вважались у певному розумінні "природними лабораторіями" мікроеволюційного процесу, у межах яких найкраще простежуються механізми видоутворення, то сьогодні з'являються думки, що принципи формування нових видів на островах принципово відрізняються від материкових екосистем і не можуть використовуватися для дослідження всього еволюційного процесу.

Думки вголоє

Так чи інакше проблема еволюції екосистем пов'язана з вимиранням великих груп організмів. Очевидно, що без неокатастрофізму вирішити цю проблему неможливо, проте і в цьому разі вчені зовсім різному тлумачать катастрофи. Значно ускладнює наукові розробки неможливість експериментального дослідження цієї проблематики, без чого, на жаль, природничі науки ніколи не можуть обійтися. Вивчення механізмів формування біоти островів не здатне допомогти через певні відмінності змін біосфери загального характеру та місцевих перетворень, до яких і належить розвиток життя на островах (ці процеси можуть відбуватися неоднаково залежно від розмірів та походження певних островів). Місцеві катастрофи (урагани, цунами тощо) свідчать про те, яких саме масштабів повинна набути катастрофа для принципових змін структури біосфери.

Сучасні проблеми еволюції

Формування синтетичної теорії еволюції дозволило вирішити чи мало протиріч та проблем, які були зумовлені розбіжностями в поглядах дарвіністів та перших генетиків. Захоплення в останні роки новими науковими напрямками (молекулярна біологія, біохімія, генетика тощо) змінило аспекти досліджень: усе частіше увага приділяється проблемам функціонування живих організмів, організації певних структур, які самі по собі не мають характеристик живого. Накопичення нових даних вимагає певних узагальнень, які можуть перерости в новий синтез, що дозволило б примирити чи зблизити позиції прихильників різних наукових шкіл.

16.1. Постановка питання

О.С. Северцов вважає, що для теорії еволюції як дисципліни, що спирається на наукові дані сучасної біології, нерівномірність розробленості її розділів є закономірним явищем. Різні галузі біології постійно надають нові факти, які потребують еволюційного осмислення, а інколи й перегляду деяких положень. Незважаючи на те що за останні півтора століття свого розвитку еволюційна теорія перетворилася на чітку систему усталених законів, жодний з її розділів не можна вважати закінченим.

На думку М.М. Воронцова, сьогодні накопичено велику суму знань завдяки синтезу класичного дарвінізму та генетики, які навіть на рівні сучасних наукових досягнень майже не піддаються сумніву та запереченням. Найважливішими з них він називає такі:

1. Життя на Землі нараховує близько 3,8-4 млрд років, причому перші 1-2 млрд існували лише прокаріоти, а пізніше сформувались еукаріоти та багатоклітинні організми.

2. Еволюційний процес відбувається безперервно та нерівномірно, а основним напрямком є формування адаптацій (адаптаціогенез). Супречливим залишається питання, чи всі ознаки сформувалися завдяки адаптаціогенезу та чи всі вони мають пристосувальний характер.

3. Процес адаптаціогенезу здійснюється за безпосередньої участі природного добору.

4. Елементарною еволюційною одиницею є популяція.

5. Елементарним матеріалом для еволюції є мутації та їх комбінації (щодо деталей, то тут також існують різні погляди).

6. Окремий акт видоутворення (формування двох або більше біологічно відокремлених генофондів) вважається найважливішою подією в еволюції.

Сам М.М. Воронцов вважає, що цей перелік є неповним, але навіть він викликає чимало питань. Наприклад: видоутворення як один із найважливіших етапів еволюційного процесу відбувається поступово чи стрибкоподібно? Розбіжності в поглядах різних фахівців зумовлені цілою низкою об'єктивних причин.

Розбіжності в поглядах еволюціоністів пояснюються надзвичайною складністю, багатокомпонентністю та багатогатістю самого предмета. Редукціоністські підходи, зокрема, не завжди надають необхідний для подальшого аналітичного аналізу науковий матеріал. Встановлення принципу дії деяких факторів або явищ в еволюційній теорії, особливо з використанням експериментально-дослідницьких методів, інколи виявляється практично неможливим. Також слід враховувати нескінченність наукового пізнання – відкриття нових явищ та закономірностей, які можуть зумовлювати необхідність перегляду попередніх позицій.

Так, усе частіше з'являються погляди, згідно з якими прагнення до самовдосконалення не може не враховуватись при розгляді еволюційних процесів. Особливо це стосується антропогенезу, який є результатом групового добору, при якому неспадкова інформація інколи має більше значення, ніж спадкова. За останні 40–50 тис. років зовнішній вигляд людини (та генетична інформація, яка його зумовлює) практично не змінився, але завдяки змінам засобів та методів зберігання й передачі досвіду (неспадкова інформація) людство набуло принципово нового вигляду та становища в біосфері (докладніше про це – в наступному розділі).

Цілком зрозумілим є співіснування різних (інколи принципово протилежних) позицій з багатьох теоретичних проблем еволюції. Оскільки їх підґрунтя має філософський характер і спирається почасти на віру з використанням одних і тих самих доказів, важко передбачити вироблення єдиної наукової позиції, яка б влаштувала всіх науковців.

16.2. Генетичні основи здійснення еволюційних перетворень

У першій частині вже порушувалися питання про недарвінівську еволюцію, згідно з якою еволюційні зміни організмів зумовлюються не дією добору, а накопиченням нейтральних мутацій та стрибкоподібним формуванням нових ознак. Тут відразу слід зазначити, що для Ч. Дарвіна важливою була проблема походження нових систематичних одиниць та формування всього органічного розмаїття, а не окремих ознак, які виступають лише якісними та кількісними характеристиками певних систематичних категорій.

Сьогодні багатьма науковцями доведено, що навіть ознаки, які мають явно пристосувальне значення, в певних умовах падають безпосередньому контролю з боку природного добору, в інших – ні. Щодо нейтральності певних мутацій (у першу чергу це стосується виродженості генів), то подібне явище є відносним і може розглядатись лише у зв'язку з конкретними умовами існування організмів. "Нейтралізм" та дарвінівський принцип природного добору не стільки виключають один одного, скільки взаємодоповнюються, оскільки стосуються різних механізмів еволюційного процесу.

Частота хромосомних мутацій ще зовсім недавно розглядалася як постійна величина. В останній час було доведено суттєвий вплив вірусних захворювань на темпи здійснення хромосомних мутацій (віруси хвороби Боткіна, кору, енцефаліту, грипу та інших). Наслідком подібних впливів стає зростання кількості мутантних генотипів після перенесення популяціями пандемії вірусної природи. В умовах зменшеної кількості особин подібні носії хромосомних мутацій можуть складати значну частину популяції, що може позначатись на подальшій еволюційній долі відповідного виду.

Нині визнається, що хромосомні перебудови, враховуючи поліплоїдію, є досить поширеними в природі як серед рослин,

так і тварин, а тому значною мірою впливають на процеси видоутворення. Формування навіть однієї особини з новим каріотипом робить її генетично ізольованою від попередників. На позначення подібних процесів було навіть запропоновано спеціальний термін – “раптове видоутворення”. Однак новий генотип хоч і виникає лише за одне покоління, але його не можна вважати окремим видом.

Говорити про появу нового виду можна лише після того, як сформулюються такі популяційно-видові ознаки, як чисельність, ареал, генетична, екологічна, статево-вікова структура тощо.

З огляду на проблеми, які розглядаються в цьому параграфі, варто ще раз повернутись до уявлень Р. Докінза про “еготистичні гени”. Згідно з його поглядами, особини вищих організмів є лише транспортними засобами для еготистичних генів. На думку В. Гранта, подібні припущення є невинуватим редукаціонізмом та спрощенням, далеким від реальності.

Будь-які зміни генетичного матеріалу (нейтральні мутації, макромутації, горизонтальне перенесення генетичного матеріалу за допомогою вірусів тощо) виконують лише єдину функцію – надають новий еволюційний матеріал. Зрозуміло, що без нього еволюційний процес відбуватись не може, хоча сам по собі він не може забезпечити здійснення навіть елементарного еволюційного явища. Тому теорії нейтральних мутацій, макромутацій, вірусної трансдукції та інших редукаціоністських підходів до еволюційного процесу можна розглядати не більше, ніж уточнення механізмів формування різноманітного генетичного матеріалу. Подальша його доля (а саме вона є вирішальною при формуванні нових систематичних категорій) також визначається відповідно до сучасних уявлень синтетичної теорії еволюції.

16.3. Монофілія та поліфілія в еволюції

Одним із класичних в еволюції організмів можна вважати питання монофілетичного та поліфілетичного походження організмів. Його порушували ще Ж.Б. Ламарк (прибічник монофілетичного розвитку) та Карл фон Бер (апологет поліфілії). Однак зміст проблеми на той час був дещо іншим: суперечки точилися навколо походження сучасних видів – від предкової форми – унаслідок процесу дивергенції (Ламарк) чи від власного попередника (Бер). Поліфілію уявляли як велику кількість прямих смуг, що об’єд-

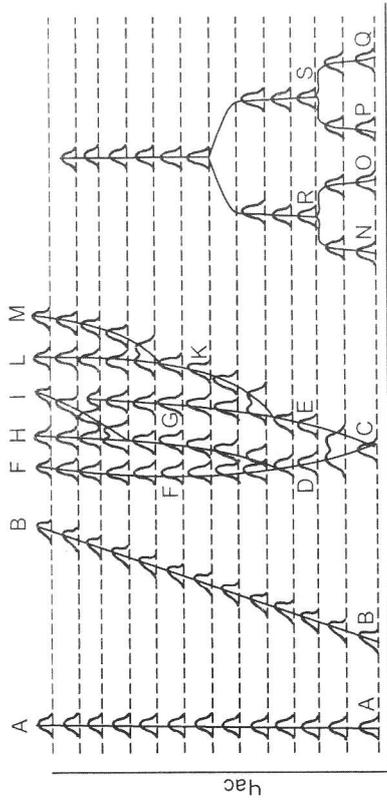


Рис. 16.1. Чотири основні форми видоутворення в часі (за М.М. Воронцовим, 1999):

1 – стагігенез; 2 – анагенез; 3 – кладогенез; 4 – синтезогенез

ували попередні види з сучасними без будь-яких розгалужень, оскільки вважали, що всі види мають незалежне походження.

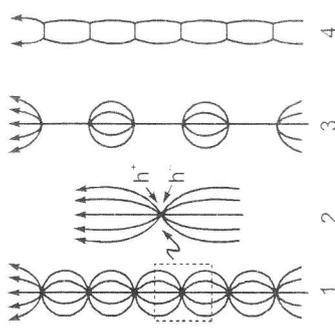
У наш час проблема набула зовсім іншого звучання: після встановлення ймовірного гібридного походження окремих видів, а також визначення лишайників як комплексу грибів з водоростями поліфілія усвідомлюється як результат синтезогенезу (рис. 16.1). Поліфілетичною вважається група, яка походить від кількох предкових форм. У той же час нині розуміють, що монофілетична група не може походити від однієї особини-предника (принаймні – від популяції).

Тому було запропоновано **принцип широкої монофілії**: вважається, що група особин має монофілетичне походження в тому разі, коли початок їй дає група такого самого таксономічного рангу (походження класу ссавців від класу рептилій дозволяє вважати його монофілетичним, незважаючи на те що різні форми ссавців явно походили від різних груп рептилій).

Монофілія є основою сучасної систематики. Коли встановлюється поліфілетичне походження певної систематичної групи, постає питання про необхідність перегляду її систематичного статусу.

Існують приклади справжнього поліфілетичного походження певних груп організмів як на макро-, так і на мікроеволю-

Рис. 16.2. Графічне зображення сітчастої еволюції (за Ю.І. Рожковим, О.В. Проняєвим, 1994):



1, 3 – приклади мікроеволюції з періодичним розділенням-еліттям популяцій; 2 – окремих сегмент; 4 – упорядкована "вічкувата" еволюція

ційному рівнях. Це стосується перелусім досить поширеного гібридогенезу, а також синтезогенезу (симбіогенезу), коли об'єднання кількох організмів дає принципово нову форму (лишайники). В останні роки популярним стає погляд на походження еукаріотичної клітини як результату симбіогенезу. Вважається, що клітина еукаріотів сформувалася внаслідок кількох послідовних актів симбіозу великої анаеробної амєбодібної клітини з дрібними аеробними бактеріями, які дали початок мітохондріям; спірохетоподібними бактеріями, з яких розвинулися джгутіки, та з синьозеленими прокаріотами – предками хлоропластів (докладніше про це – у наступній частині).

Таким чином, на сьогодні зрозуміло, що шляхи здійснення еволюційних перетворень інколи перевищують межі наших щодавніх уявлень. Тому М.М. Воронцов пропонує виділяти чотири типи видоутворення в часі (ці самі форми можуть розглядатись і для надвидових таксонів). Класична форма передбачає процес дивергенції (*кладогенез*), завдяки якому збільшується кількість нових видів. *Анагенез* (філетична еволюція) передбачає прогресивний розвиток групи внаслідок дії рушійної форми природного добору, не пов'язаної з її розподілом на кілька гілок. *Стагігенез* – тривале збереження виду без принципових змін унаслідок дії стабілізуючої форми природного добору. *Синтезогенез* передбачає гібридогенне утворення нового виду.

Ще один аспект, який слід розглянути, стосується так званої сітчастої (вічкової) еволюції. На мікроеволюційному рівні процеси об'єднання-розділення різних популяцій в межах одного виду є нормою, унаслідок чого графічне зображення родинних зв'язків набуває вигляду певної сітки або ж структури певних послідовних вічок (рис. 16.2). Проте подібні родинні стосунки існують й на макроеволюційному рівні, коли споріднені види утворюють цілий гібридогенний комплекс.

16.4. Проблеми спрямованої еволюції

Одним із перших звернув увагу на певну спрямованість еволюційного розвитку організмів ще Ж.Б. Ламарк. Він установив, що всі організми мають внутрішній потяг до самовдосконалення, завдяки чому відбувається їх постійний розвиток, що й зумовлює прогресивну еволюцію. Механізм цього процесу передбачав адекватну зміну органів шляхом їх виправлення-невиправлення та передачу надбаних корисних ознак безпосередньо нащадкам. Незважаючи на певну наївність, наведені уявлення виявилися досить життєздатними й активно підтримуються у вигляді неоламаркізму й сьогодні.

Безпосередньо зі спрямованим розвитком організмів пов'язані такі еволюційні течії, як ортогенез (Т. Еймер) та номогенез (Л.С. Берг). Обидві передбачають спрямований розвиток через наявність у природі певних законів, згідно з якими він і відбувається. При цьому ортогенез (прямолинійний розвиток) вбачає причину спрямованого розвитку в наявності певної внутрішньої сили (враховуючи й містичні сили, спрямоване мутування тощо), яка й призводить до змін організму в заданому напрямку. Номогенез у своїх поясненнях спирається на реалізацію під час розвитку внутрішніх законів (наприклад, реалізація генетично запрограмованого матеріалу). І ортогенез, і номогенез прогностично вились дарвінівському тихогенезу як випадковій еволюції.

Есенціалізм – один із наукових напрямків, який розглядає всі явища світу, що ми спостерігаємо, як відзеркалення сутностей, що лежать в їх основі. Явища можуть набувати різної форми, але їх сутність при цьому незмінна. Таким чином, складові відповідного класу об'єктів, у тому числі й особини певної популяції, є різними проявами однієї й тієї самої сутності (архетипу). Окремі організми є недосконалими, а тому мінливими проявами відповідного видового архетипу, до якого вони належать. Виходячи з викладеного, спрямований розвиток організмів цілком визначається наявністю архетипу, а відповідно є передбачуваним, що не збігається з сучасними науковими даними.

Противники ідеї Ч. Дарвіна часто порівнюють природний добір з ураганом, який з цегли будувє дім (є й інші неордарніні, але однібічні порівняння). Спрямований розвиток, згідно з цими поглядами, особливо у випадку прогресивної еволюції, не може спиратись на випадкові події, бо тоді виникає ще одна проблема – доцільності в еволюції.

Досить складно спростовувати ці підходи, оскільки аргументами виступають переважно здогадки та припущення, бо

наукових доказів бракує. Щодо доцільності еволюційного розвитку, то тут є кілька проблем. Сам Дарвін ніколи не порушував проблеми доцільності, а лише пояснював механізми формування пристосувальних ознак.

Про наявність певної доцільності в природі завжди говорять, спираючись на результати еволюційного процесу й використовуючи в першу чергу філетичну еволюцію.

Так, дійсно розвиток коня від п'ятипалою малою за розмірами предка до сучасної однопалої надзвичайно спеціалізованої форми виглядає як пряма лінія, що начебто відразу мала кінцеву мету свого розвитку – сучасного коня. Проте подібні аргументи мають успіх лише в ретроспективі підгону добре вивчених фактів під потрібні теоретичні уявлення. Щодо прогнозу подальшої долі будь-якої групи, то навряд чи знайдеться багато охочих співмати мету “за хвіст”.

При розгляді філетичної еволюції коня (докладніше – див. у попередніх розділах) слід звернути увагу на деякі незаперечні факти. По-перше, поштовхом до розвитку подібної ступової форми стало скорочення площі лісів, які були початковим місцем мешкання предкової форми (зауважимо, що сучасні коні в лісах не водяться). По-друге, значна частка відхилень від загального прогресивного напрямку, яка віділювалася майже відразу, у теоріях орто- та номогенезу до уваги не береться. По-третє, як уже зазначалося, сучасний кінь виявився досить неконкурентноспроможним порівняно з парнокопитними, через що вся гілка непарнокопитних нині знаходиться на шляху біологічного регресу (живуть переважно в біотопах, де відсутні великі хижаки та серйозні конкуренти). Чи можна говорити про доцільність тривалого еволюційного розвитку зі значними анатомоморфологічними перетвореннями, який вреспі-решт призвів до вимирання відповідної групи?

Це саме можна сказати й про весь антропогенез (після докладнішого вивчення палеонтологічного матеріалу), який перетав уявлятися як односпрямований, передбачуваний розвиток до людини сучасного типу. Часто його розглядають як наслідок часливих для людини збігів (докладніше – у наступній частині). Непередбачуваною є й подальша доля людства. То про яку саме доцільність можна говорити?

Загальний напрямок розвитку певних організмів, згідно з сучасними еволюційними уявленнями, надає природний добір, який закріплює позитивні для наявного середовища пристосу-

вання. Активне використання організмом певних структур або органів стимулює інтенсивну дію добору особин саме за цими ознаками, а в результаті складається певний філум, який і створює вигляд спрямованого до певної мети розвитку (насправді, метою є поліпшення пристосованості організму в межах його можливостей до умов існування).

Слід зазначити, що випадковість багато в чому спирається на закономірність, а особливого значення при цьому набувають різноманітні заборони, які обмежують можливість еволюційних перетворень організмів (мінливість не є безмежною). Саме наявність обмежень часто зумовлює певний напрямок (або кілька напрямків), в якому можливий відповідний розвиток (скільки б гадоку не підкидали в повітря, лігати вона не почне).

Згідно з сучасними уявленнями фахівців з біології індивідуального розвитку (С. Гілберт), головних планів будови тіла тварин не так і багато. Появнюється це наявністю принаймні трьох типів обмежень, які стримують морфогенетичну еволюцію. По-перше, на організмах позначаються *фізичні обмеження*. Необхідність механічної міцності скелетних утворень для підтримання тіла, гідравлічні й дифузійні закономірності, згідно з якими здійснюється обмін речовин та енергії, зумовлюють суттєві обмеження можливих варіантів розвитку. Вихідна організація комах зумовлює їх еволюцію як дрібних тварин (навіть гігантські бабки в розмаху крил не досягали 1 м), необхідність забезпечення обміну речовин та енергії відповідного органа забороняє формування локомоції за принципом колеса тощо.

Другий тип обмежень пов'язаний з *морфогенетичними правилами будови*. Так, при зміні кінцівок у хребетних тварин зберігається консерватизм загального плану їх будови. При відповідності в певних умовах видовжених кінцівок, ефект досягається саме видовженням їх найважливіших компонентів, а не утворенням нових додаткових кісток та суглобів. Результати експериментальних досліджень та порівняльної анатомії свідчать про суттєві обмеження можливостей розвитку кінцівок, згідно з якими реалізуються лише кілька типів (рис. 16.3).

І, нарешті, суттєво стримують еволюцію нових структур *філетичні обмеження*, які спираються на генетику розвитку відповідних органів. Основою подібних обмежень можна вважати певні індуктивні взаємодії, які вреспі-решт призводять до формування відповідного плану будови. Так, сьогодні учені дійшли висновку, що ранні етапи ембріогенезу є досить мінливими, але це мало позначається на подальшому онтогенезі (у моллюсків можуть змінюватися форми личинок, але це не позначається на

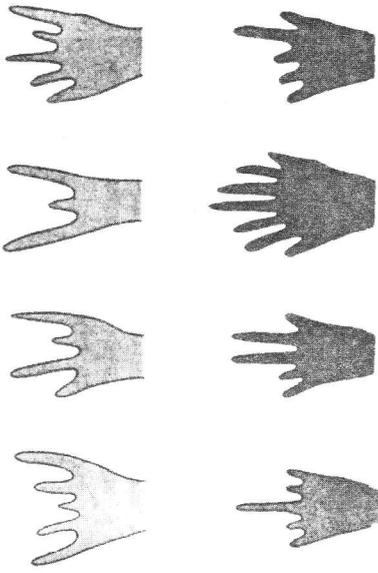


Рис. 16.3. Приклади морфогенетичних заборон (за Томсоном із С. Гілберга, 1995):

зверху наведено заборонені варіанти планів будови кінцівок наземних хребетних, знизу (зліва направо) – кінь, олень, іхтіозавр, птерозавр

дефінітивній формі; у морських іжаків розвиток може відбуватися навіть без личинки, але це не змінює дорослого організму). Широкомасштабна індукція в ембріональному розвитку хребетних настає під час органогенезу, коли закладаються особливості, властиві типу хребетних. Саме через набуття ознак хребетної тварини зародок вже не може перетворитись на щось інше.

Існує ще ціла низка заборон, пов'язаних з фізичними та іншими обмеженнями. У першу чергу це стосується обмеження життя межами планети Земля та тим набором екосистем, які їй властиві. Фізико-хімічні властивості окремих елементів, з яких складається жива речовина, зумовлюють її властивості й накладають свою систему заборон і т.п.

Згідно з сучасними уявленнями, еволюційне вчення не лише не відкидає спрямованість, але навіть вважає її безпосереднім результатом дії елементарних еволюційних факторів.

Тобто, спрямований розвиток, з одного боку, зумовлюється тривалою спрямовуючою дією природного добору, а з іншого – системою заборон.

У той же час дехто з еволюціоністів вважає, що будь-які обмеження в жодному разі не можуть спрямовувати загальний хід еволюції. Тому проблеми спрямованості, обмеженості й особливо доцільності еволюції можна вважати відкритими.

16.5. Мікро-, макро- та мегаеволюція

Сьогодні існують два найважливіші підходи до встановлення співвідношення між мікро- та макроеволюцією. Перший, який розвивається класиками синтетичної теорії еволюції (Добжанський, Тимофеев-Ресовський, Майр та багато інших), полягає в тому, що практично всі явища макроеволюційного характеру можна пояснити механізмами мікроеволюційних перетворень. Тобто, немає потреби вводити нові додаткові механізми для пояснення особливостей формування надвидових таксонів, оскільки практично всі еволюційні перетворення можна звести до процесів видоутворення.

Згідно з другим підходом, який все частіше отримує підтримку сучасних учених (Філпченко, Гулд, Зотгін, Воронцов та ін.), вважається, що макроеволюція не може зводитися лише до мікроеволюційних перетворень, а подібні спроби слід розглядати як редукаціонізм. Як стверджує М.М. Воронцов, лише недавно прибічники синтетичної теорії еволюції погодились, що не можна зводити макроеволюцію до простої зміни генних частот. В. Грант так само вважає, що визначення “еволюція – це зміна частот генів у популяціях” можна використовувати виключно в межах мікроеволюції.

До недавня вважалося, що не існує жодних передумов для виділення спеціального макроеволюційного рівня організації життя, а всі еволюційні явища складаються лише з мікроеволюційних подій. Поділ еволюційного вчення на мікро- та макроеволюцію завжди розглядався лише як методологічний прийом, який суттєво полегшує сприйняття студентами відповідного матеріалу.

Слід зазначити, що існує ціла низка макроеволюційних явищ, які не простежуються на мікроеволюційному рівні.

Це стосується в першу чергу правил еволюціонування груп організмів. Так, незворотність еволюційного процесу властива виключно макроеволюційному рівню, а на рівні мікроеволюції може відбуватися повернення до так званого “дикого типу”. Правило походження від неспеціалізованих предків може стосуватися лише макроеволюційного рівня, оскільки будь-який, навіть досить спеціалізований, вид принципово може дати потомок новому виду.

На особливу увагу заслуговує співвідношення арогенного та алогенного шляхів розвитку організмів. Видоутворення та

внутрішньопопуляційні генетико-автоматичні й інші процеси, які й складають зміст мікроеволюції, можуть пов'язуватися лише з алогенезом. Аргентні перетворення з виходом відповідної групи організмів до нової адаптивної зони можуть відбуватися виключно на рівні макроеволюції. Розрізнити мікроеволюцію та макроеволюцію можна як шлях алогенезу та як арогенез. У таке розуміння вкладаються сучасні погляди про періодичність здійснення мікро- та макроеволюційних перетворень у живій природі (саме про черговість головних напрямків еволюції й говорить відповідне правило І.І. Шмальгаузена).

Існує ціла низка суто макроеволюційних проблем, які розглядались у відповідному розділі посібника – механізми перетворення органів та функцій, еволюція онтогенезу, взаємозв'язок онтогенезу та філогенезу, проблема прогресу тощо. На популяційному рівні вивчати подібні проблеми неможливо через відсутність самого предмета обговорення.

Значна частина мікроеволюційних процесів може повторюватися і є багато в чому передбачуваною; макроеволюція – процес історичний. Останнє й зумовлює незворотність макроеволюційних подій, а мікроеволюція, принаймні екологічно, є зворотною.

Ми вже зупиняли увагу на проблемі мегаеволюції, хоча слід визнати, що подібний термін не є загально визнаним. Водночас все більше учених доходять висновку, що проблема еволюції екосистем заслуговує на окреме дослідження, унаслідок чого формується новий напрямок – еволюційна екологія.

Властивості біосфери визначаються біогеоценозами, які її складають, тому еволюційні зміни повинні починатися перетворенням структури останніх. Виходячи з цього, можна зазначити, що лише ті макроеволюційні процеси, які принципово змінюють структуру біоценозів, можуть стати основою для мегаеволюції та змін біосфери в цілому. Через здатність до гомеостазу (прямі та зворотні регулятивні зв'язки в екосистемах) та дію стабілізуючої форми природного добору це здійснити не так уже й легко.

Як вважають О.І. Зотін та О.О. Зотін, пояснення макроеволюційних (а відповідно, й мегаеволюційних) змін мікроеволюційними механізмами неможливе. Запропоновані ними пояснення відповідних еволюційних перетворень (неокагастрофізм, “еволюційні вітри”) так само не можна вважати бездоганими, тому більш докладно вони розглядаються не будуть. Сподіваємось, що в найближчому майбутньому зазначена проблема набуде більш-менш єдиного вирішення.

16.6. Еволюція еволюційних механізмів

Сьогодні вже достеменно відомо, що історично змінювались не лише окремі види, угруповання і середовище, у якому здійснювались еволюційні перетворення, але й самі механізми еволюції разом з іншими компонентами еволюційного процесу. У першу чергу це стосується неоднотимчасного формування всіх рівнів організації життя. Так, вважається, що природний добір діяв ще на добіологічному рівні й полягав у відбиранні макромолекул, у яких найкраще реалізовувались механізми спадкової мінливості та узгодженість між собою. Перші прокариотичні організми не мали багатьох генетичних властивостей, які наявні лише в еукариотів і відіграють суттєву роль у їх подальшій еволюції. Багатоклітинні організми також багато в чому змінювали принципи дії мікроеволюційних механізмів, надаючи надзвичайні можливості для анатомо-морфологічних перетворень. Удосконалення нервової системи у вищих тварин посилює значення змін поведінки.

Популяційно-видовий рівень організації життя виник далеко не відразу, що певним чином повинно було позначитися на еволюційних механізмах. Ще складніше питання про механізм еволюційного екосистем, провідним для яких визнається природний добір: сформуватись вони повинні були майже відразу з виникненням життя на Землі (ще до появи популяційно-видового рівня).

Слід також нагадати, що такі вторинні форми природного добору, як статевий та груповий, в еволюції з'явилися не відразу. Зокрема, статевий добір з'явився не раніше, ніж різноставтеві тварини (як уже зазначалося раніше, Л.Ш. Давіташвілі передбачав наявність статевого добору лише в трилобітів). Про груповий добір можна говорити лише стосовно тварин з певними соціальними утвореннями (не раніше суспільних комах).

Окремо слід зупинитись на еволюційному значенні антропогенного впливу на природу. Це питання заслуговує на увагу не лише внаслідок суттєвих змін принципів функціонування біосфери, загального її забруднення, внесення надзвичайної кількості ксенобіотиків та інших подібних негараздів. Справа в тому, що людина та її діяльність на сучасному етапі здатні впливати практично на всі мікроеволюційні фактори, причому цей вплив часто не залежить від бажання самої людини. Внесення в біосферу надзвичайної кількості нових речовин чи то спеціально (наприклад пестицидів), чи ненавмисне (унаслідок її забруднення) суттєво збільшує процес мутування організмів і може змінити напрямки дії природного добору. Прикладами можуть бути

надзвичайні темпи пристосування сілськогосподарських шкідників до нових хімікатів, що постійно забезпечує хімічну промисловість роботою.

Перетворення природних біотопів також суттєво позначається на зміні видового складу окремих екосистем. Це стосується, з одного боку, зникнення багатьох стенобіонтних видів або переходу їх до стану рідкісних та зникаючих, а також поширення еврибіонтів, з іншого боку, до рівня космополітів (у першу чергу синантропні види). Наслідком подібних впливів стає взаємодієпроникнення флор і фаун різних регіонів та згладжування відмінностей між різними екосистемами через формування відносно збіднених, суттєво змінених та неприродних утворень (аглоландшафти, урбанізовані території, які сьогодні навіть екосистемами не визнають, зважаючи на принципові відмінності їх організації від природних).

Не можна не згадати також і про негативний вплив людської діяльності на стан популяції так званих промислових видів тварин. Це стосується як зникнення деяких видів унаслідок переексплуатації їх популяції (найяскравіший приклад – морська корова *Hydrodamalis gigas*, яку знищили лише за 27 років), так і зміни структури останньої. Загальновідомими є приклади зміни розмірів ареалу, статево-вікової структури популяцій, здрібнення організмів, зсуву строків плодючості та інші наслідки, які простежуються в популяціях тварин з надмірною експлуатацією людиною. Подібні зміни можна розцінювати відповідно як мікроеволюційні перетворення популяцій відповідних видів.

Своєю діяльністю людина створює ще один важливий вплив на природні популяції. Це стосується штучного створення надзвичайної кількості бар'єрів, які значною мірою позначаються на популяційній структурі багатьох видів. Особливо гостро подібна проблема простежується в містах, де через незначні площі окремих біотопів мешкання та відсутність будь-яких природних зв'язків між ними (спрацьовує принцип острівних екосистем) значна кількість видів взагалі не може в них нормально існувати.

Наслідками подібних змін еволюційних механізмів є зростання загальних темпів еволюції організмів в цілому.

Так, якщо формування прокаріотичного життя тривало близько мільярда років, за наступні два мільярди з'явилися еука-

ріоти, рослини та багатоклітинні організми, то їх подальша еволюція тривала лише трохи більше півмільярда років. Особливо зростають темпи еволюціонування в останні століття, коли через людську діяльність відбуваються перетворення природи в надзвичайних масштабах, формуються нові біотопи, які тільки-но починають заселятись новими біотичними комплексами (крім урбанізованих та аграрних утворень, до них можна віднести й різноманітні терикони, відвали тощо).

16.7. Проблеми дискретності та безперервності

Переривчастість та безперервність є різними, але спільними характеристиками будь-якого процесу розвитку. Проблема їх співвідношення в еволюції вийшла на рівень окремого питання. Тривалий час відбувалося протиставлення тихогенезу (дарвінівська еволюція шляхом поступових незначних перетворень) та сальтаціонізму (стрибокподібні еволюційні зміни).

Класична дарвінівська концепція розуміє видоутворення як поступовий, градуалістичний процес, при якому провести чітку межу між батьківським та дочірнім видами практично неможливо. У той же час навіть Ч. Дарвін передбачав, що темпи видоутворення можуть бути різними. Одним із перших сальтаціоністські погляди були сформульовані С.І. Коржинським у 1899 році, коли він виступив з концепцією гетерогенезису, за якою види в рослин можуть утворюватись стрибкокподібно. Г. де Фріз у 1903 році запропонував теорію видоутворення внаслідок макромутацій.

Досить швидко було накопичено значний науковий матеріал про роль поліплоїдії та гібридизації у видоутворенні спочатку рослин, а потім і тварин. Дж. Хакслі запропонував термін “раптове видоутворення” на позначення швидкого видоутворення (ці проблеми докладно розглядалися в попередньому розділі).

Підтвердження подібні погляди знаходять у палеонтології, дані якої часто неповні, а більшість перехідних форм поки що не знайдено. Проте все більше вчених доводять висновку, що дискретність та безперервність не можна протиставляти: вони доповнюють одна одну.

Водночас ми спостерігаємо в природі як поступове видоутворення (у першу чергу алопатичне), так і стрибкокподібне (більшість форм симпатричного видоутворення, коли досить швидко формується біологічно ізольована нова форма).

Крім цього, подібні явища властиві й макроеволюційному рівню; це стосується наявності певних періодів швидкого формування та відносної стабільності. Теоретичним підґрунтям подібних поглядів є правило І.І. Шмальгаузена про чергування основних напрямків еволюції. Арогенез завжди є швидким процесом формування принципово нової організації, що дозволяє відповідним організмам зайняти нову адаптивну зону. Він періодично змінюється процесом алогенезу, який уявляється переважно як процес повільного видоутворення в межах цієї адаптивної зони.

З цією проблемою пов'язані й деякі спірні питання систематики, причому як виду (про що вже йшлося раніше), так і інших систематичних категорій. **Систематика**, або **таксономія**, — це наука про класифікації організмів. Найважливіші її завдання такі:

- 1) визначення (основна, аналітична стадія) — розподіл різноманіття особин у природі на групи, які легко впізнаються та мають низку так званих діагностичних ознак, надання цим групам наукових назв;
- 2) класифікація (синтетична стадія) — створення впорядкованої системи вищих категорій;
- 3) вивчення видоутворення та факторів еволюції. Згідно з цими завданнями виділяють і три рівні систематики: α -систематика — ка — стадія опису та найменування видів; β -систематика — об'єднання видів до природної системи нижчих та вищих категорій; γ -систематика — аналіз внутрішньовидової мінливості та дослідження еволюції.

У перший період розвитку систематики в ній переважала концепція типу, яка спиралася на ідеї Платона. Згідно з цією концепцією, усі члени будь-якої систематичної категорії відповідають певному типу (має певні спільні риси з есенціалізмом), і, як наслідок, відбувається перебільшення ролі постійності певних категорій та недооцінка ролі мінливості.

Сьогодні при класифікації використовуються близько 20 категорій, які поділяються на три типи:

- 1) вид;
- 2) групи популяцій у межах виду — внутрішньовидові категорії;
- 3) угруповання видів — надвидові, або вищі категорії. При цьому титани систематики (Майр та інші) застерігають, що треба уникати суб'єктивного елемента при визначенні видів: чисте дослідник класифікує не види, а проби з природних популяцій. Наслідком є класифікація суб'єктивного уявлення,

наближеної до реальності концепції неспостереженої морфологічної одиниці. Якщо раніше види розглядалися без урахування часу та простору, то нині концепція виду багатомір-на й не має точності, яка характеризує "ідеальний" безвимірний вид.

Підвид — це єдина внутрішньовидова таксономічна категорія, яка визначається як географічно уособлена група місцевих популяцій, що відрізняється від інших подібних підрозділів виду. Слово "раса" не має чіткого таксономічного визначення й може використовуватись у різних значеннях (підвид може розглядатись як географічна та екологічна раса).

Навид — це монофілетична група близьких і значною мірою або повністю алопатричних видів. Для цієї категорії не існує спеціальної номенклатури, а найбільшого значення вона набуває в роботах з біогеографії та видоутворення.

Рід — це систематична категорія, яка складається з одного виду або групи видів, для яких передбачається спільне філогенетичне походження і які відокремлені від інших подібних одиниць чітким розривом. За висловлюванням К. Ліннея, не ознаки створюють рід, а рід надає ознаки. Рід як філогенетична категорія має свою екологічну нішу, яка ширша за видову. Ознаки роду — це або характеристика виду, який виступав предковим, або ж комплекс ознак, який уся група видів набула водночас.

Родину визначають як систематичну категорію, що складається з одного або більше родів загального філогенетичного походження та відокремлених від інших родин помітним розривом. Це найвища категорія, яка згідно з міжнародними правилами пов'язана з конкретними нижчими систематичними категоріями. Типовий рід є основою для уявлення про всю родину (вважається, що рід та родина відрізняються кількісно). Родини звичайно поширені на всій земній кулі, а їх представники займають схожі біотопи в різних регіонах.

Таксономічні категорії вище родини не спираються на типові види або роди — вони представляють найважливіші філогенетичні гілки, які не мають пристосувальних ознак і характеризуються загальним планом будови. Вищі категорії досить поширені, і в межах кожної з них наявні пристосувальні зміни (адаптивна радіація).

Вищі категорії є збірними поняттями, через що їх виділення часто має суб'єктивний характер. Прикладами подібного суб'єктивізму можна вважати часті в останній час спроби поділу великих категорій (враховуючи царства) на дрібніші. Оскільки в

наступному розділі безпосередньо йтиметься про систематичні категорії, то відразу зазначимо, що, будучи прибічником класичних поглядів на принципово консервативну галузь науки – систематику, увагу екстравагантним підходам приділяти не будемо.

Невеличкий екскурс в питання виділення систематичних категорій різного рівня зроблено з метою підкреслення відсутності чітких меж між дискретністю та безперервністю: де закінчується один таксон і починається інший, можна встановити лише умовно, бо в природі все взаємопов'язане.

Таким чином, остаточне примирення прибічників різних поглядів можливе лише після певного синтезу останніх. На думку М.М. Воронцова, передумови для нового наукового синтезу в еволюційному вченні вже настали.

ДУМКИ ВГОЛОС

Метою цього розділу є спроба переконати читачів у тому, що, незважаючи на світове визнання основної дарвінівської еволюційної концепції, чимало питань залишається проблемними. У той же час прибічникам будь-яких поглядів слід обережно поводитись з матеріалом, напрацьованим попередниками, щоб не виплеснути разом з водою й дитяти.

ТЕСТ-КОНТРОЛЬ

1. Передумовою для еволюції органів і функцій є їх:
(а) мультифункціональність;
б) топіпотентність;
в) гомологічність.
2. Перехід змії до повзання відбувся шляхом:
а) посилення головної функції;
б) зміни функцій;
в) полімеризації органів.
3. Який з наведених прикладів є прикладом збільшення кількості функцій:
а) формування жала в бджоли;
б) формування летючок захисним покривом насіння;
в) перехід тварин до пальцеходіння.
4. Прикладом посилення головної функції є:
а) перехід птахів до повітряного способу життя;
б) формування в птахів пір'я;
в) формування в птахів чотирикамерного серця.
5. Прикладом розподілу органів та функцій слід вважати:
а) формування в ссавців складної зубної системи;
б) формування в ссавців складної структури кори головного мозку;
в) формування в ссавців складної поведінки.
6. Втрата зубів птахами та розвиток в них складного шлунка є прикладом:
а) субституції;
б) гетеробатмії;
в) компенсації.
7. Безперервність життя при переході від одного покоління до іншого забезпечується:
а) дробленням;
б) органогенезом;
в) гаметогенезом.
8. Надзвичайний розвиток центральної нервової системи (у першу чергу головного мозку) людини порівняно з відносно примітивним рівнем розвитку травної та деяких інших систем є прикладом:
а) компенсації;
б) субституції;
в) гетеробатмії.

9. Пов'язаність забарвлення квіток та насіння гороху зумовлена:

- а) геномними кореляціями;
- б) морфогенетичними кореляціями;
- в) ергонтичними кореляціями.

10. Прикладом топографічних координацій є:

- а) узгодженість довжини передніх та задніх кінцівок тварин;
- б) узгодженість диференціювання кишкової трубки та розвитку зубної системи;
- в) узгодженість форми та розмірів внутрішніх органів черевної порожнини.

11. Наявність зовнішніх зябер у європейського протея є прикладом:

- а) адультизації;
- б) неотенії;
- в) феталізації.

12. Прикладом ембріонізації онтогенезу є:

- а) формування личинкової, лялечкової та імагінальної фаз розвитку в комах;
- б) формування амніотичного яйця в наземних хребетних;
- в) формування чергування поколінь у деяких паразитів.

13. Процес посилення урегульованості індивідуального розвитку організмів – це:

- а) каналізація онтогенезу;
- б) автономізація онтогенезу;
- в) ембріонізація онтогенезу.

14. Відмінності в розвитку пір'їни птахів та волосся ссавців є прикладом:

- а) анаболії;
- б) деніації;
- в) архалаксісу.

15. Вислів "Онтогенез – це коротке та швидке повторення філогенезу" є законом:

- а) біогенетичним;
- б) зародкової схожості;
- в) філембріогенезів.

16. Однією з предкових форм сучасного коня слід вважати:

- а) креодонта;
- б) махайродуса;
- в) фенакодуса.

17. Схожий зовнішній вигляд зайцеподібних та гризунів слід вважати наслідком:

- а) дивергенції;
- б) конвергенції;
- в) паралелізму.

18. Розвиток групи з виходом до нової адаптивної зони – це:

- а) арогенез;
- б) ароморфоз;
- в) загальна дегенерація.

19. Латимерія належить до роду:

- а) брадителічного;
- б) горотелічного;
- в) тахітелічного.

20. Коефіцієнт корисної дії виступає критерієм форми прогресу:

- а) необмеженої;
- б) обмеженої;
- в) біотехнічної.

21. Прикладом біологічного прогресу є:

- а) качконіс;
- б) печінковий сисун;
- в) гіньго дволопасне.

22. Яка з наведених ознак властива екосистемам:

- а) постійність;
- б) безмежність;
- в) емерджентність?

23. Розвиток екосистеми на ділянці, раніше не зайнятій якоюсь спільнотою, – це:

- а) клімакс;
- б) первинна сукцесія;
- в) вторинна сукцесія.

24. Походження класу ссавців від рептилій є прикладом:

- а) монофілії;
- б) поліфілії;
- в) широкої монофілії.

25. Лишайники є результатом:

- а) анагенезу;
- б) синтезогенезу;
- в) кладагенезу.

26. Еволюційний розвиток організмів набуває спрямованості завдяки:

- а) обмеженням;
- б) мутаціям;
- в) ізоляції.

27. Поглядів на переривчастий розвиток організмів дотримуються:

- а) ортогенез;
- б) есенціалізм;
- в) сальгаціонізм.

Список рекомендованої літератури

1. Вернадский В.И. Биосфера. – М.: Мысль, 1967.
2. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: Прогресс-Традиция, 1999.
3. Газарян К.Г., Белоусов Л.В. Биология индивидуального развития животных. – М.: Высшая школа, 1983.
4. Гилберг С. Биология развития. – М.: Мир, 1993.
5. Голубев В.С. Введение в синтетическую эволюционную экологию. – М.: Папирус Про, 2001.
6. Грант В. Эволюционный процесс. – М.: Мир, 1991.
7. Де Шарден П.Т. Феномен человека. – М.: Наука, 1987.
8. Зотин А.И., Зотин А.А. Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Наука, 1999.
9. Зуссман М. Биология развития. – М.: Мир, 1977.
10. Константинов А.В. Основы эволюционной теории. – Минск: Высшейшая школа, 1975.
11. Лима де Фариа. Эволюция без отбора. – М.: Мир, 1991.
12. Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
13. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – М.: Мир, 1973.
14. Рьюз М. Философия биологии. – М.: Прогресс, 1977.
15. Северцов А.Н. Общие вопросы эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1945.
16. Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции. – Берлин, 1922.
17. Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1981.
18. Северцов С.А. Проблемы экологии животных. – М.: Изд-во АН СССР, 1951.

19. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1969.
20. Тюрюканов А.Н., Федоров В.М., Тимофеев-Ресовский Н.В. Биосферные раздумья. – М., 1996.
21. Хорган Дж. Конец науки. – М.: Амфора, 2001.
22. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980.
23. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968.
24. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии. – М.: Изд-во биологической и медицинской литературы, 1935.
25. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. – Л.: Наука, 1969.
26. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
27. Шмальгаузен И.И. Рост и дифференцировка. – К.: Наукова думка, 1984. – Т. 1, 2.
28. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1946.
29. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высшая школа, 1989.

Частина III

ШЛЯХИ РОЗВИТКУ ЖИТТЯ

Про походження життя знають лише академік Опарін та Раїса Львівна Берг, а я був маленьким, я не пам'ятаю.

М.В. Тимофеев-Ресовський



Геохронологія

Розвиток життя на нашій планеті – це унікальне космічне явище. І не лише в тому розумінні, що далеко не всі зірки та їх планетні системи мають необхідні передумови для його формування, що само по собі ще не гарантує його виникнення. Загадковими є й властивості життя, а також інші питання: як космічні сили за стільки років не призвели до знищення живої матерії внаслідок певних катастроф; коли і як виникло життя: за деякими поглядами, майже одночасно з формуванням самої Землі чи пізніше? Яким має бути загальновизнане визначення поняття “життя” і які його найважливіші характеристики?

17.1. Методи визначення геологічного віку

Увесь період існування планети Земля, за сучасними визначеннями, становить 4600 млн років і поділяється на кілька геологічних періодів (епох). Вони характеризують розвиток географічних, кліматичних та інших особливостей планети, які зумовлювали специфіку еволюціонування життя. Для розуміння еволюційних процесів необхідне як усвідомлення, так і визначення тривалості періодів, у межах яких відбувалися ці процеси. При цьому слід враховувати, що в житті тривалі процеси існують разом із швидкоплинними, а часовий відтінок навіть недавніх геологічних епох виходить за межі наших звичайних уявлень.

Складність життя полягає в інтеграції кількох шкал часу: філогенез та онтогенез відбуваються одночасно, вони взаємопов'язані та взаємозалежні. Ідентифікація подібних шкал безпосередньо залежить від технічних можливостей використання методів датування.

Усі способи датування поділяють на дві великі групи: *відносні*, коли визначення віку подій або предметів здійснюють стосовно одне одного, та *абсолютні*, коли вік визначається в астрономічному часі. Основним методом відносного датування вважають стратиграфію, або геологічне накладання. При накладанні кількох геологічних прошарків їх взаємне положення надає свідчення про певну послідовність геологічних подій.

Одним із найважливіших способів відносного датування є біостратиграфічна кореляція, при якій викопні залишки зниклих тварин або рослин використовують для впорядкування геологічних відкладень. Шари, які містять одні й ті самі види організмів або їх сукупності, можуть розцінюватись як еволюційно

одночасні, тобто припускається, що істоти, які збереглися у вигляді морфологічно схожих окам'янілостей, існували на Землі приблизно в один і той самий час. Біостратиграфію використовують переважно для визначення загальної хронології на основі еволюційних послідовностей генеалогічних ліній викопних істот.

Одним із цікавих біостратиграфічних об'єктів є трилобіти, які проіснували з кембрію (близько 600 млн років тому) до кінця пермського періоду (близько 130 млн років тому) і добре вивчені палеонтологами. Упродовж зазначеного періоду відбувалися зміни багатьох форм цих тварин. Враховуючи їх, учені можуть скласти уявлення про відносний вік усього досліджуваного шару відкладень лише завдяки знаходженню того чи іншого виду трилобітів.

Для досягнення більшої точності датування використовують додаткові способи, найбільш відомим з-поміж яких вважається датування за вмістом фтору. Метод спирається на здатність викопних решток поглинати фтор або інші елементи з оточуючих відкладень. Тому кількість подібних елементів у досліджуваних зразках може свідчити про їх відносний вік або, принаймні, про синхронність подій. Обмежує використання подібної методики різний вміст речовин у породах на різних територіях.

Для абсолютного датування використовують методи точних наук, в основі яких лежить принцип радіоактивного розпаду. Базуються вони на існуванні в природі радіоактивних ізотопів, які з певною швидкістю розпадаються на стабільні ізотопи. Період напіврозпаду є постійним, упродовж його половина наявної кількості нестабільного ізотопу переходить до стабільної форми і визначає швидкість розпаду. Таким чином, співвідношення між стабільними та нестабільними ізополами дозволяє датувати минулі події.

Одними з перших методів цієї групи почали використовувати визначення віку за періодом напіврозпаду радіоактивного урану, який перетворюється на свинець (уран-свинцевий) та напіврозпаду торію з перетворенням його на свинець (торій-свинцевий). Точність зазначених методів становить кілька мільйонів років, і використовуються вони разом.

Точнішим та сучаснішим методом вважається калій-аргонівий метод, який базується на перетворенні калію в аргон. Проте через великий період напіврозпаду калію датування за співвідношенням $^{40}\text{K}/^{40}\text{Ar}$ використовується лише для відносно стародавніх подій з віком, е менше ніж 500 тис. років.

Для вивчення молодших порід використовують радіовуглецевий метод, який ґрунтується на здатності живої матерії поглина-

ти з атмосфери нестабільний ізопоп вуглецю ^{14}C . Після смерті цей процес припиняється, і за співвідношенням $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ можна встановити час смерті. Цей метод дає задовільні результати для невеликого часового інтервалу – не більше 40 000 років. Існує ще кілька методів визначення віку порід, що спираються на використання періодів напіврозпаду інших радіоактивних ізотопів.

Крім перелічених, використовують і менш відомі (рубідій-стронційовий; термолюмінесцентний; амінокислотний, що спирається на процеси рацемізації – втрати хоральної чистоти після смерті; метод електронного парамагнітного резонансу, парамагнітний, аналіз стабільних ізотопів кисню в скам'янілостях тощо).

17.2. Теорії похолодження життя

Проблему виникнення життя можна вважати до цього часу найзагадковішою в усьому природознавстві.

У запропонованих теоріях походження життя на планеті Земля, принаймні більшість з них, використовується один і той самий фактичний матеріал, але робиться наголос на різних аспектах. При цьому одним із найбільш суперечливих питань є протистояння між науковими та теологічними поглядами.

До нашого часу не вирішено проблему точного визначення самого терміна „життя”, що пов'язане з намаганням виокремити у визначенні сутність живого та вказати на носія цієї сутності. Підтвердженням цього є визначення статусу вірусів: одні вчені вважають їх живими організмами, а інші – неживими організмами утвореннями.

Зараз більшість учених дотримується думки, що між живою та неживою матерією немає жодних якісних відмінностей: усі властивості живої матерії в тому чи іншому вигляді властиві й неживій природі (очевидно, спрацьовує закон переходу кількісних змін у якісні). Тому сьогодні *живе* характеризується, спираючись на п'ять аксіом теоретичної біології:

1. *Аксіома А. Вейсмана*: усі живі організми є результатом єдності фенотипу та генотипу, який надає програму для його побудови й успадковується з покоління в покоління.
2. *Аксіома М.К. Кольцова*: генетична програма утворюється материчним шляхом, а як матрицю для генів майбутнього покоління використовують ген попереднього покоління.

3. *Перша аксіома Ч. Дарвіна*: під час передачі з покоління в покоління генетичні програми з різних причин змінюються випадково та неспрямовано, і лише випадково ці зміни можуть виявитись вдалими в конкретних умовах.
4. *Аксіома М.В. Тимофеева-Ресовського*: випадкові зміни генетичних програм при реалізації фенотипу можуть багаторазово посилюватись.
5. *Друга аксіома Ч. Дарвіна*: багаторазово посилені зміни генетичних програм підпадають добору умовами навколишнього середовища.

Проблеми походження життя слід відрізнити від його подальшої еволюції. Усі теорії походження життя об'єднують у п'ять великих груп.

1. Теорія стаціонарного стану (життя існувало завжди).

За цією теорією Земля ніколи не виникла, а існувала завжди й здатна була підтримувати життя. Види так само існували вимирання. Ця теорія не визнає, що наявність або відсутність викопних решток може вказувати на час появи або вимирання того чи іншого виду.

Так, згідно з палеонтологічними даними, кистепері риби вимерли не менше ніж 70 млн років тому, але в XX столітті поблизу о. Мадагаскар було знайдено їх представника – латиме-рію. Несподіване знаходження будь-якого викопного в значному шарі прихильники цієї теорії пояснюють не як наслідок еволюційного розвитку, а результат збільшення чисельності його популяції або переміщення до місць, які сприяли збереженню його залишків. Більшість доказів на користь цієї теорії ґрунтується на розривах у палеонтологічному літописі.

Близькі погляди до наведеного стосовно вічності життя висловлював і наш вітчизняний вчений В.І. Вернадський. Він вважав, що все живе походить виключно від живого. З самого початку життя являло собою складну систему, здатну до саморегулювання. Тому проблема формування життя на Землі насправді повинна розглядатись як проблема формування біосфери. Але вчений при цьому визнавав можливість подальшого еволюційного розвитку живої матерії.

2. Креаціонізм (життя виникло внаслідок певної надприродної події в минулому), якого дотримуються прихильники релігійних учень.

Процес створення світу Богом уявляється таким, що мав місце лише один раз, і тому вважається недоступним для спостереження. Так, архієпископ Ашер у 1650 році вираховував, що Бог

створив світ у жовтні 4004 року до нашої ери і закінчив цей акт створенням людини 23 жовтня о 9-й годині ранку. Такі точні дати Ашер отримав шляхом складання віку біблійських людей від Адама до Христа. Зрозуміло, що подібні погляди суперечать археологічним даним: згідно з ними Адам жив у той час, коли на Близькому Сході вже існувала добре розвинена міська цивілізація. Вирішити це протиріччя намагаються шляхом встановлення тривалості „доби”: одні вважають, що світ було створено за шість діб тривалістю 24 години кожна і не сприймають інших поглядів, інші ж визнають Книгу Буття теологічним одкровенням. Спираючись на доступність подання матеріалу для всіх людей усіх часів, Біблію не можна вважати науковою книгою, а тому наведену в ній інформацію слід сприймати філософськи. На думку багатьох теологів, слово „день” слід розуміти не як добу тривалістю в 24 години, а як певний період, упродовж якого відбуваються якісь надзвичайні події.

Зокрема, в Біблії створення світу зображується в кілька певним чином упорядкованих етапів:

- 1) початок;
- 2) створення планети, яка знаходилась в темряві та оточувалась газами й водяними парами;
- 3) досягнення через хмари світла;
- 4) створення атмосфери;
- 5) виникнення материків;
- 6) поява рослин;
- 7) очищення атмосфери, формування пори року;
- 8) виникнення морських тварин та перших птахів;
- 9) формування ссавців;
- 10) поява людини.

Питання, яким чином хронологічна послідовність подій у Книзі Буття викладена більш-менш правильно, залишається відкритим.

Богослов'я осягає істину через Божественне одкровення та віру. Наука займається лише тими явищами, які підтверджуються фактами, тому вона ніколи не зможе ні довести, ні спростувати ці концепції.

3. Довільне зародження (життя постійно виникає з неживої речовини).

Ця теорія була поширена в стародавньому Китаї, Вавилоні та Єгипті і виступала як альтернатива креаціонізму, з яким співіснувала упродовж певного часу. Аристотель не лише дотримався цієї теорії, але й розвинув її, поєднавши всі організми в сходинок природи. Згідно з Аристотелем, певні частки речовини

містять активне начало, яке за відповідних умов започатковує живі організми. Види живих організмів між собою жодним чином не пов'язані, кожний виникає сам по собі і розвивається незалежно від інших. При цьому еволюційно розвинені види виникли дуже давно і мали багато часу для досягнення високих еволюційних щаблів, а примітивні форми (у першу чергу бактерії) тільки-но виникли і знаходяться лише на початковому етапі свого розвитку. Після поширення християнства ця теорія відійшла на другий план, хоча мала своїх прихильників ще й у XVII столітті. Так, Ван Гельмонт (1577–1644) за три тижні „створив” мишей за допомогою темної шафи, брудної білизни та жмені пшениці. Але подальші досліді (Реді, Левенгук, Спаланцані) піддали сумніву теорію спонтанного зародження. Остаточно спростував її Луї Пастер, який експериментально довів справедливність теорії біогенезу (життя може виникнути лише з попереднього життя). В останньому випадку виникає нове запитання: а звідки ж узвезя перший організм?

4. Теорія панспермії (життя занесене на нашу планету ззовні). Ця теорія не пропонує ніякого механізму для пояснення початкового виникнення життя, переносачи саму проблему його походження в інше місце – за межі Землі. Відповідно до цієї теорії життя могло виникати кілька разів у різні часи в різних місцях Всесвіту. Одним із підтверджень цієї теорії можна вважати виявлення в останній час органічних сполук на метеоритах та кометах. Саме ці речовини вважаються „насінням”, з якого й розвинулося життя на Землі. Існують і інші, більш екстравагантні гіпотези цієї групи.

Згідно з поглядами Хохла та Вікрамасингха, космічний пил є сумішшю целюлози та інших органічних полімерів і навіть мікроорганізмів. Під час формування нових зірок більшість мікроорганізмів гине через невідповідність умов для їх існування, але живі мікроорганізми разом з метеоритами та кометами можуть заноситись на планети. Експериментально підтверджено, що спори деяких бактерій здатні існувати в міжкосмічному просторі навіть упродовж 45 млн років, що вважається достатнім для досягнення нових планет.

Згідно з гіпотезою В.І. Гольдманського, при температурах, близьких до абсолютного нуля, правило Арренуса не спрацює, і під впливом ультрафіолетового випромінювання в космічному просторі утворюються біополімери, у тому числі такі складні молекули, як білки. Підраховано, що при проходженні Землі через космічну пилову хмару впродовж 1–10 млн років на її поверхні могло осісти 10–100 млрд тонн органічної речови-

ни (такі цифри перевищують обсяги сучасної біомаси нашої планети). Другим етапом розвитку життя було порушення дзеркальної симетрії та формування хірального чистого середовища (ліві амінокислоти та праві цукри). Третім етапом було формування полінуклеотидів, що створює передумови для формування самореплікації та подальшого підтримання хоральної чистоти.

Найцікавішим варіантом у цій групі можна вважати теорію інопланетного експерименту. Життя на Землі (можливо, й саму планету) створили істоти, які більш розвинені за нас, постійно контролюють здійснення процесів розвитку та періодично втручаються в загальний хід історії (Віблійю ж у цьому випадку пропонується розглядати як літопис спілкування людей з інопланетянами).

5. Біохімічна еволюція – життя виникло внаслідок процесів, які підпорядковані фізичним та хімічним законам.

Згідно з теорією І.О. Опаріна (1923), атмосфера первинної Землі була відновною, а не окиснювальною, як у наш час. У подібних умовах органічні сполуки могли утворюватися з простіших речовин під впливом інтенсивної сонячної радіації (у першу чергу – ультрафіолетової частини спектру) через відсутність на той час озонового шару. Поступове накопичення органічної речовини в океані в решті-решт сприяло формуванню первинного бульйону, з якого поступово й виникло життя. У подальшому експериментально було доведено, що органічні речовини створюються значно легше у відновному середовищі, ніж у присутності кисню. Підтверджено було також можливість отримання амінокислот та інших низькомолекулярних органічних сполук з неорганічних елементів з їх подальшою полімеризацією. Наступним етапом розвитку життя вважається поєднання здатності нуклеотидів до самовідтворення з каталітичною активністю поліпептидів, що після формування первинної клітинної оболонки призвело до появи найпростішого організму, який живився первинним бульйоном.

У цій теорії слабким місцем є необхідність високої концентрації органічної речовини в первинному водіймищі для виникнення коацерватів або інших добіологічних утворень. Протидіяючи утворенню подібного бульйону могло кілька факторів: сонячна радіація не лише сприяла створенню органічних речовин, але й їх розпаду; органіка може відфільтровуватись в підземні води, осідати в намуляннях та виноситись на берег.

Згодом було висунуто гіпотезу про вирішальне значення у виникненні життя мулких часток глини. Глина – це тонкодисперсна фракція осадових порід, на окремих частках якої



Рис. 17.1. Зліпок мережі трубок, витравлений у поверхні лужного польового шпату. Вважається, що саме в них і могло виникнути життя (за І. Парсонсом, Р. Мартіном, Дж. Смітом із Я.М. Данько, 2001)

виникають складні органімінеральні комплекси. Специфічна структура цих комплексів зумовлює відповідну адсорбцію амінокіслот і ліпідів частками глини. Таким чином виникає примітивний код, якому підпорядковується абіогенний синтез поліпептидів та утворюються добіологічні системи.

У подальшому з'ясувалося, що глини зовсім не підходять для цієї ролі, оскільки концентрують переважно воду та іонні компоненти. Тому перевагу як біохімічним адсорбентам та каталізаторам віддають сьогодні лужним польовим шпатам, які внаслідок вивірювання мають мікропористу поверхню й були досить поширені на поверхні Землі понад 3,5 млрд років тому (рис. 17.1). Пори шпатів могли захоплювати органічні речовини і перетворюватись на каталітичні мікрореактори, захищені від ультрафіолету та інших негативних впливів, сприяючи концентрації органіки та здійсненню добіологічної еволюції. Але поки що найменш ґрунтовно розроблено сам перехід від коацерватної краплини (або інших добіологічних утворень) до найпростішого організму.

17.3. Геохронологія життя

Учені припускають, що за часів виникнення Землі (близько 4 600 млн років тому) температура її поверхні була досить високою й сягала 4000–8000 °С. Згодом планета охолола, тугоплавкі метали та вуглець конденсувалися, й утворилася земна кора, яка була тоді голою й нерівною через вулканічну активність та постійні зсуви. Сьогодні більшість вчених вважає, що атмосфера но-океанічна система Землі на той час мала інший склад: легкі гази (водень, кисень, гелій, азот та аргон) залишали атмосферу через недостатньо сильне гравітаційне поле, яке не могло їх утримувати; в атмосфері були наявні аміак, вуглекислий газ та

метан. Доки температура кори не впала нижче 100 °С, вода знаходилася у вигляді пари. Після цього поблизу полюсів почалася конденсація первісних океанів, поверхня планети почала зазнавати під впливу сонячної радіації, пішли перші процеси осадо-накопичення.

Таблиця 17.1. Геохронологічна періодизація (за різними авторами)

Еон	Ера	Період	Епоха	Початок, млн років	
Фанерозой (тривалість 570 ± 20 млн років)	Кайнозойська	Четвертинний (антропоген)	Голоцен	0,01	
			Плейстоцен	Близько 2	
		Неоген	Пліоцен	5,1 ± 1	
			Міоцен	25 ± 2	
			Олігоцен	38 ± 2	
		Палеоцен	Еоцен	54 ± 2	
			Палеоцен	66 ± 3	
		Мезозойська	Крейда	Пізня	97,5
				Рання	137 ± 5
				Пізня	163
			Юра	Середня	188
				Рання	195 ± 5
			Триас	Пізній	230
				Середній	245
			Палеозойська	Перм	Рання
Пізня	258				
Карбон	Рання			285 ± 10	
	Пізня	295			
Девон	Середній	Рання	320		
		Середній	350 ± 10		
		Пізній	374		
		Середній	387		
		Рання	405 ± 10		
	Силур	Пізній	421		
		Рання	440 ± 10		
	Ордовик	Пізній	450		
		Середній	478		
		Рання	500 ± 15		
Кембрій	Пізній	Середній	525		
		Рання	540		
	Рання	570 ± 20			
Протерозойська	Венд	Верхній	650–690 ± 20		
		Середній	1000 ± 50		
	Рифей	Середній	1350 ± 20		
Архейська	Карелій	Верхній	1650 ± 50		
		Середній	2500 ± 50		
	-	-	Понад 3500		

Охолодження Землі та добіологічна еволюція тривали понад один мільярд років. Усю історію розвитку Землі поділяють на великі проміжки часу – еони, ери, періоди, епохи та віки, виділення яких пов'язане з геолого-кліматичними подіями на нашій планеті (табл. 17.1). Зміни біотичного середовища (формування материків та Світового океану, горотворні процеси, зміна клімату тощо) впливали й на еволюцію органічного світу.

Хід еволюції життя на планеті поділяють на два великі еони – криптозой та фанерозой. Незважаючи на те що криптозой за своєю тривалістю перевищує фанерозой у чотири рази, викопні рештки цього періоду вивчені значно гірше, оскільки живі організми того часу були переважно малих розмірів, без твердого скелету й погано збереглися. Відкладення фанерозою вивчені докладно, особливо континентальні відкладення.

КРИПТОЗОЙ

Криптозой (ще його називають докембрієм) містить найдавніші задокументовані ери.

Архейська ера (почалася понад 3500 млн років тому).

Характеризується активною вулканічною діяльністю і відсутністю викопних решток. У цей час триває творення земної кори (упродовж всього архею вона характеризується ще високими температурами, повсюдною рухливістю та складними платформними змінами), формуються ядра всіх найдавніших платформ. Атмосфері того часу більшiсть учених вважає безкисневою (вміст вільного кисню не перевищував 1% від сучасного рівня).

Первісний Світовий океан за своїми обсягами був у десять разів менший від сучасного і поповнювався за рахунок дегазації глибинних надр планети. Океан відрізнявся за хімічним складом від сучасного при збереженні загальної солоності на одному рівні; сольовий вміст формувалася внаслідок розчинення у воді газів та руйнування гірських порід.

Вважається, що в пізньому археї (рештки будь-яких організмів у древніх шарах невідомі) на дні невеликих водоймищ могли виникнути *протобіонти* – перші примітивні живі організми, які були первинно гетеротрофами й живились органічними сполуками первинного бульйону, накопиченими під час добіологічного розвитку планети. З появою більш складних біологічних систем деякі з них почали використовувати сонячну енер-

гію для синтезу нових клітинних матеріалів, що призвело до формування автотрофності (з такою послідовністю подій погоджуються не всі вчені, про що докладніше далі). У той же час, згідно з деякими палеонтологічними знахідками, виникнення фотосинтезу датується приблизно 4 млрд років тому, а формування гетеротрофів – ще більш ранніми строками, що відсуває час появи життя на нашій планеті практично до моменту її формування як небесного тіла.

Протерозойська ера (почалась близько 2500 млн років тому).

Тривала довше за інші – майже два мільярди років; характеризується ерозійними процесами на необмежених просторах, інтенсивним осадкотворенням, пізньо вулканічною діяльністю та багаторазовими зледеніннями. Протерозой складається з двох періодів – карелія та рифея.

У **карелії** (близько 2500 млн років тому) охолоджена земна кора почала розколюватися, унаслідок чого виокремлюються області платформ та геосинклиналей (прогинів) – формуються давні платформи. Термічний режим земної кори та її рухливість порівняно з археем знизилась, почалася тектонічна стабілізація. У цей час відбувається один із найважливіших ароморфозів в еволюції життя – з'являються справжні рослини (синьо-зелені водорості), які поряд з бактеріями та амебоподібними організмами були панівними мешканцями водойм того часу.

У **рифей** (близько 1650 млн років тому) відбулося кілька тектоно-магматичних епох, упродовж яких сформувалася западина Тихого океану й сталося виокремлення платформ Північної півкулі та південного суперконтиненту Гондвана. У світі живих організмів відбуваються дві найважливіші події: з'являються еукаріоти та багатоклітинні організми.

З появою еукаріотичних форм виникає необхідність у процесі точної передачі спадкової інформації, унаслідок чого виникають мітоз, мейоз та стагеве розмноження. Зародження багатоклітинності сприяло урізноманітненню існуючих життєвих форм, що підвищило стабільність екосистем, а також зумовило зникнення безсмертя. З появою вільного кисню фотосинтетичного походження розпочалася перебудова складу атмосфери і гідросфери, посилилися процеси вивітрювання і ґрунтоутворення. Окиснення аміаку призвело до утворення молекулярного азоту і викликало суттєву зміну хімічного складу атмосфери. Окиснення метану й оксиду вуглецю збагачує морську воду карбонатами, а сірчаних сполук – сульфатами (хімічний склад наближається до сучасного).

Фанерозой (від грец. *фанерос* – помітний, явний, відкритий, та *зоє* – життя) – еон явного життя з гарним зберіганням слідів останнього.

Палеозой (570 млн років тому). Найважливішою подією цієї ери можна вважати вихід живих організмів на суходіл, що прискорило загальний хід еволюції органічного світу. Значний вплив на цей процес справили суперконтиненти (Пангея, Гондвана, Лавразія) та їх перетворення.

Кембрій (570 млн років тому). На початку періоду відбувалася загальна трансгресія моря (рівень океану піднявся на 140 м), а всередині його стався певний відступ води (регресія). Різких температурних відмінностей між полярними та екваторіальними територіями в цей час не існувало – загальна температура сягала 20–28 °С.

У рослинному світі відбувається поширення синьозелених, вапнякових, золотистих та частково зелених водоростей. Цей та два наступні періоди вважають часом водоростей.

На зміну вендській фауни приходять тварини зі скелетом, черепашками та панцирами. Появляються набуття покровних оболонок безхребетними тваринами різних систематичних груп появою в них здатності до мінералізації (раніше цьому заважав високий вміст у воді вуглекислого газу, хлору й аміаку, які розчиняли мінеральні компоненти). Особливого розвитку в цей час набувають трилобітоподібні (підтип морських членистоногих), з'являються і вимірають археоціати (схожі на губки рифотворні тварини з вапняковим скелетом), відбувається поява форамініфер, губок, коралів, двостулкових та червононогих моллюсків, хіолітів (група вимерлих тварин, близьких за своєю організацією до моллюсків) та брахіопод (плечоногих) з хітиновим скелетом. На думку окремих фахівців, у цей період з'являються й перші хребетні. У кембрії стався “вибух” видоутворення, але значна кількість форм так само швидко зникла.

Ордовик (500 млн років тому). Його перша половина позначена однією з найбільших у протерозой трансгресією моря (загалом було затоплено майже половину сучасних континентів). Підвищення відносної площі океану зумовило загальне пом'якшення (гумідизацію) клімату на Землі. Але наприкінці періоду рівень океану значно знизився, що посилює аридизацію (континентальність) клімату, звужився тропічний пояс, утворилися

вважається, що рифей був часом надзвичайного розвитку синьозелених водоростей, оскільки саме на цей період припадає їх надзвичайне систематичне урізноманітнення. Згодом (на межі з вендом) відбувається значне скорочення як чисельності, так і розмірності цих форм через невитримування конкуренції з еукаріотами. Докладніше про розвиток тваринного світу, на жаль, поки що говорити складно через нестачу фактичного матеріалу.

Венд (близько 650 млн років тому).

У вчених виникає багато суперечок щодо виділення цієї ери (дехто вважає її останнім періодом протерозоя). Характеризувався вона значними обсягами суші та великою вулканічною активністю.

На початку венду мало місце значне зледеніння, яке передувало значній перебудові органічного світу (різко знизився рівень Світового океану, підвищилася його солоність). Згодом почалася вендська морська трансгресія (наступ моря на сушу), що створило більш сприятливі умови для розвитку організмів, викликавши еволюційний “вибух” різноманітних форм органічного світу.

Незначна диференційованість рельєфу земної поверхні та наявність великої кількості вуглекислоти в атмосфері сприяли розвитку спекотного та досить вологого клімату на більшій частині планети. На безжиттєвій суші панував пустельний ландшафт. У рослинному світі відбувається активний розвиток водоростей, з'являються гриби (актиноміцети). Особливого розвитку набувають бентосні багатоклітинні водорості, численним був і дрібний фітопланктон.

На відміну від попередніх періодів у цей час активно розвивається тваринний світ, причому більшість груп з'являється начебто раптово, що може пояснюватися виключно надзвичайними екологічними перебудовами клімату. Незважаючи на значне різноманіття систематичних категорій високого рангу, у більшості груп ще не було значного видового багатства.

Для вендської фауни найбільш характерні безскелетні форми (у викопних залишках немає форм з добре вираженим скелетом) – з'являються радіолярії, губки, кишковопорожнинні, анеліди, безчерепашкові моллюски та голкошкіри, а також перші членистоногі. Учені пояснюють добре збереження решток тварин без скелетних утворень відсутністю або незначною роллю труподів та інших деструкторів у біосфері того часу. Таким чином, уже наприкінці криптозою існували майже всі типи тварин.

численні льодовики й температурні перепади між полярними та екваторіальними поясами.

У рослинному світі переважали синьозелені, зелені, золотисті, евгленові та деякі інші водорості. Припускається, що в цьому періоді вже виникли вищі рослини (знайдено спори примітивні риніофіти), які ще не мали великого значення в біосфері того часу.

У тваринному світі найбільш важливою подією слід вважати появу граптолітів (представники геміхордових), морських іжаків з голкошкірих, головоногих молюсків, багатьох інших форм безхребетних, а також перших хребетних – безщелепних (теміцекласіс, хораспіс та ін.).

Силур (440 млн років). Клімат періоду багато в чому був схожий на ордовик, але середня температура підвищувалася (наприкінці періоду – до 18–22 °С), унаслідок чого розтанули долинні льодовики й з'явилися теплолюбні асоціації біоти. Коонтиненти мали слабо розчленований рельєф, великі гірські системи були відсутні. Північні материки почали об'єднуватись і зміцуватись на південь.

В органічному світі відбуваються суттєві перебудови палеоекосистем. У морському середовищі надзвичайно поширюються водорості, зокрема багрянки та бурі. Саме в цей час вищі рослини виходять на суходіл (спочатку формуються риніофіти, а згодом – плавуноподібні). Найдавнішим представником цієї рослиності вважається куксонія (клас риніофіти).

Серед безхребетних найбільшого розмаїття досягають рифотворні корали – табуляти і ругози, ракоподібні з двостулковою раковиною – остракоди та великі морські членистоногі завдовжки до 2 метрів – ракоскорпіони, або гігантські щитні. Перші безхребетні виходять на суходіл (вважається, що в той час материки ще не були опановані хребетними тваринами). У цей період з'являються в невеликій кількості перші панцирні риби (птераспіс).

Девон (405 млн років тому). Триває інтенсивний розвиток суші і скорочення площі океану (особливо зменшилася акваторія внутрішньоконтинентальних морів). Розвиток суходолю супроводжувався значними розколами та вулканічними виливами. Клімат періоду характеризується як тропічний та екваторіальний. Середні глобальні температури сягали 24 °С (максимальні – 28 °С – у середньому девоні), що пояснюється розташуванням континентів у низьких і середніх широтах, великою кількістю епіконтинентальних морських басейнів та значним вмістом вуглекислого газу в атмосфері.

У ранньому девоні з ринієвих рослин виникають зостерові (наквододні рослини), але починаючи з середнього девону трапляється псилофітова рослинність починає змінюватися на перші ліси з плавуноподібних, хвощеподібних та папоротеподібних. Вважається, що швидке розселення вищих насінних рослин (насіневі папороті, прогімносперми – проміжні форми між споровими та голонасінними) в девоні відбулося завдяки високому вмісту водяної пари в повітрі і рясним опадам, що зблизило умови існування у водному середовищі й приморських низин. Надзвичайний розвиток рослинного покриву переважно в прибережних регіонах сприяв насиченню повітря киснем (вважається, що його рівень вже практично досяг сучасного).

У цілому девон вважається “віком риб”: водночас існували панцирні, хрящові та кісткові риби. Широкого розвитку набувають головоногі молюски (наутилуси та амоніти), панцирні риби (птераспіс, кокстеус, птерихтіс), з'являються кистепері риби, які дають початок першим земноводним – стегоцефалам (відбувається вихід хребетних на суходіл). На суші виникають скорпіони, кліщі, багатоніжки, колемболі, бабки. Починають вимирати граптоліти та стародавні щупальцеві, наприкінці періоду вимерли всі безщелепні (еволюційний шлях класу круглоротих поки що залишається багатим в чому загадковим).

Карбон, або **кам'яновугільний період** (350 млн років тому), у якому виділяють дві епохи: нижній (*міссісіпій*) та верхній (*пенсільваній*) карбони. На початку карбону відбулося зіткнення Гондвани з північними материками, унаслідок чого утворилася Пангея, що можна вважати головною подією цього періоду. Сталася дві фізичні трансгресії та регресії, а наприкінці карбону значна частина суходолю вкрилася болотами. Перетворення континентів призвело до суттєвих змін кліматичних умов. Відбуваються значні похолодання, з'являється виразна кліматична зональність, унаслідок чого в Гондвані мало місце покриття й гірське зледеніння.

Карбон вважається періодом виключного розвитку рослинного життя. Ліси були утворені каламітами (гігантськими хвощовими), лепідодендронами, сигіляріями (деревоподібними плавунами) тощо. Активно розвиваються насінні рослини – спочатку насінні папороті, голонасінні кордаїти, а наприкінці періоду – хвойні. Наприкінці карбону в Південній півкулі через суттєве похолодання в рослинному світі переважали низькорослі кущисті та трав'янисті форми.

З безхребетних тварин широкого розповсюдження набувають великі форамініфери (фузуліни). Виникають перші

белемніти, численні павуки, таргани та літаючі комахи (гігантські бабки, прямокрилі, рівнокрилі). Хрищові та кісткові риби стають переважачими формами в морському середовищі, а на суходолі значного розвитку досягають стегоцефали. У Південній, більш прохолодній півкулі виникають перші примітивні рептилії (котилозаври). У цей період зникають граптоліти, тенітакуліти, панцирні риби та деякі інші організми.

Перм (285 млн років тому). Період починався значною регресією моря, що викликало тривалу засушливу епоху, яка продовжувалася навіть у тріасі. Упродовж всього періоду Пангея розташовувалася від південного полюса до північного. У південній половині (Гондвана) все ще поширювалося зледеніння, насідки якого залишилися не лише в Антарктиді, але й в Африці, Індостані, Австралії та Південній Америці.

На початку періоду рослинний покрив нагадував кам'яновугільний, але краще простежувалися його зональні зміни. Різка зміна клімату (у напрямку аридизації) викликала масове вимирання спорних рослин, особливо в Лавразії (утворили поклади кам'яного вугілля), і значне поширення голонасінних — хвойних, саговникових та гінкгових.

У морському середовищі розвиваються фузуліни, плечоногі, головоногі та акули; на суходолі поширюються комахи (виникають сігчастокрилі, прямокрилі, жуки тощо). У південній частині переважають рептилії (мезозаври, баграхозаври, терапсиди, лепідозаври та деякі інші), а в північній — стегоцефали. Наприкінці пермі вимирають трилобіти, ракоскорпіони, рипідисті, зменшується значення таких поширених раніше форм, як голкошкірі, табуляти, ругози, майже повністю вимирають стегоцефали. Зникає багато життєвих форм, які були найважливішими представниками палеозойської ери.

Мезозой (230 млн років тому) — епоха рептилій. Її вважають перехідною від пізньопалеозойської біоти (переважала на початку ери) до кайнозойської, яка починає формуватись в останньому періоді. Упродовж усього часу відбувався розпад суперконтиненту Пангея, спочатку — на Гондвану та Лавразію, а потім на сучасні материки. Рептилії в цій епосі були панівними формами на суходолі, у воді й повітрі.

Тріас (230 млн років тому). Початок тріасу відзначався досить засушливим кліматом, що зумовлювалося підвищенням материків, а в другій половині мала місце трансгресія моря та остаточний поділ Пангеї на Гондвану та Лавразію. Ці масштабні тектонічні процеси супроводжувались інтенсивною вулканічною діяльністю.

нічною діяльністю. Клімат поступово стає ариднішим (прохолоднішим та сухим).

Триває зміна флористичного складу суші, а також морської й суходільної фауни. Вимирають насінні папороті, а з голонасінних широко розповсюджуються цикадові, гінкгові, бенетитові та хвойні.

Широкого розвитку набувають шестипроменеві корали, двостулкові молоски, амоніти, морські іжаки. Зникають палеозойські акули та кістепері, але нагомість виникають перші плезіозаври та іхтіозаври. Наприкінці періоду з'являються перші костисті риби. На суходолі обох півкуль вимирає більшість стародавніх стегоцефалів — починається панування рептилій (виникають черепахи, примітивні динозаври, крокодили та птерозаври). З'являються перші справжні ссавці (дрібні, неспеціалізовані першозвіри та сумчасті). Суттєво збагачується й фауна комах: поширюються двокрилі, перетинчастокрилі, лускокрилі та деякі інші.

Юра (195 млн років тому). У юрському періоді Гондвана, яка проіснувала як єдиний материк понад 350 млн років, починає ділитися на чотири великі фрагменти: Індостан, Антарктиду з Австралією, Південну Америку та Африку з Аравією. Саме ці процеси привели до формування Індійського океану, а пізніше, після розходження Африки та Південної Америки, почалося утворення Атлантичного океану. Окреслилися дві фази Альпійського гороутворення, почалося відокремлення Північної Америки від Європи (значну частину цих континентів було вкрито мілководними морями).

У рослинному світі цього періоду основною подією була поява покритонасінних рослин (згідно з сучасними концепціями, формування цієї групи слід датувати значно ранішим часом). Проте панівними формами цього періоду лишилися різноманітні папороті та голонасінні (саговникові, гінкгові, бенетитові, цикадові, хвойні тощо).

У морській фауні змінювався видовий склад амонітів, коралів, ракоподібних. Широкого розповсюдження набули белемніти, голкошкірі, іхтіозаври та плезіозаври. Розквіт рептилій відбувався у водному і повітряному середовищі, а також на суходолі. Найвідомішою групою стали динозаври, яких (нині відомо близько 600 видів) розподілили на два ряди: ящеротазових та птахотазових. Деякі з них, переважно рослиноїдні, сягали величезних розмірів — до 30 м завдовжки і вагою понад 30 тонн. У небі панували птеродактилі, рамфоринги, деякі з розмахом крил до 15 м. Ссавці за своєю організацією майже не змінилися, з'являються первісні птахи, або ящерохвости (археоптерикс).

Крейда (137 млн років тому). Упродовж цього періоду Гондвана остаточно розділилася і сформувалася південна частина Атлантичного океану. Починається розходження Північної Америки та Європи. Ці події призводять до скорочення площі океанів Тетис та Тихий і до зростання акваторій Індійського та Атлантичного океанів. Відбувається активне гороутворення (формуються Анди, Альпи, Гімалаї та інші гірські системи).

У рослинному світі покритонасінні (магнолієві, лаврові, планові, деякі бобові, букові, вербові, шовковицеві, з однодольних – пальми, деякі злаки та значна кількість інших форм) починають витісняти голонасінних. Наприкінці крейди зникають бенетитові, кейтонієві, більшість гімкгових та інші групи.

Рептилії ще знаходяться на стадії свого розквіту: саме в цей період з'являються такі сучасні форми, як змії, ящірки, справжні черепахи. Наприкінці періоду з'являються справжні птахи (гелсперорніси, іхтіорніси, а пізніше – й беззубі форми) та плацентарні ссавці (комахоїдні та перші кондилартри). Значна частина груп (амоніти, белемніти, моллюски-рудісти, переважна більшість динозаврів) починає практично безслідно вимирати (так зване велике мезозойське вимирання, під час якого зникає майже 2/3 видів біоти).

Кайнозой (майже 66 млн років тому). Упродовж цієї ери сформувалися материки в сучасному вигляді. На зміну динозаврам у водному просторі приходять справжні костисті риби, у повітрі – птахи, а на суходолі – ссавці.

Третинний період (пізніше було виділено дві епохи, які інколи піднімають до рівня періодів).

Палеоцен (66 млн років тому). У цій епосі виділяють три віки (*палеоцен*, *еоцен* та *олігоцен*). Період у цілому характеризується інтенсивними горотворними процесами (формуються основні хребти багатьох гір Євразії), виникають розломи рифтових зон східної Африки, завершується утворення північної Атлантики.

Рослинний світ зберігає тенденції розвитку, які почалися наприкінці мезозою, квіткові стають панівними формами. Важливим є формування відповідної кліматичним особливостям зональності флористичного складу. Через суттєве погіршення клімату в олігоцені (значне похолодання й аридизація) відбулося поступове зменшення лісових масивів і формування відкритих ландшафтів степового типу. Ліси з вічнозелених рослин (мирги, лаври, фікуси, деякі пальми тощо) починають замінюватися на листопадні.

Події цієї епохи призвели до остаточного вимирання представників багатьох систематичних груп: безслідно зникають амоніти й белемніти, більшість мезозойських рептилій, змієподібні та панцирнікоподібні з риб. Починається активна еволюція двостулкових та червоногих моллюсків, справжніх костистих риб, типових птахів та ссавців; відбувається швидка еволюція комах (особливо перетинчастокрилих та лускокрилих), яка зумовлює споріднену еволюцію комах-запилувачів і квіткових рослин. У палеоцені відбувається розквіт примітивних ссавців: хижаків – креодонтів, копитних – кондилартрів, комахоїдних, хоботних, вторинноводних та інших форм. В еоцені до них приєднуються сучасніші форми – коні (спочатку чотирипалі, а потім трипалі), свині, лемури, мавпи. В олігоцені креодонти та кондилартри вмирають, їм на зміну приходять такі форми, як котячі, собачі, бобри, носороги, тапіри, гризуни та інші ссавці.

Неоцен (25 млн років тому). Ця епоха складається з *міоцену* та *пліоцену*. Її особливістю є найбільша засуха на континентах за весь фанерозой. Крім цього, завершується формування гірських систем Альпійської складчастості, Антарктида вкривається кригою, утворюються льодовики в гірських країнах – відбувається загальне похолодання на Землі. Відповідно до цих змін зменшуються площі лісів, збільнюється флора Європи та Північної Америки.

У міоцені палеогенна рослинність (пальми, мирти, лаври та інші вічнозелені види) змінюється на широколистяні ліси, формуються степи. У пліоцені похолодання та посилення континентальності клімату відбуваються ще енергійніше, унаслідок чого виникає така формація, як тайга. Наприкінці епохи всі вибагливі до тепла та вологості форми (ліквідамбар, секвоя, каштан, горіх, граб) практично зникають з помірного поясу, саваностепи змінюються сухими степами. На завершальному етапі пліоцену встановлюється близький до сучасного рослинний покрив.

Саме в цей час фауна Євразії була найрізноманітнішою: комахоїдні, рукокрилі, численні дрібні гризуни, мастодонти, хоботні динотерії, бологяні носороги, справжні антилопи тощо. Унаслідок значного поширення степів формується фауна гіпаріона (страуси, жирафи, антилопи, носороги, верблюди, свині, шаблезубі тигри, гіпаріон – трипалий кінь). Видове різноманіття Північної Америки було біднішим, проте в Південній Америці розвивалися сумчасті, своєрідні копитні, гризуни, широконосі мавпи. Австралія залишалася ізольованою, завдяки чому відбувся подальший розвиток сумчастих (існувало кілька

Розвиток нижчих організмів

незалежних центрів розвитку ссавців). Особливість періоду – розвиток людиноподібних мавп.

Четвертинний період, або **антропоген** (близько 2 млн років тому). Відзначається багаторазовими похолоданнями та потепліннями. Під час похолодання на континентах утворювалися льодовики, через що рівень океану знижувався на 100–150 м (глобальні коливання рівня моря). Усе це викликало подальшу зміну флори і фауни практично на всій планеті. Основний напрямок змін зберігся ще з третинного періоду – південні теплолюбні лісові форми рослин і тварин змінювалися холодолюбними степовими. Через відсутність шляхів для відступу під час зледеніння більшість теплолюбних представників флори зникає – і остання набуває практично сучасного вигляду.

Період льодовиків (*плейстоцен*) характеризувався значними коливаннями температури і клімату в цілому, що спричинялося до відповідних міграцій тварин і рослин, а також до появи нових, специфічних форм (під час В'юрмського зледеніння з'являються мамонти та шерстисті носороги). Фауна північних материків дуже збідніла й набула сучасного вигляду. На цей час припадає антропогенез, який завершується формуванням *Homo sapiens sapiens* (сучасної людини розумної). Останні 10–11 тис. років, так званий післяльодовиковий період (*голоцен*), характеризуються активним впливом людини на довкілля (особливо – останні 400 років).

Органічний світ поділяють на два надцарства – доядерні організми (*Procariota*) та ядерні (*Eucariota*). Перше надцарство включає лише одне царство дроб'янки, що складається з двох підцарств: бактерій та синьо-зелених водоростей. У надцарстві *Eucariota* виділяють три царства: царство Рослин (*Vegetabilia*, або *Plante*), царство Грибів (*Fungi*, або *Mycota*) та царство Тварин (*Animalia*). У вивченні розвитку найдавніших форм життя існує кілька проблем: зародження життя (формування первної живої системи органічних молекул), виникнення еукаріотичних форм та багатоклітинних організмів, поява вірусів.

18.1. Уявлення про добіологічну еволюцію

Органічні речовини синтезувалися абіотичним шляхом в умовах, які існували на Землі понад 3500 млн років тому. Окремі органічні молекули (амінокислоти та нуклеотиди) здатні до об'єднання з утворенням великих полімерів (поліпептидів та полінуклеотидів). Цілком зрозуміло, що перші такі полімери виникли випадково, але потім були здатні впливати на утворення інших полімерів, що пов'язане з принципом компліментарності окремих нуклеотидів і механізмами матричного синтезу, які займають центральне місце в процесах перенесення інформації в біологічних системах.

Протометаболізм – це напевне не відомий набір хімічних реакцій, який призвів урешті-решт до формування біологічно активних макромолекул, серед яких найважливіше значення мали РНК. Нині доведено можливість каталізу рибозимами (каталітичні РНК) різноманітних хімічних процесів, у тому числі й фосфорилування.

У будь-якому процесі копіювання трапляються помилки, які в кінцевому рахунку спричиняються до суттєвого урізноманітнення цих полімерів. У той же час молекули з різною послідовністю своїх складових мають відмінні хімічні властивості, зумовлені їх третинними (унікальними) структурами. Тривимірне укладення полінуклеотида впливає на його стабільність та здатність до реплікації.

Експериментально було доведено, що молекула РНК, яка реплікується, ніби підпадає під дію природного добору: залежно від конкретних умов починає переважати та чи інша послідовність.

Таким чином, молекула РНК має дві важливі ознаки, які є необхідними передумовами еволюційного процесу: інформаційна (закодована в послідовності нуклеотидів генетична інформація, яка передається в процесі реплікації) та функціональна (унікальна структура, яка зумовлює характер взаємодії молекули з її оточенням).

На зазначені властивості спирається теорія так званого РНК-світу, згідно з якою РНК та кофактори склали необхідний набір ферментів для здійснення всіх хімічних реакцій у первинних клітинних структурах. Вважається, що з появою реплікації РНК вперше уможливилось принцип дарвінівської еволюції, що спирається на добір певних молекул. Наслідком такого добілого розвитку стало домінування одного з видів молекул, який оптимально об'єднав здатність до реплікації та стабільність (можливість подібного процесу доведена в лабораторних умовах).

Нуклеїнові кислоти добре пристосовані до зберігання та передачі інформації, а каталітичні мож-

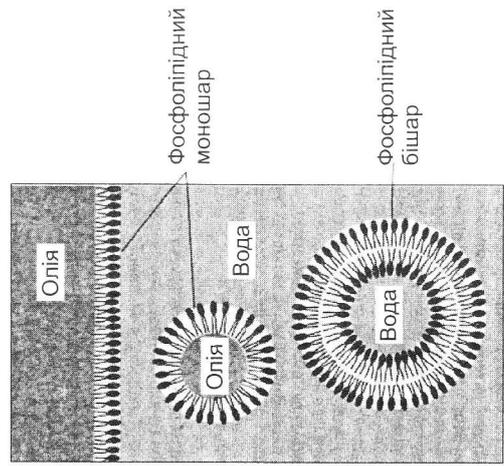


Рис. 18.1. Схема ймовірного утворення фосфоліпідного бішару, який є основою клітинної мембрани (за Б. Албертсом та ін., 1994)

ливості в поліпептидів значно вищі. Тому на певному етапі еволюції виникає генетичний код, за допомогою якого РНК почали спрямовувати первинний синтез білків. Оскільки генетичний код фактично єдиний в усіх живих організмів, то припускається, що всі вони є нащадками однієї примітивної лінії клітин, які випадково розробили ефективний механізм синтезу білка.

Як тільки нуклеїнові кислоти почали кодувати ферменти, що забезпечували безпосередньо їх відтворення, з'явилася потреба в зовнішній мембрані. Відбір молекул РНК за якістю білків, які вони кодували, почався лише після того, як з'явився замкнутий простір, у межах якого зберігалися білки, відтворені цією РНК. Час появи клітинної мембрани (рис. 18.1) точно не відомий, але після її виникнення молекули РНК не лише еволюціонували на основі своєї власної структури, але почали впливати й на ознаки цілої клітини.

Експерименти з абиогенного синтезу показали відносну легкість отримання значної кількості речовин, необхідних для подальшого утворення мембранних структур. Ліпідні півки, які формувалися на поверхні води, при перемішуванні можуть утворювати сферули та бішар унаслідок спонтанної агрегації.

Так виникла примітивна первинна клітина, яка від усіх сучасних клітин відрізнялася тим, що в ній генетична інформація зберігалася не в ДНК, а в РНК. Вважається, що РНК як більш активні молекули першими залучилися до добілого еволюції (можливо, що перші клітини містили значно меншу кількість компонентів навіть порівняно з сучасними мікроплазмами). Процес реплікації та репарації ушкоджень у молекулах ДНК відбувається значно ефективніше, ніж в РНК, тому після вироблення механізму синтезу білка та значного ускладнення клітини більш стабільні та переважно дволанцюгові молекули ДНК взяли на себе функцію збереження інформації. Білки, що синтезуються первинною клітиною, стають основними каталізаторами всіх процесів, а РНК починає виконувати функцію налагодження зв'язку між ДНК та білками.

Однак є певні проблеми щодо можливості існування РНК-світу. Це, по-перше, необхідність великої кількості рибози в добілого еволюції часи для подальшого створення РНК. Складність утворення таких запасів полягає в тому, що з одного боку, тим, що синтезується значна кількість різноманітних вуглеводів, а з іншого — вони є дуже нестійкими й відносно швидко руйнуються (при 25 °С тривалість періоду напіврозпаду рибози не перевищує 300 діб). Вирішити їх намагаються введенням перед-РНК-світу. Претендентами на ймовірний генетичний матеріал в цьому

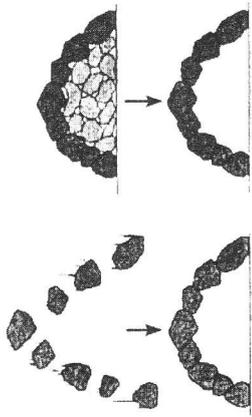


Рис. 18.2. Метафоричне порівняння А.Дж. Кернса – Сміта щодо утворення складної структури шляхом малоймовірних подій (зліва) та формування цієї самої структури на опорі, якою для сучасних організмів могли виступати глини (з Я.М. Данько, 2001)

випадку є пептидні нуклеїнові кислоти. Поки що немає також пояснення механізмів формування цитозину (швидкість його розпаду значно перевищує всі ймовірні механізми синтезу), без якого здійснення механізмів реплікації в сучасних клітинах вважають нереальним. Для зняття цієї проблеми запропоновано кілька теорій, у яких макромолекули мають інші механізми реплікації.

Однією з найцікавіших є гіпотеза неорганічної еволюції А.Дж. Кернса – Сміта, згідно з якою основою для формування життя послужили кристали глини. У певних умовах глинисті частки можуть утворювати своєрідні “кристалічні гени”, здатні до тиражування та реплікації (рис. 18.2). Органічні речовини, поступово взаємодіючи з кристалами та впливаючи на їх форму й ріст, замінили неорганічну основу, а закінчився цей процес повною “відмовою” від глиняного каркасу.

Згідно з сучасними поглядами багатьох фахівців на схему еволюціонування добіологічних структур, низька випромінювальна здатність молодого сонця на початку розвитку Землі зумовлювала наявність на її поверхні суцільних зледенів, через що температура сягала -40°C . Водночас вважається, що такі низькі температури не лише не перешкоджають розвитку життя, а, навпаки, сприяють збереженню різноманітних органічних молекул. Ця концепція дозволяє зняти ще один парадокс: концентрація органіки в “первинному бульйоні” навіть при використанні всього вуглецю Землі не перевищувала б 1%. Процеси виморожування могли сприяти концентруванню органічних речовин до рівня, необхідного для нормального процесу їх полімеризації.

Ще більш екстравагантною є гіпотеза про зародження життя глибоко в надрах – в умовах відсутності доступу сонячного світла та кисню атмосфери, незалежно від інших подій на поверхні. Геохімічна енергія, що виділяється на дні океанів, може забезпечувати незалежне від сонця джерело енергії (сучасні гідротерми існують саме таким чином). Зрозуміло, що подібні умови підходять виключно для розвитку бактерій, але їх розвиток може відбуватись майже без будь-яких обмежень.

18.2. Типи живлення

Живі організми класифікують залежно від джерел енергії та вуглецю, які вони використовують. Для живих істот підходять тільки дві форми енергії – світлова та хімічна. Організми, які синтезують необхідні їм речовини за рахунок енергії світла, називаються **фототрофними**, а ті, яким для цього потрібна хімічна енергія, – **хемотрофними**. Щодо джерел вуглецю, то організми, які використовують для життєвих потреб неорганічний вуглець (CO_2), називаються **автотрофними**, а форми, що потребують вуглець лише органічного походження, – **гетеротрофними**. Враховуючи обидві найважливіші потреби живих організмів, останні можна поділити на чотири групи:

- 1) **фотоавтотрофи**: усі зелені рослини, синьозелені водорості, зелені та пурпурні сіркобактерії;
- 2) **фотогетеротрофи**: нечисленна група – деякі пурпурні несіркові бактерії;
- 3) **хемоавтотрофи**: деякі бактерії, які беруть участь у кругообігу азоту тощо;
- 4) **хемогетеротрофи**: усі тварини та гриби, більшість бактерій, деякі паразитичні квіткові рослини (повитиця, омела).

Найважливішими та численними групами вважають фототрофів (зелені рослини) та хемогетеротрофів (тварини й гриби). Саме вони утворюють біотичний кругообіг речовин, який є передумовою існування біосфери.

Сьогодні вважається, що первинні реакції фотосинтезу, зокрема фотоліз води та абиогенний синтез органічних сполук із вуглекислого газу, за допомогою сонячної енергії могли здійснюватися і в добіологічний період (можливість подібного явища експериментально доведена).

На цьому етапі були відсутні проміжні цикли – фосфорилування, цикл Кальвіна тощо, притаманні лише живим клітинам. З появою перших фотосинтезуючих організмів цей процес набуває ендонергетичного характеру, що полягає в поглинанні енергії ззовні.

На ранніх етапах еволюції засвоєння енергії та карбоксилювання здійснювалися незалежно один від одного у багато способів.

Традиційно вважається, що хемосинтез передував фотосинтезу (припущення ґрунтується на відсутності кисню в первинній атмосфері Землі). Проте нині встановлено, що в хемосинтетиків процес дихання відбувається за циклом Кребса, як у тварин та рослин. У безкисневому середовищі останній не має сенсу, отже, імовірно, фотосинтез виник паралельно.

Інші погляди відкидають класичну гіпотезу й кладуть в основу організації життя автотрофність і початкове переважаання метаболізму над реплікацією. Так, за гіпотезою Г. Вехтершойзера, формування первинних органічних речовин відбувалося в умовах анаеробного, досить гарячого водного середовища (щось на зразок сучасних гейзерів). Джерелом енергії для цих організмів передбачається реакція утворення піриту:



Важливим моментом цієї теорії є також здатність кристалів піриту зв'язувати органічні сполуки, завдяки чому відповідні реакції могли відбуватися не в розчині, а на поверхні цих кристалів, де утворювалася поверхнева реакційна система (поверхневий метаболізм). Виокремлення на поверхні ліпідів могло сформувати перші передмембранні структури. Подальший напрямок еволюції призвів до вилучення піритного кристалу й переходу до справжньої клітини. Складним питанням теорії є перехід до першого автокаталітичного циклу (передбачається, що першим міг виникнути відповідний цикл лимонної кислоти).

Таким чином, на першому етапі формування життя з'являється метаболізм на поверхні піриту, а лише згодом виникає генетичний апарат. Передбачається, що формування генетичних механізмів спочатку спиралося не на РНК та ДНК, а на так звані "трибонуклеїнові кислоти". При цьому синтетичний автокаталітичний цикл мав внутрішню тенденцію до еволюції з ускладненням та відповідним розширенням реакційних можливостей.

У перших фотосинтезуючих організмів фотосинтез здійснювався лише за допомогою фотосистеми I, де найважливішу роль відігравав хлорофіл А. Пізніше під впливом природного добору, фотосинтетичний апарат постійно ускладнювався. Хлорофі-

ли В, С, D, E, фікоціаніни та фікоеритрини, що виникли згодом, стали головними компонентами фотосистеми II, яка поліпшила ефективність фотосинтезу. Суттєві зміни в еволюції фотосинтетичного апарата почали відбуватися після формування хлоропластів, які забезпечили просторове розмежування реакцій обміну речовин всередині клітини.

Гетеротрофний тип живлення також пройшов великий шлях еволюції. Поглинання органічних речовин – це не пасивний, а фізіологічно активний процес, еволюція якого почалася ще в прокаріотів. У перших живих систем не було необхідності в метаболічних реакціях: вони могли жити й рости за рахунок первинного бульйону. Згодом через вичерпування його запасів усе більшого поширення набували організми, які виробляли ферменти для утворення органічних молекул, а не лише вживали їх у готовому вигляді. На цьому етапі еволюції як у тварин, так і в рослин виникає потреба в створенні з засвоєної або синтезованої органіки всіх необхідних для життєдіяльності сполук, таболічні шляхи в своїй основі властиві всім живим істотам і мають дуже схожі реакції та ферменти, які їх каналізують. Ферменти також еволюціонували разом з організмами, але їх основна функція при цьому практично не змінювалася.

Еволюція всіх типів живлення пішла значно ефективніше після ускладнення організмів, тобто після формування багатоклітинності.

18.3. Три ароморфози протерозою

Протерозойську еру можна вважати одним із найважливіших етапів загальної еволюції організмів, оскільки в ній відбуваються три глобальні ароморфні перетворення, які мали суттєвий вплив на подальший розвиток життя на Землі. Сталися ці ароморфози практично одночасно, тому розмова про них піде в одному розділі.

Першою надзвичайно важливою подією можна вважати появу еукаріотичної клітини.

Бактерії – найпростіші дрібні організми, які здатні розмножуватися шляхом простого поділу на два. У природі вони займають всі екологічні ніші, що пояснюється значним

різноманітням їх біохімічного складу. Вважається, що з переходом від відновлювальної атмосфери до окиснювальної (накопичення O_2), первинні анаеробні форми перестають відігравати помітну роль у розвитку біосфери (на відміну від аеробних). Вільний кисень, який взаємодіє з більшістю компонентів цитоплазми, був токсичним для анаеробів. Проте завдяки його високій реакційній здатності аероби отримують значно ефективніше джерело хімічної енергії.

Подолання цієї проблеми могло відбутися двома шляхами – перехід до анаеробних умов існування або формування аеробних організмів. Нині процес дихання виступає основним окиснювальним шляхом переважної більшості організмів. Одним із найважливіших виявів пристосування до аеробних умов існування стає формування еукаріотичної клітини, яка набуває більшої стабільності порівняно з прокаріотами.

Існують дві принципово протилежні теорії походження еукаріотичних організмів: симбіогенезу та несимбіотичного зародження – шляхом виокремлення клітинних структур із протоплазми прокаріотичної клітини. Теорія симбіогенезу, яку запропонував К.С. Мережковський у 1905 році, є найбільш логічним поясненням виникнення такого складного утворення, як еукаріотична клітина.

Припускається, що еукаріоти сформувалися внаслідок симбіозу анаеробної прокаріотичної клітини амебоїдного типу та аеробних бактерій (останні дають початок мітохондріям). Без мітохондрій клітини тварин та грибів були б облігатними анаеробами і цілком залежали б від малоєфективного процесу гліколізу. З набуттям мітохондрій плазматична мембрана клітини передає їм енергетичну функцію, а сама починає виконувати нові – контроль роль проходження іонів тощо, чого немає в прокаріотів. Саме поява мітохондрій надає клітинам ефективне джерело енергії.

Можливість симбіотичного походження мітохондрій підтверджується наявністю деяких сучасних анаеробних форм (амеби на зразок *Pelomixa palustris*), які не мають своїх мітохондрій, а окиснювальний метаболізм здійснюють завдяки симбіозу з аеробними бактеріями. Найважливіший організм аеробної клітини – ядро також утворився симбіотичним шляхом (йому дає початок джгутикова прокаріотична клітина).

Наступним ароморфним перетворенням слід вважати появу фотосинтезу та формування рослин як особливої групи організмів.

Хлоропласти здійснюють фотосинтез за тим самим принципом, що й прокаріоти (ціанобактерії), а з деякими їх видами існує морфологічна схожість. Хлоропласти, як і ціанобактерії, розмножуються поділом, а нуклеотидна послідовність ДНК майже повністю гомологічна певним ділянкам їх хромосом. Можливо, що хлоропласти мали спільного предка з ціанобактеріями і утворилися з прокаріот, які були поглинуті еукаріотичними клітинами.

Мітохондрії та хлоропласти мають спільні риси з сучасними аеробними бактеріями та ціанобактеріями, але є між ними й чимало відмінностей. Це пов'язано з тим, що вони пройшли довгий шлях суттєвих еволюційних перетворень і стали досить залежними від клітин-хазяїв.

Згідно з теорією несимбіотичного походження еукаріотичної клітини, утворення органел (ядро, мітохондрії тощо) відбувалося шляхом інвагінації клітинної стінки з подальшим її виокремленням та ускладненням.

Оскільки генетична інформація еукаріотичної клітини зосереджена в ядрі й замкнена його оболонкою, то це унеможливило прямий поділ самої клітини. Тому виникає необхідність в усуненні оболонки ядра і в чіткому механізмі розподілу генетичної інформації між дочірніми клітинами. Таким механізмом стає мітоз.

Новим етапом еволюції еукаріотичних організмів є поява статевого розмноження, яке пов'язане з виникненням мейозу. Під час його здійснення відбувається перемішування та рекомбінація геномів (комбінативна мінливість), унаслідок чого з'являються особини з новими генотипами. Процеси ці певним чином позначаються й на самому ході подальшої еволюції – відбувається прискорене формування нових ознак.

Вищі рослини (крім мохоподібних) та тварини більшу частину життєвого циклу проводять в диплоїдній фазі, а гаплоїдна фаза в них дуже коротка. Процес еволюції сприяв статевому розмноженню, оскільки випадкова генетична рекомбінація підвищує шанси організмів на виживання в дуже мінливому навколишньому середовищі. Статевий процес також необхідний для підтримання диплоїдності та створення умов швидкого вироблення нових генів у рослин і тварин. Це значно прискорює загальний плин еволюції.

Одноклітинні організми відносно добре пристосовані до навколишнього середовища – деякі з них мають досить складну форму. Проте багатством життєвих форм та структурою

утворених ними екосистем вони значно поступаються багатоклітинним організмам.

Поява багатоклітинності (третє ароморфне перетворення протерозою) призвела до значного урізноманітнення організмів на планеті, що підвищило „тиск життя” і, як наслідок, прискорило загальний хід еволюції.

Існує кілька теорій походження багатоклітинних організмів, з яких найбільш відомі дві – теорія гастрей та теорія фагоцителі.

Теорію гастрей запропонував німецький учений Е. Геккель у 1872 році (теорія походження багатоклітинних тварин від гіпотетичного первісного організму – гастрей). 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 в навколишнє середовище blastoporem (первинним ротом). Гастрей виникла з бластей (однощаровий кулястий організм) шляхом інвагінації. Ця теорія недоказова, оскільки не існує достатніх підстав вважати інвагінацію первинним способом гастралізації. За цією самою теорією виходить, що такі первиннороті тварини, як плоскі та круглі черв'яки, у яких немає целома, втратили його вторинно, але це не відповідає дійсності.

Теорію фагоцителі (походження багатоклітинних організмів від джгутикових колоніальних форм) запропонував І.І. Мечников у 1877 році. Згідно з його уявленнями, еволюція предків багатоклітинних, тобто подібних до бластулі колоніальних джгутиконосців, відбувалася шляхом диференціації клітин на локомоторні й травні, а також зростання їх взаємозалежності: травні клітини втрачали джгутики, переходячи до амебодітного стану, занурювалися в порожнину і утворювали внутрішню масу клітин – фагоцитобласт; джгутикові ж клітини зберігали свою локомоторну функцію. Так сформувався спільний двошаровий предок багатоклітинних тварин – фагоцитела (рис. 18.3).

Згідно з сучасними поглядами, багатоклітинні організми походять з колоніальних форм. Особливо добре ймовірність такого розвитку простежується при вивченні зелених джгутиконосців, серед яких є одноклітинні, колоніальні та багатоклітинні організми. Із колоніальних найбільший інтерес викликають вольвоксові, в яких вже розподіляються функції між клітинами колонії: репродуктивна властива лише незначній кількості клітин, а всі

інші втратили свою здатність до розмноження й до самостійного існування. Таким чином, у клітин вольвокса в примітивній формі виявляються дві суттєві риси всіх багатоклітинних організмів: 1) спеціалізація і 2) кооперування. Це призводить до утворення єдиного координованого організму, який має більше можливостей, ніж його будь-яка складова частина.

А.В. Іванов передбачає, що початок багатоклітинним могли дати незабарвлені колоніальні джгутиконосці. Відкриття

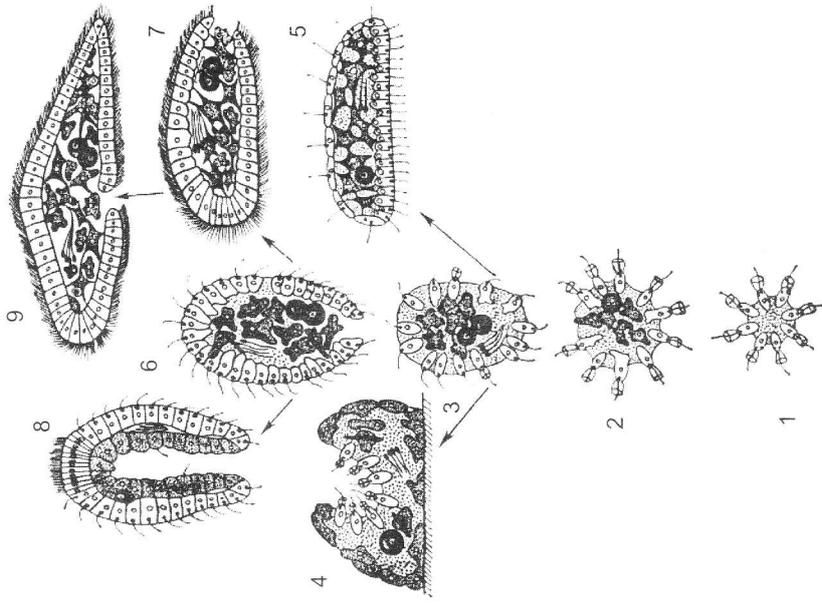


Рис. 18.3. Найважливіші передбачувані стадії раннього філогенезу багатоклітинних організмів (за Ю.І. Полянським, 1987):

1 – колонія джгутиконосців; 2 – міграція частини клітин всередину; 3 – фагоцитела; 4 – губка; 5 – трихоплакс; 6 – пізна фагоцитела з ротовим отвором; 7 – первинна білатеральна тварина; 8 – спільний предок кишковопорожнинних; 9 – первинний плоский черв'як

наприкінці XIX століття трихоплакса дозволило заповнити прогалину між одно- та багатоклітинними організмами. Наближеність цієї тварини за будовою до фагоцителі підтверджує правильність поглядів І.І. Мечникова.

18.4. Віруси та їх місце в еволюції життя

Можна вважати, що віруси внаслідок простоти своєї будови походять від перших самовідтворюваних структур, з яких розвинулися й перші клітини. Однак їх здатність розмножуватися лише всередині клітини-хазяїна вказує на те, що виникнути вони могли лише після клітин, коли відбулася стабілізація генетичного коду.

„Віруси: що це або хто це?“ – одне з найпроблематичніших у біології питань.

Пошук відповіді на нього безпосередньо пов'язаний з розумінням сутності життя. На думку Ф. Енгельса, життя є способом існування білкових тіл, суттєвий момент якого становить постійний обмін речовиною з навколишнім середовищем. Згідно з цим визначенням, віруси – неживі структури, оскільки їм не властивий самостійний обмін речовин та енергії. За теорією Шлейдена і Швана, усі живі організми складаються з клітин, причому найпростіші форми – одноклітинні, тому віруси також слід вважати речовиною. Якщо виходити з п'яти аксіом теоретичної біології, то можна дійти висновку:

1. Усі живі організми становлять єдність фенотипу та генотипу. Генотипом у вірусів вважається послідовність нуклеїнових кислот, а фенотипом – просторова організація макромолекул.
2. Генетична програма утворюється матричним шляхом – як матриця використовується ген попереднього покоління. У вірусів функціонує лише один тип нуклеїнових кислот – ДНК або РНК, що суттєво відрізняє реалізацію їх генетичних програм від усіх інших організмів.
3. Під час передачі з покоління в покоління генетичні програми змінюються випадково та неспрямовано. Незважаючи на особливості функціонування генетичної системи, віруси здатні до випадкових та неспрямованих спадкових змін.
4. Випадкові зміни генетичних програм при становленні фенотипу багаторазово посилюються. Відповідно зі змінами нук-

леотидної послідовності відбуваються зміни зовнішньої конфігурації макромолекул вірусів.

5. Багаторазово посилені зміни генетичних програм підпадають під дію добору умовами навколишнього середовища. Оскільки доведено, що віруси еволюціонують разом з іншими організмами (що практично неможливо без дії природного добору), то це положення також можна вважати істинним щодо них.

Виходячи з викладеного можна вважати, що віруси мають ознаки як живих об'єктів, так і неживої речовини і займають проміжне положення між органічною речовиною та біологічними клітинами. Сьогодні вчені дійшли висновку, що віруси мають свою особливу еволюційну історію, якщо не повністю, то принаймні значною мірою незалежну від еволюції організмів, у яких вони репродукуються.

Питання походження вірусів не менш складне, а тому на сьогодні існує кілька пояснень:

- 1) віруси – нащадки бактерій (результат їх глибокого морфологічного регресу);
- 2) віруси – це клітинні органіди, що заблужали (рибосоми, фрагменти хромосом);
- 3) віруси – нащадки доклітинних форм життя, з яких виникли як клітини, так і сучасні віруси.

На думку деяких учених, віруси мають надто оригінальну неклітинну будову, яку не можна виводити з клітини. У зв'язку з цим перша теорія окремими вченими відкидається. Другу та третю теорії також довести не можна, але більше прихильників має друга.

Віруси є внутрішньоклітинними паразитами (інколи їх називають суперпаразитами), які за межами клітини не функціонують.

Проте їх роль в еволюції дуже важлива, по-перше, як ушкоджуючого фактора (посилюють боротьбу за існування), а по-друге, як способу вертикального та горизонтального обміну генетичною інформацією між різними систематичними групами організмів.

Основні напрямки розвитку живих організмів

Еволюція багатоклітинних організмів пов'язана зі здатністю еукариотних клітин до різної експресивності спадкової інформації, а також з їх можливістю функціонувати разом. У вищих рослин клітини пов'язані між собою плазмодесмами, а також целюлозними прошарками, які виробляють самі клітини. Клітини тварин об'єднуються міжклітинним матриксом, а також за рахунок адгезії (злипання) плазматичних мембран. Одним із перших етапів на шляху до багатоклітинності, можливо, стала поява епітелію. У ньому клітини об'єднані в шари, які відокремлюють внутрішнє середовище організму від зовнішнього. Подальша еволюція йшла в напрямку створення все більшої кількості спеціалізованих клітин і витончених методів координації їх активності (клітини хребетних тварин мають понад 200 різних типів спеціалізації).

19.1. Основні моменти розвитку рослин

Переважна частина представників рослин є фотосинтезуючими автотрофними організмами, які відіграють важливу роль у біо-генному кругообігу речовин, поповнюючи запаси органіки та насичуючи атмосферу Землі молекулярним киснем. Більшості рослин притаманні прикріпленість до субстрату, ріст упродовж усього життя, своєрідність циклів розвитку та способів закладання органів (модулярні організми), наявність у клітинах пластид. Їх тіло диференційоване на вегетативні та генеративні органи і має значну розчленованість, що збільшує відносну поверхню (пристосування до специфічного живлення).

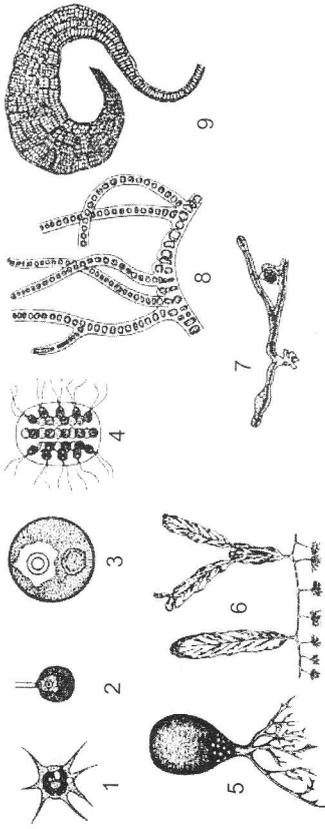


Рис. 19.1. Еволюція структурної організації тіла водоростей (за різними авторами):

1 – амебоїдна структура (*Chrysamoeba*); 2 – монада (*Chlamydomonas*); 3 – кокоїдна (*Chlorosocum*); 4 – колоніальна (*Eudorina*); 5 – сифональна (*Botrydium*); 6 – сифональна (*Caulerpa*); 7 – сифональна (*Vaucheria*); 8 – різнонитчаста (*Fischerella*); 9 – пластинчаста (*Prasiola*)

Флора як історично складена сукупність видів рослин певної території формується під час еволюції рослинного світу у взаємозв'язку з геологічною історією та фізико-географічним середовищем. Сучасна флора значно відрізняється від флори минулих часів.

Перші найпростіші представники рослинного світу мали амебоподібну форму тіла без твердої клітинної оболонки, що властиво навіть деяким сучасним представникам золотистих, жовто-зелених та пірофітових водоростей (рис. 19.1). Важливим моментом розвитку водоростей можна вважати формування опорної системи (скелету) клітини – пружної суцільної полісахаридної оболонки, яка збереглася в усіх рослин у їх подальшому розвитку.

Оскільки елементи живлення рослин розсіяні в довкіллі більш-менш рівномірно, то ці організми поступово в еволюційному розвитку втрачають здатність рухатися (діатомові та деякі інші водорості без джгутиків та псевдоподій) і переходять до прикріпленого способу існування. Згодом простежується тенденція до збільшення поверхні контакту рослин з навколишнім середовищем.

При збільшенні лінійних розмірів тіла без диференціювання клітин формуються сифональні організми (вошерія, ботридіум та

ін.), які гинуть навіть при незначному ушкодженні. Тому основним напрямком прогресивного розвитку рослинного світу можна вважати перехід до багатоклітинних організмів, у яких можливе функціональне диференціювання окремих клітин (рис. 19.1).

Найпростішою формою тіла стає так звана слань, або талом, яка не має розчленування на окремі тканини (корінь, стебло тощо). Нитчасті водорості набувають нову ознаку, властиву всім іншим рослинним організмам, – відкрити систему росту. При цьому вони мають апікальний (верхівковий), інтеркалярний (вставний – всередині) та навіть базальний (в основі) ріст. Подальше диференціювання на різнонитчасті та пластинчасті форми (наприклад, ламинарія) призводить до подальшого диференціювання клітин (кількість типів зростає до десяти). Проте однама-нітне водне середовище не дозволяє водоростям диференціювати тіло до утворення справжніх органів (рис. 19.1).

19.2. Вихід рослин на суходіл

Однією з імовірних причин виходу на суходіл могла бути зростаюча конкуренція за певні фактори (наприклад – за світло). Нижчі рослини, які першими вийшли з водного середовища, не мають стабілізованого водного обміну, унаслідок чого в засушливі періоди впадають у стан анабіозу.

Наземні умови існування значно відрізняються від умов життя у воді: на суходолі вищі рослини одночасно існують у двох принципово відмінних середовищах: наземні частини – в атмосфері, а підземні – у ґрунті.

Повітряне середовище характеризується значно більшим вмістом кисню, ніж водне, а в ґрунті умови мінерального живлення та водний режим (постійний водообмін між рослинами і навколишнім середовищем) є іншими. Тому перехід предків вищих рослин в ці нові умови існування міг відбутися лише після набування ними спеціальних пристосувань.

Одним із перших, а може, й головним пристосуванням вищих рослин до суходільних умов існування слід вважати появу **епідерми** (епідермісу) – особливого захисного шару, який складається зі щільно зімкнених клітин покривної тканини (рис. 19.2). Вона запобігає висиханню рослин, негативному впливу температурних коливань, проникненню всередину різних хвороботворних організмів тощо. Виникла епідерма шляхом відповідного

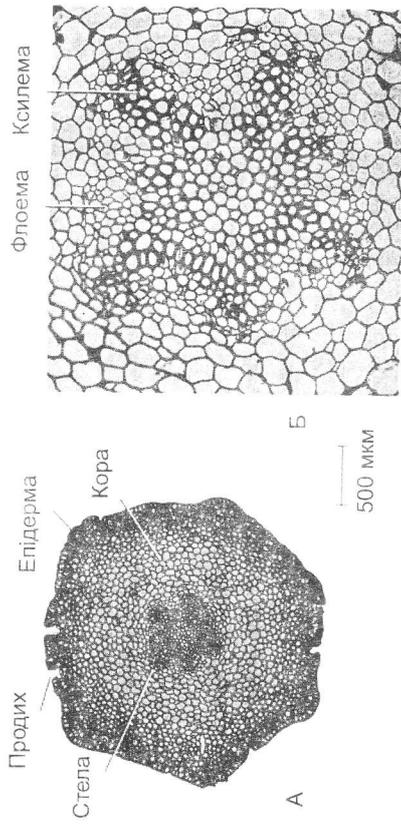


Рис. 19.2. Стебло *Psilotum nudum* (з П. Рейвна, Р. Еверта та С. Айкхорна, 1990):

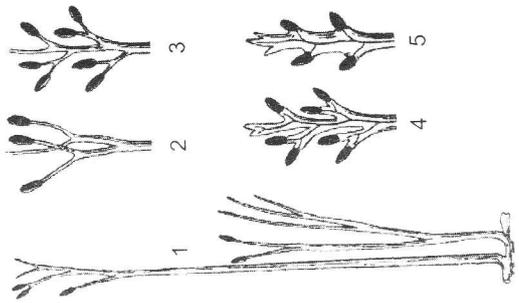
А – поперечний зріз стебла; Б – протостела

перетворення та спеціалізації зовнішніх клітин тіла рослини. Їх поверхня в більшості вищих рослин вкрита особливою захисною плівкою – кутикулою, яка стійка до хімічного впливу і має водовідштовхувачі властивості. Якби шар кутикули був безперервним, це позбавило б рослини можливості газообміну з середовищем і викликало б їх загибель. Тому в процесі еволюції виникають спеціальні дрібні утворення – прорихи, через які відбувається інтенсивна дифузія водяної пари, кисню та вуглекислого газу. Наявність прорихів є однією з основних рис вищих рослин, починаючи з риніофітів. Ні прорихів, ні епідерми майже немає в покритих тканинах коренів та у вторинноводних рослин, що слід розглядати як результат редукції останніх.

Виникнення покривної тканини було не єдиною умовою переходу рослин до наземного існування. Організація епідерми відбувається двома протилежним вимогам: з одного боку, запобігати висушуванню тіла рослини, а з іншого – дозволяти повітряю з вуглекислим газом проникати до зелених клітин з хлоропластами. У той же час прорихи не лише пропускають вуглекислий газ, а й дозволяють вільно випаровуватися воді в процесі транспірації. Тому вже на початку еволюції вищих рослин виникає необхідність у підтриманні їх водного режиму на відповідному рівні.

Вищі рослини стали відносно незалежними від коливань рівня вологості в ґрунті й атмосфері після набуття здатності стабілізувати вміст води у своєму тілі. Вирішення цієї проблеми

Рис. 19.3. Ринія (*Rhynia mauroi*) (1) та схема виникнення спорофіта папороті з телому типу ринії (2-5) (І.М. Григора та ін., 2004)



викликало утворення ксилеми, яка спеціально пристосована до виконання функцій проведення води. З'являються і флоемні елементи, але аналогічні структури були ще у водоростей, тому флоема вважається значно старшою в еволюційному плані, ніж ксилема.

Із збільшенням розмірів організму змінюється співвідношення поверхні та об'єму, для підтримання якого на оптимальному біологічному рівні відбувається розчленування рослиного організму. В. Ціммерман запропонував телому теорію походження органів сучасних вищих рослин, яку нині підтримують майже всі ботаніки. Згідно з цією теорією, органи більшості рослин сформувались із сукупості теломів риніофітів шляхом сплюснення, перевершнювання, зростання та редукції теломів (рис. 19.3).

Ці процеси викликали диференціацію спорофіта (нестатеве диплоїдне покоління) та розподіл функцій між його частинами, а також утворення особливого органу, де містяться спори, — спорангія, що розвинувся шляхом видозміни кінцівок гілок. Його стінка стає стерильною, захищає внутрішній вміст від висихання.

На суходолі розмноження спорами набуває особливого значення, оскільки переважна більшість їх потрапляє в умови, які не підходять для проростання.

На відміну від водного середовища оболонка спор стає жорсткою, малопроникною для води й виконує захисну функцію. Як наслідок, у рослин в суходільних умовах виникає необхідність утворення великої кількості спор, що потребує достатнього накопичення органічних речовин і відповідного збільшення розмірів спорофіта.

Водночас із формуванням захисної стінки спорангію виникає проблема вивільнення спор та їх подальшого поширення в

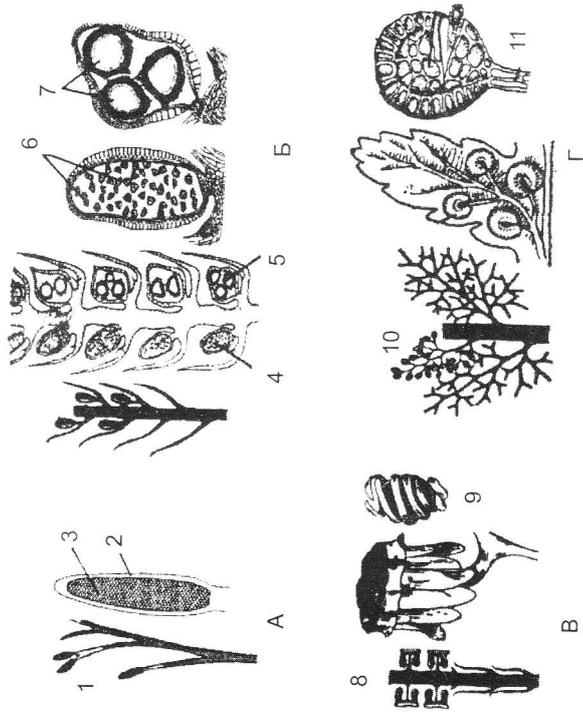


Рис. 19.4. Спорангії та спори (з І.В. Гончаренко, 2004):

А – риніофіти; Б – різноспорові плауноподібні; В – хвощеподібні; Г – різноспорові папоротеподібні; 1 – термінальний спорангій; 2 – стінка спорангію; 3 – спорогенна тканина; 4 – мікроспорангій; 5 – мега-спорангій; 6 – мікроспора; 7 – мегаспора; 8 – спорангій на спорангіофорах; 9 – спора з флатерами; 10 – маргінальний спорангій; 11 – спорангій

довкіллі. У риніофітів розсіювання спор спочатку відбувалося після розтріскування стінок спорангію, але пізніше з'являються спеціальні механізми, що поступово вирішують проблему статевого розмноження (рис. 19.4).

Еволюційні процеси зачепили внутрішню структуру рослин: відбувався розвиток тканин, що були в риніофітів, і формування нових. Удосконалювалися провідні системи, найрозвинутішим елементом яких вважаються судини (судинні рослини). Через необхідність підтримання вертикального положення тіла в рослин розвиваються склеренхімні волокна стебел, формуються деревинні та луб'яні волокна тощо. Поступово з'являється камбій, що забезпечує вторинний ріст та потовщення стебла, гілок і коріння.

У водоростей, які живуть у водному середовищі, не існує проблеми з заплідненням жіночих статевих клітин (яйцеклітин),

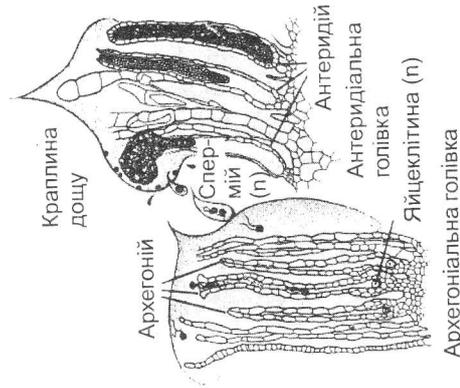


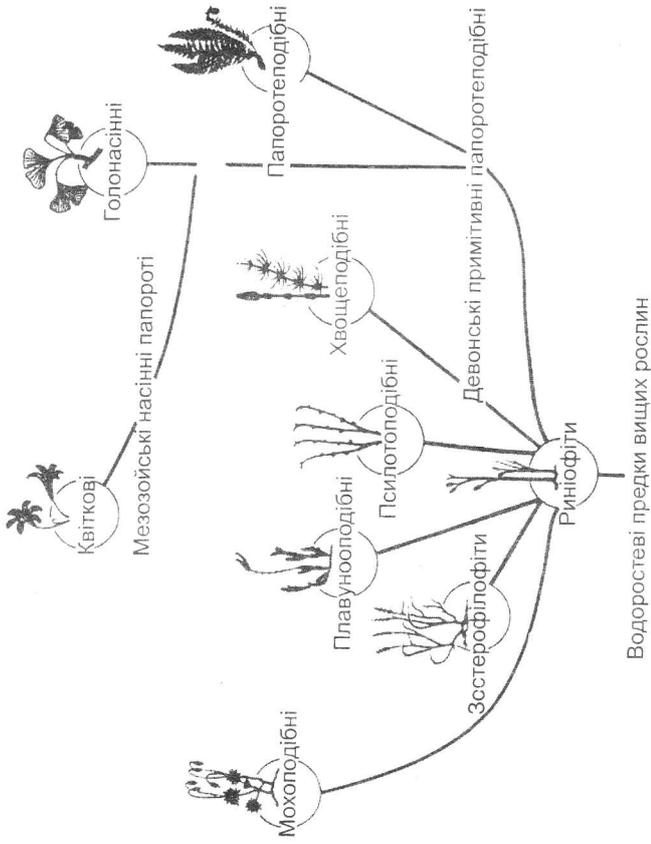
Рис. 19.5. Будова антеридіїв та архегоніїв, а також процес запліднення на прикладі брийового моху (з П. Рейвна, Р. Еверта та С. Айкхорна, 1990)

оскільки чоловічі гамети здатні вільно рухатись. З виходом рослин на суходіл виникає потреба в захисті статевих органів від висихання та забезпеченні стаєлого процесу в нових умовах. Гаметангій у цих умовах зазнає певних видозмін: зовнішній шар стінки стерилізується і, як у спорангії, виконує захисну функцію (відбувається формування антеридіїв – чоловічих та архегоніїв – жіночих репродуктивних органів – рис. 19.5).

І все ж формування зовнішнього захисного шару гаметангіїв не вирішує всіх проблем статевого розмноження, оскільки рух сперматозоїдів можливий лише за умови наявності води. Таким чином, постає проблема подання нерухливого способу життя та процесу запліднення статевих клітин, що суттєво стримує поширення вищих рослин суходолом. Наслідком цього стає зменшення ролі гаметофіту та його поступова редукція в переважній більшості вищих рослин.

Вважається, що всі вищі рослини виникли з якихось водоростей (рис. 19.6). Доказом цього є схожість риніофітів – найбільш давніх, давно вимерлих представників вищих рослин – з водоростями, особливо в типах їх розгалуження. Близькими є будова й функції хлоропластів, чергування поколінь вищих рослин та багатоклітинних водоростей, наявність джгутиків та здатність до самостійного плавання чоловічих статевих клітин багатьох вищих рослин.

Припускається, що вищі рослини походять, скоріш за все, від прісноводних або солонуватоводних зелених водоростей. Докази на користь цієї гіпотези такі: головним фотосинтезуючим пігментом в обох групах є хлорофіл А, а допоміжним – хлорофіл В та каротіноїди; целюлоза є найважливішим компонентом клітинної оболонки; крохмаль відкладається в хлоропластах, а не в цитоплазмі, як в інших водоростей тощо. У во-



Водоростеві предки вищих рослин

Рис. 19.6. Схема еволюційних зв'язків відділів вищих рослин (за І.В. Грушвицьким та ін., 1978)

доростей спостерігаються найрізноманітніші співвідношення диплоїдної та гаплоїдної фаз життєвого циклу. Але у водоростевого предка вищих рослин, можливо, диплоїдна фаза була розвинена краще, ніж гаплоїдна.

Найбільш давнім та примітивним відділом вищих рослин є риніофіти, які виникли в силурі й проіснували до пізнього девону. Завдяки надзвичайній простоті своєї організації деякі риніофіти зовнішньо були більше схожі на водорості, ніж на вищі рослини. Вони характеризувалися розташуванням спорангіїв на верхівках пагонів, відсутністю кореневої системи та листя, дихотомічним або несправжньомоноподіальним розгалуженням спорофіта, примітивною анатомічною будовою та рівноспоровістю (утворення в рослині спор, однакових за розміром та фізіологічними особливостями).

Їх провідна система була слабо розвинена і являла суцільну масу провідної тканини з центральним ядром ксилеми, яке повністю оточене флоемою. Це найбільш примітивний тип стели –

центрального циліндру. Ксилема складається з трахеїд; на відміну від більшості судинних рослин у риніофітів механічні (опорні) тканини відсутні. Уже для цих рослин характерною була наявність невеликої кількості прорихів простої будови: прорихів складався лише з двох замикаючих клітин та прорихової цилінди. Оскільки меристема розташовувалася лише на верхівках пагонів, риніофіти ще не мали здатності до вторинного росту.

Споровиті в риніофітів були товстостінними, різної форми та розмірів. У них відбувається розвиток численних спор, типових за своєю будовою для вищих рослин, але ще не було спеціальних пристосувань для розкриття спорангіїв або вони були дуже примітивними. У риніі спорангії ззовні ще практично не відрізнялися від верхівок звичайних пагонів.

Відсутність у палеонтологічних відкладеннях гаметофітів цих рослин є причиною недостатньо чітких уявлень про їх організацію. Виходячи з даних порівняльної анатомії гаметофітів сучасних рослин учені припускають, що гаметофіт риніофітів був добре розвинений, переважно підземний, мікоризний (симбіоз вищих рослин з грибами), дихотомічно розгалужений, з провідною системою, але питання про його будову залишається поки що відкритим.

19.3. Мохоподібні як тупикова гілка вищих рослин

Мохоподібні вважаються досить своєрідною, сліпою гілкою розвитку вищих рослин, які за своєю загальною організацією наближаються до водоростей. Вони зайняли своє особливе екологічне місце здавна, але зберігають його й досі без втрат морфологічного й біологічного різноманіття в складних умовах формування континентів, змін клімату й рослинного покриву.

Своєрідність мохоподібних полягає в особливості їх життєвого циклу: чергування поколінь у них відрізняється від судинних рослин тим, що гаметофіт розширює свої функції забезпечення статевого розмноження і перебирає на себе виконання основних вегетативних функцій (фотосинтез, водопостачання, мінеральне живлення тощо). Спорофіт же, навпаки, обмежується практично тільки спорутворенням.

Найдавніші представники мохоподібних таломні печіночники – метцгерієві реструються з девону. У карбоні з'являються

маршанцієві та бріїди, а в юрському періоді – річчєві, сферокарпальні та сфагнові.

Переважає більшість мохоподібних – багаторічні рослини, але, незважаючи на тривалість життя, усі вони низькорослі. Ця група відрізняється порівняно простою зовнішньою та внутрішньою організацією: покритві, механічні, запасні та провідні тканини виражені досить слабо (у деяких групах не простежуються), спеціалізовані вегетативні органи практично відсутні (у деяких групах умовно можна виділити листя та стебла). Появляється це тим, що структурні можливості гаметофіта порівняно зі спорофітом більш обмежені, що спричиняє поганий розвиток провідної системи та обмежений ріст угору.

Проблема походження мохоподібних викликає суперечки, оскільки проміжних форм між ними та іншими сучасними вищими рослинами поки що не знайдено. Унаслідок цього сьогодні сформувався думка про розвиток мохоподібних безпосередньо від водоростей (давни зелені водорості), незалежно від інших рослин. Ця гіпотеза, підтримувана Р. Ветштейном, Д.К. Зеровим та іншими, підтверджується даними з різних галузей біології, зокрема наявністю спільних біохімічних, цитологічних, генетичних ознак: наявність однакових хлорофілів *a* і *b*, подібних каротиноїдів, крохмалю, целюлозно-пектинової оболонки тощо.

Проте схожість у більшості безнасінних рослин статеви органів і спорангіїв суперечить цим поглядам. Тому деякі ботаніки вважають, що мохоподібні та судинні рослини мають спільне походження. Так, було висловлено гіпотезу про походження мохоподібних від риніофітів унаслідок загальної редукції спорофіта та прогресивного розвитку гаметофіта (В.М. Козо-Полянський, А.Л. Тахтаджян та ін.). У такому разі редукція спорофіта вважається наслідком пристосування мохоподібних до специфічних умов існування – підвищеної вологості.

19.4. Виникнення насінини як етап еволюції вищих рослин

Риніофіти дали початок плавунопоподібним, хвощеподібним та папоротеподібним, які виявилися краще пристосованими до наземного існування. Ці рослини відрізнялися значними еволюційними надбаннями порівняно зі своїми предковими формами: у них виникає типова судинна система, а в папоротей – навіть листя та коріння. Слабким їх місцем слід вважати збереження способу

розмноження, яке вимагало наявності водного середовища, бо, як і в риніофітів, чоловічі статеві клітини для запліднення повинні були доплисти до архегоніїв. Чергування життєвих поколінь (спорофіт – гаметофіт) у них також зберігається, хоча останній падає суттєвий редукації (так званий заросток).

З початком посухи в пермському періоді, а потім і в тріасі (близько 300 млн років тому), починається масове вимирання рослин, запліднення в яких потребувало водного середовища. У цей час на арену еволюції виходять насінні рослини (рис. 19.7), у яких цей процес здійснюється без краплинно-рідинного середовища (ароморфна риса).

Усі насінні рослини, як і деякі папороті, є різноспоровими. Вони мають спори двох типів: мікроспори (чоловічі) та мегаспори (жіночі), які дають початок чоловічому та жіночому гаметофітам відповідно. Але в насінних рослин, на відміну від безнасінних, єдина зріла мегаспора не залишає мегаспорангія – там відбувається розвиток жіночого гаметофіта та запліднення.

Оскільки насінина має захисну оболонку, усередині якої знаходиться зародок та поживні речовини для його розвитку, вона стає ефективним способом розмноження порівняно зі спорами.

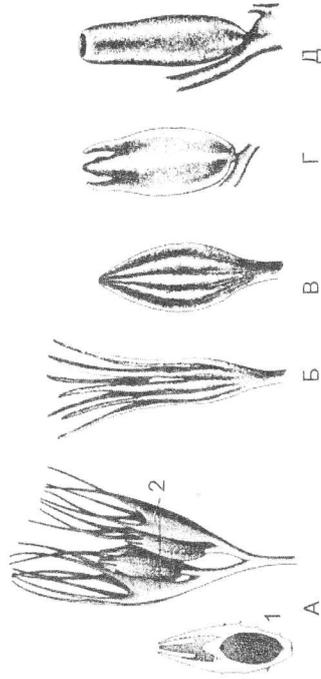


Рис. 19.7. Насіннеподібні структури палеозойських рослин (з П. Рейвна, Р. Еверта та С. Айкхорна, 1990):

А – *Archiosperma arnoldii*; Б – *Genomosperma kidstonii*; В – *G. lateens*; Г – *Euristoma angulare*; Д – *Stamnostoma huttonense*; 1 – розташування мегаспори в насінні; 2 – кувули (бокалоподібні утворення, що охоплюють мегаспорангій). Простежується поступова заміна пальцеподібних виростів (Б) на інтегументні лопасті, які повністю зростаються (Д)

Внутрішнє запліднення, розвиток зародка всередині насінного зачатка, а також поява дуже ефективної одиниці розмноження – насінини – є головними біологічними набутками насінних рослин, які й дали можливість останнім краще пристосуватися до умов суходолу й зайняти значно важливіше місце в рослинному світі.

Голонасінні рослини суттєво відрізняються від спорових як розвитком гаметофіта, так і самим процесом запліднення. Жіночий гаметофіт в усіх голонасінних рослин розвивається всередині мегаспорангія і ніде не контактує з повітряним середовищем. Доступ до нього здійснюється лише через мікропіле (пилковхід), що створює найбільш сприятливі умови для захисту жіночого гаметофіту від висихання. Як наслідок, відбувається поступова редукація й спрощення жіночого гаметофіту з архегонієм та починається раннє формування яйцеклітини.

Чоловічий гаметофіт також спрощується, а його розвиток значно прискорюється. На відміну від папоротей у голонасінних перший поділ ядра мікроспори відбувається ще всередині мікроспорангія. Свого остаточного розвитку чоловічий гаметофіт набуває на мегаспорангії, паразитуючи на останньому. Він уже зовсім позбавлений антеридіїв.

Виникенню голонасінних рослин передувало кілька важливих еволюційних подій, які сталися переважно в девоні. У сфері репродукції – це формування різноспоровості (різновірні форми відомі ще з середнього девону – близько 400 млн років тому). Вегетативна частина рослин також набула деяких змін: приблизно в цей час виникає камбій, який надає рослинам можливість вторинного росту, а згодом з'являються й деревні форми.

Оскільки перші голонасінні виникли близько 370 млн років тому, їх не можна виводити зі справжніх папоротей (існували водночас, а деякі з останніх за своєю організацією перевищують примітивні голонасінні). Таким чином, безпосередніх предків голонасінних слід шукати серед примітивних папоротеподібних – різноспорових деревних форм, яким був властивий вторинний ріст.

19.5. Квіткові як вершина еволюції вищих рослин

Квіткові (покригтонасінні) є найчисленнішим відділом рослинного світу (близько 250 000 видів). Вони поширені в усіх кліматичних зонах і в найрізноманітніших екологічних умовах: від

тропічних лісів – до тундри, від боліт – до пустель, від морських узбереж – до високогір'їв. Саме ці рослини досягли вершини на всіх напрямках пристосування до умов суходолу.

У першу чергу це стосується найглибшої спеціалізації їх тканин та органів. У провідній системі, зокрема ксилемі, виникають судини, які значно поліпшують її функціонування порівняно з трахеїдами, а також виокремлюються спеціальні товсто-стінні трахеїди, що виконують опорну функцію. Флоема теж набуває суттєвого перетворення: у ситоподібних трубок з'являються клітини-супутники. Запасні тканини починають розгортаватися навколо провідних елементів, що підвищує ефективність їх функціонування. Первісно єдиний центральний циліндр (стебла) розпадається на кілька складових елементів (пучків), що сприяє диференціюванню органів рослин.

Чіткий розподіл функцій між органами дозволяє рослинам значно краще пристосовуватися до конкретних умов існування, бо одні й ті самі функції можуть виконувати різні органи. Так, і лист, і стебло, і коріння можуть виконувати функцію запасання, безстатевого розмноження, утримання рослин в певному стані відносно довкілля, а стебло й лист – ще й функції фотосинтезу (формуються аналогічні та гомологічні органи).

Добра розгалуженість стебла, складна структура та форма листя, своєрідна будова пагону дозволяють максимально використувати життєві ресурси не лише окремих рослин, а й усього рослинного покриву. Саме в цих рослин суттєву роль починає відігравати ярусність, вони виявилися єдиною групою рослин, здатною до утворення складних багатоярусних угруповань. Це сприяє повнішому використанню середовища існування та швидшому захопленню нових територій.

Найбільші перетворення відбуваються в генеративній частині покритонасінних. У першу чергу це утворення принципу нової, досить складної системи – квітки.

До її функцій входять: мікро- і мегаспорогенез, запилення, запліднення, формування зародка й утворення плоду. Усі насінні рослини мають насінний зачаток, основою якого є перетворений мегаспорангій. Але його будова, особливості статевого процесу та розвитку насінни значно розрізняються в голонасінних та покритонасінних. В останніх гаметофіти набувають максимальної редукції й остаточно втрачають статеви органи. Таким чином, ця ароморфна риса виникає внаслідок практично повної дегенерації статевого покоління квіткових рослин. Сле-

ціальні пристосування квітки значно підвищують імовірність запліднення, а утворення захисного шару насінни (плодова оболонка) значною мірою підвищує її життєздатність. Плід виконує дві особливі функції – захист насінневого зачатка та розповсюдження насіння.

Труднощі, пов'язані з визначенням шляху виникнення квіткових, викликані відсутністю проміжних етапів між ними та іншими групами вищих рослин. Тому велике значення має походження генеративних органів цієї рослини групи, у першу чергу – квітки. Зрозуміло, що ця проблема остаточно не вирішена, але існують дві найбільш поширені теорії формування квітки: псевдантова (несправжньої квітки) та евантова (справжньої квітки).

Псевдантова теорія (несправжньої квітки) запропонована Р. Вепштейном. Згідно з нею квітка виникла як спрощене суцвіття із зібраних недостатєвих чоловічих і жіночих “квіток” вищих голонасінних, а далі розвивалася шляхом поступового вдово-схоналення від однопокривного анемофільного типу до ентомофільного з подвійною оцвіткою й усталеною кратною кількістю компонентів.

Евантова (або *стробілярна*) теорія передбачає певний історичний зв'язок квітки зі стробілом вимерлих груп голонасінних рослин (імовірно, бенетитів). Згідно з цією теорією архаїчний двостатевий стробіл бенетитів був вихідним для формування як статеви органів голонасінних, так і покритонасінних. Він значно відрізнявся від квітки покритонасінних у першу чергу будовою мікро- та мегаспорофілів. Проте його, очевидно, можна розглядати в певному розумінні прообразом квіток сучасних магнолієвих, лататєвих та інших відносно примітивних груп квіткових рослин.

Як можливі предки покритонасінних пропонувалися різні систематичні групи голонасінних і навіть вищих спорових рослин. Проте порівняльний аналіз структури стробіла бенетитів та квітки виключає можливість гомології між ними. Відкидаються також можливості походження квіткових від хвойних, гнетових, кейтонієвих, кордаїтових, саговникових та інших груп. Можливо, що покритонасінні походять від якоїсь предкової групи голонасінних, яку ще не знайдено палеонтологами. Певний інтерес становить також теорія гібридного походження квітки з вегетативним пагоном із теломів псилофітів (рис. 19.3). Проте вона практично вкладається в межі евантової теорії.

Основні етапи еволюції квітки уявляються такими:

1. Згортання мегаспорофілів (насінної луски), зростання їх країв. Так, із мегаспорофілів, де насінневий зачаток лежить відкрито (голонасінні), виникає маточка, в якій насінневий зачаток розташовується всередині зав'язі (покритонасінні). Плід розвивається з мегаспорофілів (у покритонасінних – плодолистків).
2. Мікроспорофіли також підпадають метаморфозу: стають листоподібними, кількість мікроспорангіїв скорочується до чотирьох і вони зростаються попарно (виникає чотиригвіздний пиляк). Листоподібний мікроспорофіл перетворюється на тичинкову нитку.
3. Формування гамети і статевий процес у покритонасінних суттєво змінюються: принципові зрушення торкнулися процесів розвитку жіночого гаметофіта, його запилення та запліднення.

Значне урізноманітнення як зовнішньої, так і внутрішньої організації квіткових рослин наводять на думку про незалежне походження їх різних груп від кількох голонасінних предків, а інколи – й від різних відділів вищих рослин. Але припущення про їх поліфілетичне походження суперечить сучасним знаванням. Про єдність походження всіх рослин цього відділу свідчить наявність значної кількості спільних загальноморфологічних, анатомічних та ембріологічних ознак у представників різних родин та порядків покритонасінних. На цій підставі дійшли висновку: квіткові мають монофілетичне походження.

Невідомі також і безпосередні предки цих рослин. Жодна з сучасних рослин не має всіх тих примітивних ознак, які були властиві первинним квітковим, оскільки навіть відносно примітивні представники різних таксонів пристосувалися до специфічних умов. З точки зору порівняльної морфології первинні квіткові були деревними рослинами, скоріш за все, невеликими деревами або кущами. Листки були вічнозеленими, розташовувалися на пагоні почергово, зі ксероморфними ознаками і простим перистим жилкуванням. Їх двостатеві квітки були зібрані в примітивні верхівкові суцвіття; чашолистки, тичинки та маточки розташовувалися по спіралі, плоди являли собою багатолістівку.

Враховуючи зазначене, більшість учених вважає, що першими покритонасінними рослинами були ті, які нагадують сучасні багатоплідникові, причому найбільш імовірно, що вони наблизилися до магнолієвих. Але з самого початку еволюція квіткових йшла шляхом широкої адаптації (адаптивна радіація) і великими темпами, завдяки чому вони дуже швидко – вже до середини крейдяного періоду – досягли значного розмаїття форм і пристосувалися до найрізноманітніших умов існу-

вання. Особливо велике значення в поширенні квіткових відігравали комахи-запилювачі (споріднена еволюція) та птахи, які сприяли розповсюдженню насіння, а в подальшому – і плодів.

Аналіз географічного поширення і філогенетичних зв'язків найбільш архаїчних груп із сучасних квіткових рослин свідчить про те, що ймовірним первинним центром формування й диференціації цих рослин є південно-східна Азія – один із найбільш складних у тектонічному плані регіон земної кулі. Можливо, що деякі частини Лавразії спочатку належали Східній Гондвані і в юрський період рифтували на північ. Не виключено, що саме на одному з таких, спочатку ізольованих, елементів і виникли квіткові як група.

Відділ покритонасінних поділяють переважно на два класи – дводольні та однодольні. Щодо послідовності виникнення зазначених класів та більш дрібних систематичних одиниць, науковці досі ведуть дискусію. Загальним напрямком розвитку цих рослин слід вважати перехід від деревних до трав'янистих форм, прискорення життєвого циклу, зменшення кількості й відповідну стабілізацію елементів квітки (дія стабілізуючої форми природного добору) та деякі інші перебудови. Але в різних систематичних групах вони вирішувалися по-своєму.

Основні етапи розвитку багатоклітинних тварин

Багатоклітинні тварини характеризуються тим, що їх тіло складається з численних клітин та їх похідних, які завжди диференційовані як за своєю будовою, так і функціонально. Унаслідок цього в життєвому циклі *Metazoa* формується складний індивідуальний розвиток – онтогенез, під час якого відбувається розвиток дорослого організму з заплідненої яйцеклітини (зиготи). Онтогенез багатоклітинних передбачає дроблення яйця на велику кількість бластомерів та послідовну їх диференціацію на зародкові листки і зачатки органів. Клітинам усіх тварин, крім покритників (личинковохордових), характерна відсутність целолюзної клітинної оболонки. За винятком деяких форм тварини здатні рости до певного віку. Суттєвою відмінністю цієї групи живих організмів від рослин та грибів є їх індивідуальна активність, яка формує поведінку. Рухливість тварин дозволяє їм знайти найрізноманітніші екологічні ніші, тому їх загальна чисельність (як кількісна, так і якісна) значно перевищує інші групи еукаріотів.

20.1. Перші представники та найважливіші напрямки еволюції багатоклітинних

Найбільш примітивними багатоклітинними тваринами, які практично зберегли особливості будови перших *Metazoa*, є представники типу *Plasozoa*. Нині відомі лише два представники цього типу – трихоплакси *Trichoplax adhaerens* та *Trertriplax gerlans*, які були описані ще в XIX столітті, але встановити їх систематичне положення вдалося лише в 70-х роках XX століття (рис. 20.1).

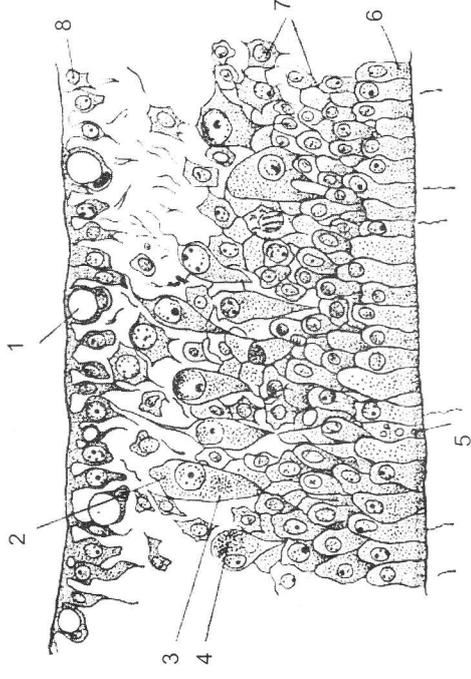


Рис. 20.1. Схема розрізу трихоплаксу (за Ю.І. Полянським, 1987): 1 – веретеноподібна клітина; 2 – дегенеруюча клітина; 3 – амебодітна клітина; 4 – “спинний” епітелій; 5 – “черевний” епітелій; 6 – травна вакуоля; 7 – мітохондріальний комплекс; 8 – жир

За рівнем організації пластинчасті тварини дуже нагадують *паренхімулу* – личинку губок та кишковопорожнинних, за яку їх спочатку й приймали.

Можливо, що вони є першими нащадками фагоцители, які перейшли від вільно плаваючого способу життя до повзання і через таку спеціалізацію втратили передньозадню полярність та перетворилися на тонку пластинку. Вважається, що вторинно цей вид набув і здатності до зовнішнього травлення, що та кож пов'язане з бентосним способом життя.

Пластинчастих досить важко віднести до справжніх багатоклітинних тварин передусім через обмежену диференціацію їхніх клітин. У той же час верхній та нижній шари джгутикових клітин можна порівняти з зачатком ектодерми, а внутрішні амебоподібні – з ентодермою (простежується основа для подальшого закладання зародкових листків). Нещодавно були описані безстатеве та статеве розмноження цих тварин. Таким чином, відкриття пластинчастих та вивчення їх біології підтверджує погляди І.І. Мечникова на походження багатоклітинних від спільного предка – фагоцители.

Уже на цьому етапі еволюції багатоклітинні тварини стикаються з кількома суттєвими проблемами. Живлення в них стає переважно голозойним (захоплення твердих поживних часток), причому, чим більших розмірів тварина, тим більшу здобич вона може з'їсти. Тому в еволюції багатьох груп простежується загальна тенденція до збільшення розмірів тіла. Проте, згідно з загальними принципами еволюціонування груп, надвеликі розміри тіла можуть бути однією з причини вимирання груп.

Задоволення зростаючих потреб живлення зумовлює виникнення принципово нових засобів руху, які дозволяють все ефективніше вести пошук їжі. Саме ці обставини викликають в подальшому формування м'язової та скелетної систем, які забезпечують підтримку певної форми тіла, захист та опору для внутрішніх органів, рух організму. У такому стані організмові необхідно координувати роботу окремих клітин, унаслідок чого формується нервова система, яка стає основою для розвитку поведінки тварин тощо. Від успішності вирішення саме цих питань безпосередньо залежала подальша еволюція багатоклітинних тварин.

Деяким тваринам властива зміна статевого та безстатевого покоління (губки, кишковопорожнинні, деякі паразитичні форми плоских черв'яків, покритвиники). Але, на відміну від рослин, у тварин і статеве, і нестатеве покоління є диплоїдним – спостерігається пізня поява статевих форм (метатегез). Метатегез відбувається переважно без зміни покоління і простежується в багатьох групах (у черв'яків, членистоногих, молюсків, голкошкірих, міног, деяких риб та земноводних). При розвитку з метаморфозом з яйця виходить личинка, яка може істотно відрізнятися від дорослої тварини. Під час подальшого розвитку в неї зникають личинкові органи і з'являються інші, властиві дорослій формі: відбувається перетворення личинки на імаго.

20.2. Ускладнення будови тіла тварин як необхідний етап їх еволюції

Розвиток багатоклітинних тварин безпосередньо пов'язаний з диференціацією їх тіла, що зумовлює появу в онтогенезі зародкових листків. Спочатку з них виникають ектодерма та ентодерма.

Від усіх інших багатоклітинних форм суттєво відрізняються губки, у яких відсутня нервова система, органи чуття та спеціалізовані м'язові клітини, а тіло побудоване зі сполучної ткани-

ни (мезенхіми). Через специфічність зовнішнього вигляду та будови їх тривалий час відносили до так званих зоофітів – проміжних організмів між рослинами та тваринами.

Клітини тіла губок диференційовані і мають тенденцію до утворення тканин. Мезенхіма містить різні типи клітин: археоцити, які здатні давати початок іншим клітинам, амебоцити, що виконують фагоцитарну функцію, статеві клітини, які дифузно розміщені по мезенхімі, хоаноцити (комірцеві джгуті-кові клітини), які захоплюють їжу за допомогою цитоплазматичного комірця тощо.

Оскільки шар хоаноцитів розвивається з покриттів личинки, а амебоцити – з її внутрішніх клітин, то подальший розвиток губок можна сприймати як збочення зародкових листків.

В інших випадках тіло тварини складається з двох шарів клітин – зовнішнього (захисного) та внутрішнього (“травного”).

Між цими шарами дифузно розташовані нервові та деякі інші клітини. Подібна організація притаманна кишковопорожнинним тваринам. Їх особливістю є радіальна симетрія тіла, що пов'язано з первісно їх пасивним способом життя або малою рухливістю в минулому, а також наявністю змін статевого й безстатевого покоління.

Сьогодні відомо, що кишковопорожнинні були домінуючою групою тварин у вендський період, причому тоді існувала велика кількість гігантських безскелетних форм (понад 0,5 м у діаметрі). Імовірно, що гігантизм цих представників завів їх у ту-пик і зумовив поступову заміну дрібнішими формами.

Згідно з поглядами більшості зоологів, першим етапом еволюції кишковопорожнинних слід вважати формування поліпу, що при сидячій формі життя та утворенні колоній підвищує їх шанси в боротьбі за існування (разом ловлять та засвоюють здобич, захищаються від ворогів тощо). Проте прикриплений спосіб життя має й свої недоліки: нащадки оселяються поряд з батьківськими формами, що викликає перенаселення та зростання конкуренції. Тому формування рухливих статевих форм (медузи) можна розглядати як своєрідний ароморфоз, який сприяв подальшому розвитку цієї групи організмів. Дуже цікавими є корали, які часто формують різноманітні коралові рифи. У науці досі відсутня єдина теорія, яка б задовільно пояснювала це явище. Коралові рифи інколи порівнюють з оазисами життя серед малопродуктивних вод тропічного океану (первинна продукція перевищує в 100 разів оточуючі території).

Близькими за своєю організацією до кишковопорожнинних є реброшляви: у них також є лише два шари клітин, поділених мезоглеєю. Особливими рисами їх організації слід вважати поєднання двох типів симетрії – двопроменевої та восьмипроменевої, а також відсутність зміни поколінь. В ембріональному розвитку в цих тварин спостерігаються залишки закладання мезодерми. Деяким видам властива білатеральна симетрія тіла. Можливо, що реброшляви відокремилися від снільного з кишковопорожнинними стовбура ще до того, як останні перейшли до сидячого способу існування.

Плоскі черв'яки мають найпростішу будову тіла серед усіх тришарових тварин. Вони є найдавнішою групою тварин, у якої вперше з'являються органи та їх системи, утворені з мезодерми.

Але переважна маса мезодерми в їх тілі залишається нерозвиненою й являє собою обгортаючу тканину – мезенхіму або паренхіму, яка забезпечує внутрішні органи опорою та захистом, а також відіграє суттєву роль в обмінних процесах.

Щодо походження цієї групи тварин єдиної думки не існує. А. Ланг пов'язує походження турбеларій як вихідної групи плоских черв'яків із повзаючими реброшлявами (обидві групи пересуваються за допомогою війок і мають статоцисту, травна система має спіральні риси будови). Згідно з теорією В.Н. Беклемишева та інших, турбеларії походять від планулоподібних предків (планула – личинка кишковопорожнинних). Слід визнати, що обидві теорії мають як позитивні моменти, так і недоліки.

Через спрямованість руху в тілі плоских черв'яків (як і більшості інших багатоклітинних тварин) формується поздовжня вісь, яка збігається з напрямком цього руху. Завдяки подібним перетворенням права та ліва половини тіла стають білатеральноносиметричними, а нервові центри переміщуються на передній кінець тіла. Нервова система в цих організмів побудована за принципом ортогона. Кровоносна система ще немає, оскільки їй не потребує загальна будова тіла: усі ділянки його розташовуються поряд з джерелами їжі та кисню. У багатьох форм цих тварин є розгалужена кишка, яка пронизує все тіло, що значно полегшує травлення та всмоктування поживних речовин.

Органи розмноження, переважно у гермафродитних плоских черв'яків, яким властиве внутрішнє запліднення та наявність копулятивного апарату, мають, навпаки, найскладнішу будову у тваринному світі. Особливими пристосуваннями цих

тварин до паразитичного способу існування стає формування складного життєвого циклу зі зміною хазяїв (інколи – кількох), у трематоди до того ж відбувається зміна статевого та безстатєвого поколінь.

20.3. Перехід до паразитизму

Паразитизм як комплекс найрізноманітніших біологічних співвідношень виник із симбіозу, хижацтва або сапрозойного способу життя. У процесі еволюції в паразитів розвинулися прогресивні адаптації до організму хазяїна, але в деяких – ще й до умов навколишнього середовища, що сприяло їх значному поширенню в природі. Зародження та еволюція паразитичних відносин між паразитом та хазяїном відбувалися впродовж тривалого часу. При цьому еволюція торкалася не окремих паразитів, а групи особин зазначеного виду в межах певного ареалу.

Адаптація найпростіших до паразитичного способу існування зумовила необхідність пристосовуватися до живлення й руху в нових умовах. Ці форми мають складнішу будову, якщо вони є не внутрішньоклітинними паразитами – їм не властивий морфологічний регрес, що часто спостерігається в багатоклітинних паразитів. Пояснити це можна тим, що найпростіші є організмом-клітиною, унаслідок чого редукція органів може порушити необхідні фізіологічні та біохімічні функції. У деяких форм, навпаки, спостерігається процес полімеризації органів (опаліна та ін.).

Внутрішньоклітинні паразити обмежуються розмірами клітини хазяїна, що викликає інші шляхи їх еволюції. Ні збільшення розмірів тіла, ні полімеризації, ні ускладнення організації в них не відбувається. Часто внутрішньоклітинні паразити піддаються глибокій морфологічній дегенерації, частину їх біохімічних процесів починають виконувати ферментативні системи клітин хазяїна. Водночас форми з вільноіснуючими стадіями зберігають порівняно складну організацію (кокцидії).

Досить складним процесом є розвиток кров'яного паразитизму. На думку більшості вчених, це є вторинним явищем, яке виникло з кишкового паразитизму. Вивчення біології окремих видів свідчить, що деякі кровопаразити хребетних розвинулися з кишкових паразитів тих самих хребетних (кокцидії). Але в інших, наприклад джгутіконосців, первинними хазяїнами були кишкові паразити безхребетних, переважно комах.

У багатоклітинних організмів (*Metazoa*) процес переходу до паразитизму супроводжувався певними змінами їх морфології,

способів живлення, обміну речовин, особливостей розмноження. При цьому модифікаційні зміни біології енто- та ектопаразитів мали різні тенденції. Наприклад, у більшості кровосисних *Diptera* як ектопаразитів вигляд практично не змінився, але органи живлення зазнали значних перетворень. Зокрема, їх хоботок набув можливості проколювати шкіру, а слинні залози почали виробляти секрет, що попереджує скипання крові, — антикоагулянт. Ектопаразити під час адаптації до нових умов існування втрачали деякі морфологічні структури. Так, у цестод відсутній кишечник, слабо виражений м'язовий шар. Але в гельмінтів виникають прогресивні морфофізіологічні адаптації, що забезпечують їх найкраще існування як паразитів. До таких змін слід віднести розвиток тегументу (захисний покрив), появу різноманітних органів фіксації. До того ж паразитам властива велика плодючість завдяки прогресивному розвитку статевої системи.

Окремі збудники паразитарних хвороб мають швидкі темпи росту: деякі цестоди за добу збільшуються на 10 см і більше. Ця особливість, як і велика плодючість, стали можливими завдяки більш досконалому живленню порівняно з вільноіснуючими організмами. Паразит поглинає з організму хазяїна більшу кількість поживних речовин, що й забезпечує ріст його тканин. У кишкових паразитів кутикула запобігає перетравлюванню їх ферментами організму хазяїна — як тільки паразит гине, відбувається його лізис.

Найбільш імовірним вважається походження ектопаразитів від вільноіснуючих організмів, у першу чергу хижаків. Особливо добре такий перехід простежується в членистоногих, які від тимчасового паразитизму (клопи, комарі тощо) через тривалий зв'язок з хазяїном (кліщі, блохи) перейшли до постійного ектопаразитизму (воші).

Деяко іншою була схема переходу до ектопаразитизму в кліщів, що живляться пір'ям (*Sarcoptiformes*), та пухкоїдів (*Mallophaga*). Найбільш імовірно, що походять вони від мешканців гніздової підстилки, де вони живились рослинними і тваринними рештками. У подальшому ці організми почали переходити на господарів гнізда і живитись ороговілими виростами їх покривів, а в деяких випадках і кров'ю.

Ектопаразитизм міг виникнути від форм, що мають сидячий спосіб життя. Так можна пояснити походження паразитизму у вусоногих раків (*Cirripedia*), окремі з яких досить глибоко занурюються в шкіру хазяїна (*Coronula*).

Формування ектопаразитизму в деяких випадках може бути пов'язаним з попереднім ектопаразитичним способом існуван-

ня. Прикладом цього явища є пухкоїд пелікана *Tetrorhthalmus*, який мігрував з пір'яного покриву до підзьобного мішка, де почав живитись кров'ю. Ще цікавішим є перехід до ектопаразитизму в жаб'ячої багатовустки (*Polistomum integerrimum*), яка у личинковій стадії паразитує на зябрах пуголовків як ектопаразит. Після метаморфозу пуголовка на жабу через атрофію зябрових щілин паразит переходить до сечового міхура через клоаку, до якої він просувається по вентральной поверхні тіла хазяїна. Тут він перетворюється на ектопаразита і досягає статевої зрілості.

З-поміж інших причин розвитку ектопаразитизму слід назвати зміну інстинкту відкладання яєць: замість органічного матеріалу, що гние, їх випадково могли почати відкладати на ранах і виразках ще живих тварин. Оскільки такі умови були більш сприятливими, то ця випадковість закріпилася в еволюції. Згодом з'явилося відкладання яєць у порожнинах тіла (вольфартова муха, оводи).

Переважає ж кількість випадків ектопаразитизму, зокрема кишкового, є первинним явищем, що розвинулося внаслідок занесення до травної системи яєць вільноіснуючих організмів або інших пасивних стадій їх розвитку. Яскравим прикладом подібного переходу є нематоди, значна кількість яких вважається вільноіснуючими формами. У той же час вони мають цілу низку перехідних до облігатних ектопаразитів форм.

Формування стійкості до несприятливих умов навколишнього середовища також є прогресивною адаптацією в окремих видів паразитів. Так, наприклад, личинки деяких гельмінтів тривалий час витримують висихання; аргасові кліщі протягом багатьох років (до 11) можуть обходитись без живлення. Прогресивною адаптацією вважається міграція личинок до місць постійного мешкання в організмі хазяїна. Унаслідок цього вони можуть локалізуватися майже в усіх тканинах та органах.

Усі паразитичні організми є членами певних біогеоценозів, але вони мають різний зв'язок із середовищем.

Ектопаразит — член відкритого біоценозу, веде вільний спосіб існування і використовує хазяїна тимчасово для живлення (переважно — кров'ю). Ектопаразит пов'язаний із зовнішнім середовищем здебільшого в стані спокою (циста геопротисти, яйце геогельмінтів) або не пов'язаний з ним взагалі (біпротисти, біогельмінти). Проте більшість внутрішніх паразитів мають певні

стадії, що контактують із зовнішнім середовищем. Тому їх можна поділити на дві групи:

- 1) ті, що знаходяться в зовнішньому середовищі в активному стані (переважно личинки або статевозрілі особини);
- 2) ті, що перебувають зовні в пасивному стані.

Паразити, які мігрують, виробляють певні пристосування для проникнення крізь шкіру, стінки кишечника або кровоносних судин. Наприклад, онкосфера цестод містить у собі зародок з гачками, за допомогою яких ушкоджується епітелій кишечника, а личинки окремих видів нематод мають загострений голловий кінець або протеолітичні ферменти, що сприяють проникненню крізь тканини. Після проходження кишкового або шкірного бар'єрів паразит мігрує кровносною або лімфатичною системою до місця свого мешкання.

Ендopазити поширюються переважно через зовнішнє середовище, а тому їм доводиться, по-перше, протидіяти шкідливому впливу різноманітних факторів зовнішнього середовища; по-друге, довести свій розвиток до тієї стадії, яка здатна існувати в організмі хазяїна; по-третє, знаходити хазяїна і проникати в нього. Вирішення двох перших проблем здійснюється переважно пристосуваннями, що збільшують стійкість вільних стадій паразита (яєць, цист, личинок) відносно факторів зовнішнього середовища. Розв'язання останньої полягало в розвитку інших спеціальних пристосувань: збільшення плодючості, ускладнення циклу розвитку, поява чергування поколінь і зміни хазяїв. Зрозуміло, що ці пристосування взаємопов'язані між собою.

Умови існування паразитів в організмі своїх хазяїв є особливими й різноманітними як за місцезнаходженням, екскрецією паразитів, так і за біохімічним впливом хазяїна на паразита й навпаки. Організм хазяїна також не залишається якісно постійним середовищем для паразита, а змінюється з віком, режимом живлення, впливом різних екологічних факторів.

20.4. Розвиток порожнини тіла

Первинна порожнина тіла виникає в круглих черв'яків: мезенхіма в них зникає, а простір між кишкою та м'язошкірним мішком (щілини між внутрішніми органами) займає первинна порожнина тіла. Ця порожнина заповнена рідиною, значний тиск якої відіграє роль скелета. Оскільки кільцеві м'язи відсутні, тварини можуть здійснювати лише змієподібні рухи.

Первиннопорожнинним черв'якам властива постійність загальної плану будови тіла та клітинного складу. Епідермальні клітини об'єднані в синцитій, під ним розташований один шар поздовжніх м'язових волокон. Тіло не сегментоване, дихальна та кровоносна системи відсутні, у травній системі з'являються задня кишка та анальний отвір. Видільна система або відсутня, або протонекридіального типу; може бути представлена шкідливими залозами. Нервова система побудована, як і в плоских черв'яків (ортогон). На відміну від плоских власне круглі черв'яки є первинно різностатевими тваринами. Незважаючи на досить просту організацію, первиннопорожнинні є дуже поширеними організмами, які відносно добре пристосовані до найрізноманітніших умов існування. Чимало з них стають паразитичними формами, ускладнюючи свій життєвий цикл, інколи набуваючи гермафродитизму та чергування поколінь.

Вважається, що філогенетично цей тип пов'язаний з плоскими черв'яками, про що свідчить наявність окремих рис останніх у різних класах первиннопорожнинних. Нервова система нематод майже така сама, як і в турбеларій. Глотка в примітивних класів первиннопорожнинних має однакову будову з глотою прямокишкових турбеларій. Розташування рога на передньому кінці тіла (як в усіх первиннопорожнинних) характерна для представників ряду *Rhabdosola*. Статева система не має суттєвих відмінностей у своїй будові, за винятком гермафродитизму. Іншою спільною ознакою круглих та плоских черв'яків слід вважати наявність у примітивних коловерток та черевовійчастих ділянок тіла, вкритих війками.

Цело́м – вторинна порожнина тіла, яка являє собою переважно міхури, заповнені всередині целомічною рідиною. З розвитком целому первинна порожнина тіла підпадає редуції і витісняється останнім.

Існує кілька теорій походження целому:

1. *Схізоцельна теорія*: целом анелід є вдосконаленням схізoцеля первиннопорожнинних тварин. Ця теорія не пояснює, чому в ембріогенезі у багатьох тварин целом формується за рахунок стінок кишечника.

2. *Міоцельна теорія* (різновид попередньої): целом виникає як порожнина тіла в м'язовому зачатку, який потім заповнюється рідиною. Отже, згідно з цією теорією, спочатку целом виконував опорну функцію (інші функції вторинної порожнини тіла не пояснюються).

3. *Гоніоцельна теорія* припускає, що целом виникає зі статевого залоз нижчих черв'яків: порожнина кожного целомічного

міхура відповідає порожнині гонади турбеларій або немертин. Таким чином, перітоанальний епітелій виводиться зі стінок статевих залоз (далі робиться припущення, що частина статевих клітин перетворюється на соматичні, це є, на наш погляд, досить сумнівним).

4. *Ентероцельна теорія*: целом бере свій початок від гастровакулярної порожнини кишковопорожнинних та реброплавів, яких можна вважати віддаленими предками целомічних тварин. Саме ця теорія вважається найбільш прийнятною, оскільки пояснює статеvu функцію целому (вбирає в себе гоніоцельну теорію) та підтверджується ходом розвитку целому в деяких тварин, зокрема вторинноротих.

В анелід уперше з'являється справжня метамерія тіла, яка простежується в їх зовнішній та внутрішній будові, хоча такі риси мали й первинні в'їчасті черв'яки. Сегментація тіла первинних анелід носить гоміномний характер, а в спеціалізованих форм проявляється гетерономія.

Походження анелід деякі вчені (зокрема, В.Н. Беклемішев) пов'язують з реброплавами, спираючись на спільність деяких етапів їх розвитку. Існують і інші теорії – “турбеларна”, “немертинова” тощо.

Неспеціалізовані форми поліхет характеризуються процесом цефалізації: кілька перших сегментів утворюють головний відділ. Однією з ароморфних рис анелід слід вважати виникнення дволопасних виростів – параподій, які виконують функцію руху та здійснюють у деяких форм газообмін (утворюють зябра). У цих тварин виникає також кровоносна система, яка ще не має сформованого серця і є первинно замкненою. У цілому цим тваринам притаманний процес олігомеризації органів та структур, який найглибше простежується в п'явок.

Найчисленнішим за видовим складом, причому не лише з-поміж тварин, є тип членистоногих (*Arthropoda*), який нараховує понад 1,5 млн видів (теоретично припускається, що реальна кількість видів перевищує кілька мільйонів). Його представники опанували всі середовища існування на Землі, і в кожному класі спостерігається широка адаптивна радіація. Філогенетично артроподи виводяться з примітивних анелід. Але в них є й кілька суттєвих ароморфних рис.

Бічні придатки тіла анелід (нерозчленовані параподії) в артропод перетворюються на членисті кінцівки – артроподії, які являють собою кілька трубчастих члеників, з'єднаних суглобами. Вони можуть перетворюватися на сенсорні органи (антени), частини ротового апарата (мандибули, максилі, хеліцери, педі-

палипи тощо), локомоторні кінцівки (плавальні та ходильні) або копулятивні апарати. Саме такі кінцівки уможливають високу адаптаційну здатність артропод.

Видільна система цих тварин складається з перетворених целомодуктів (коксальні залози) або мальпігієвих судин. Це дозволяє представникам зазначеного типу значно ефективніше займати різні екологічні ніші.

Утворення кінцівок, побудованих за принципом важелів, та значне підвищення загального рівня організації артропод стає можливим саме завдяки формуванню зовнішнього скелета – кутикули. Особливу роль це утворення починає відігравати після переходу окремих груп, зокрема багатоніжок та комах, до наземного способу існування. У цьому разі гостро постає проблема збереження організмом вологи. Тому в кутикули виникає новий зовнішній дуже тонкий шар, який складається з водонепроникних воскоподібних та жироподібних речовин.

У більшості артропод триває розвиток процесів цефалізації – тагма голови складається з акрона та чотирьох (декто вважає з п'яти) сегментів. Прогресивний розвиток нервової системи дозволяє членистоногим перейти на принципово новий рівень розвитку – соціальний (спостерігається в суспільних комах).

Наведені та інші ознаки піднесли функціональну організацію членистоногих так високо, що за видовим різноманіттям вони значно перевищили всі інші групи тварин і утворили значну кількість спеціалізованих форм. Але щільний зовнішній скелет і велика швидкість пересування значною мірою обмежують загальні розміри артропод, найбільшими представниками яких були ракоскорпіони завдовжки близько 1,8 м. Походження найчисленнішого типу тварин багато в чому залишається загадкою. Більшість фахівців сходиться на тому, що предковою групою для артропод слід вважати якихось примітивних поліхет (рис. 20.2), але щодо детального розгортання подій можна навести принаймні два сценарії.

За одним з них, морські поліхети вийшли на суходіл, через що параподії пересунулися на черевну частину тіла й перетворилися на нечленисті ніжки (подібні утворення властиві *Onychophora*). Подальше пристосування до суходільних умов призвело до формування членистих кінцівок, ротового апарата й інших характеристик артропод – так з'явилися багатоніжки (*Myriapoda*), а далі й комахи (*Insecta*). У цьому випадку інші членистоногі (*Trilobitomorpha*, *Crustacea*, *Chelicerata*) походять від анелід незалежно від попередніх груп.

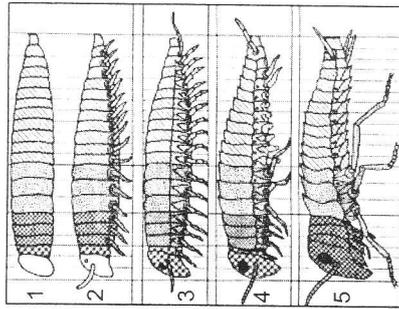


Рис. 20.2. Схема еволюції членистоногих від черв'якоподібних предків до комах за гіпотезою Р. Снодграса (за М.С. Гіляровим, 1984): 1 – членистий докембрійський черв'як без придатків; 2 – багатоніжкоподібна форма, схожа з ембріоном оніхофор, багатоніжок та комах; 3 – багатоніжкоподібна форма; 4 – перехідна форма від багатоніжок до нижчих комах; 5 – комахи

Згідно з іншим сценарієм, поліхети дають початок трилобітоподібним, кінцівки яких розчленувалися не через наземний спосіб життя, а завдяки бентосному мешканню. Подібна структура кінцівок збереглася в їх нащадків – ракоподібних, а після виходу на суходіл – й у багатоніжок та комах. Проте існують свідчення про незалежне походження в деяких представників артропод трахейної системи, формування кінцівок, процесу цефалізації та деяких інших ознак. Тому в членистоногих пропонується розрізняти принаймні дві філогенетично незалежні гілки – *Mandibulata* і *Amandibulata*. У цілому можна зазначити, що особливості індивідуального розвитку членистоногих навіть у невеликих систематичних угрупованнях (особливо це стосується комах) набувають такого різноманіття, що не слід очікувати швидкого вирішення всіх проблем їх філогенетичних зв'язків.

До високорозвинених безхребетних також можна віднести один із поширених типів тварин – молюски (*Mollusca*). За однією з гіпотез, вони походять від анелід, що підтверджує знахідка молюска неопіліни (*Neopilina galathea* та інші види), в якого присутні примітивні риси організації, що пов'язують їх з анелідами, а саме: добре розвинений целом, збереження сегментації в розміщенні нефрідіїв, зябер, м'язів тощо. Потім ці структури безслідно зникають у молюсків: целом у них підпадає редуції (зберігається лише навколо серця та порожнини гонад), сегментація тіла зазнає повної редуції. Найбільш виразною ознакою всіх молюсків стає формування особливого органа – ноги, яка сприяє повзанню, плаванню тощо (у головоногих вона поділяється на кілька щупальців).

Предкова група молюсків, очевидно, відрізнялася відсутністю справжньої раковини (виникли ще у вендський період), невисоким тілом та більш активним способом життя порівняно з неопіліною. Від цього гіпотетичного предка дуже рано відокремилися дві головні гілки молюсків – *Ampheineura* і *Conchifera*.

Переважаюча частина молюсків існує у водному середовищі, проте легеневі червононі опанували суходіл, виробивши засоби захисту від висихання – спеціальний слиз, що закриває вхід у черепашку. Найрозвиненіший головний мозок з-поміж усіх молюсків мають головоногі. За розвитком нервової системи та можливостями створення умовних рефлексів їх можна порівняти з хребетними тваринами.

20.5. Походження вторинноротих

Походження хордових тварин (найбільш високоорганізованого типу вторинноротих) і сьогодні породжує масу теорій та гіпотез. Вважається, що необхідно розробляти теорії, які б пояснювали походження всієї групи вторинноротих, а не лише окремих типів. Вирішення проблеми деякі вчені вбачають у виведенні їх від найпростіших *Metazoa*. Однак наявність спільних рис організації (целом, мезодерма, схожість майже всіх систем органів тощо) у первинно- та вторинноротих вказує на неможливість їх набуття шляхом конвергенції.

Кілька теорій виникнення хордових висувалося ще у ХІХ столітті. За однією з них, предками цієї групи вважалися анеліди, оскільки обом групам властива білатеральна симетрія, сегментація тіла, центральна нервова система у вигляді головного мозку та поздовжнього нервового стовбура, а також переважно активний спосіб життя. Проте в іншому ці тварини дуже не схожі між собою: сегментація хребетних обмежується частиною мезодерми, нервовий ланцюг анелід розташовується на вентральній частині тіла, а в хребетних – на дорсальній; анеліди не мають хорди та зябрових отворів. Для подолання низьки протиріч прихильники цієї теорії висунули положення про перевертання тварини в дорсовентральному напрямку, унаслідок чого аналогічно змістилися й системи органів. Але уявити його реальність – річ також неймовірна.

Предками хребетних пропонували вважати також павукоподібних. Ця гіпотеза ґрунтувалася на морфологічній схожості панцира викопних евриптерид (належать до павукоподібних)

з кістковим панциром деяких викопних риб. Однак павукоподібні мають також черевний нервовий ланцюг, тому їм також необхідно було "перекидатися", що суперечить попереднім припущенням, оскільки схожість між цими тваринами зберігається лише в дорсальних та вентральних сторін тіла, а при його перевертанні зникає. Додатковою проблемою є члениста структура кінцівок, які не могли перетворитися на плавці риб (необхідно припустити попереднє зникнення цих кінцівок). До того ж павукоподібні не мають хорди та зябрових щілин. Таким чином, спочатку представники цієї групи повинні були втратити всі свої характерні ознаки, а вже потім перетворитися на хордових. Для зняття деяких протиріч було запропоновано модифікацію цієї теорії. Припускалося, що гравна система павукоподібних, яка має складну будову, дає початок нервовій системі хребетних, а травна система потім виникає окремо. Але не існує жодних підстав припускати таку зміну функцій.

На сьогоднішні найпоширенішими є дві точки зору щодо походження вторинноротих. Згідно з ними, ці тварини походять від різних предкових форм, унаслідок чого філогенетичне дерево будуватиметься майже протилежним чином. За однією з теорій (догримуються іноземні фахівці) предок вторинноротих був сидячою донною формою і живився поживними частками, які захоплював за допомогою рук-лофофорів (рис. 20.3). Від нього в разі розвитку спеціалізованих органів виникають голкошкірі, які дають початок геміхордовим. Розвиток ознак хордових починається зі зміни способу живлення: захоплення їжі лофофорами замінюється механізмом відфільтровування через зяброві щілини (як бічну гілку на цьому шляху розглядають групу геміхордових).

Подальший розвиток та вдосконалення глотки як знаряддя для збирання їжі призвели до виникнення справжніх покритивників (*Tunicata*), у яких доросла тварина являє собою спеціалізоване пристосування для фільтрування води. У той же час личинка цих сидячих тварин здатна вільно рухатись у пошуку місця для прикріплення й подальшого метаморфозу (виконує функцію розселення). З появою такої личинки виникає рухливий тип життя, що відкриває нові можливості для хордових тварин. Консервативні форми дали початок сучасним покритивникам, а прогресивні, завдяки неотенії, перетворилися на тварин, схожих на ланцетника. Підтвердженням цієї думки вважається існування апендикулярій, які дійсно є неотенічними тваринами, але за своїм розвитком вони знаходяться вище, ніж ланцетник.

На нашу думку, ця теорія має певні суперечності. По-перше, голкошкірі тварини мають личинку з білатеральною симет-

рією, тому їх радіальна симетрія є вторинною. Це свідчить про те, що вони є дуже спеціалізованими. По-друге, покритивники, на відміну від голкошкірих, не мають радіальної симетрії. По-третє, майже всім покритивникам властива білатеральносиметрична личинка, яка за своїм розвитком стоїть значно вище порівняно з безчерепними. Таким чином, ця теорія не може вважатись вдалим поясненням виникнення вторинноротих тварин.

За іншою гіпотезою, яку розвивали О.М. Северцов, І.І. Шмальгаузен та інші, хребетні тварини виводяться з кишководихаючих, яскравим прикладом яких є баланоглос (*Balanoglossus*).

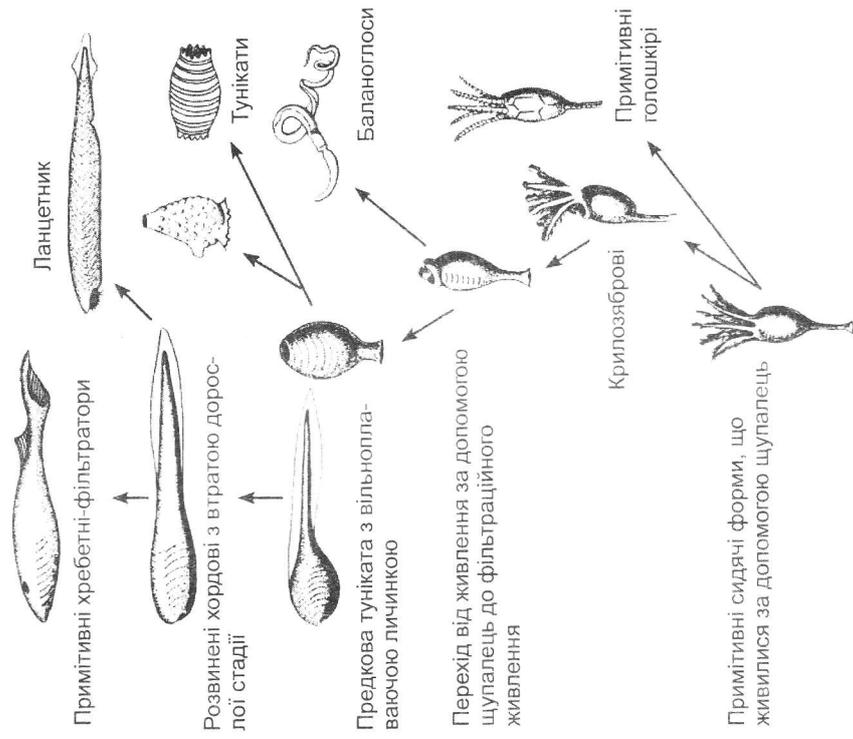


Рис. 20.3. Схема ймовірного шляху еволюції хребетних тварин (за А. Ромером та Т. Парсонсом, 1992)

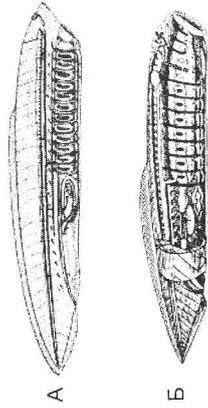


Рис. 20.4. Гіпотетичні предкові форми хребетних тварин (за О.М. Северцовим, 1945):

А – гіпотетичний предок хордових;
Б – первинна черепна хребетна тварина

Найважливішою рисою, яка пов'язує цю тварину з хордовими, є її дихальний апарат (у глотці знаходяться кілька зябрових щілин, що підтримуються еластичним скелетом у вигляді решітки). Крім цього, кишечник має вигляд практично прямої трубки, кровоносна система складається переважно зі спинної та черевної судин, нервова система трохи схожа з хребетними, є також утворення, яке можна вважати зачатком хорди. У той же час деякі ознаки поєднують цю групу з кільчастими черв'яками (рис. 20.4).

Оскільки первинно- та вториннороті тварини розділилися в ході еволюції досить рано, їх спільними предками слід вважати примітивних черв'яків на зразок турбеларій. Докладніше про безпосередніх предків поки що нічого не відомо. Кишководихачі, голкошкірі та хордові відокремились від спільного стовбура, при цьому перші практично не змінилися в ході еволюції й максимумально наближені до предкових форм вторинноротих.

Розвиток голкошкірих переважно пов'язаний з їх спеціалізацією (обмежена рухливість), що призводить до набуття радіальної симетрії, втрати целому тощо. Перетворення білатеральної личинки на дорослу форму з радіальною симетрією більше не характерне жодній із груп тварин. Переважна частина голкошкірих є рухливими, поверненими оральною частиною тіла до ґрунту тваринами. Але морські лілії є сидячими організмами (кріпляться до субстрату стебелем або вусиками), їх ротівий отвір розташований на верхній чашечки. Вважається, що спочатку всі голкошкірі жилися планктоном та іншими дрібними частками, це й зумовило їх радіальну симетрію та малу рухливість. Пізніше деякі стали хижаками й почали вести більш рухливий спосіб життя.

Жодна з сучасних форм не може вважатися безпосереднім предком сучасних тварин, а викопну форму, яка б могла дати початок хордовим, поки що не знайдено.

Якщо ж вдатися до припущення, то гіпотетичним предком хордових слід вважати представників безчерепних, які за своєю організацією наближаються до сучасного ланцетника. Саме вони дали початок всім іншим хордовим, а в покритику та сучасних безчерепних відбувається суттєва спеціалізація й спрощення органів (тушкові гілки розвитку).

20.6. Існування у волному сереловищі

Найдавнішими викопними хребтними вважаються щиткові, які проіснували з кембрію до девону. Зовні вони не схожі на сучасних круглоротих, але є вимірними представниками класу безщелепних. Головною відмінною рисою їх від сучасних форм є зовнішній скелет – твердий кістковий панцир або луска (у деяких форм голова також мала внутрішній кістковий скелет). Тому сьогодні вважається, що предкові хребетні були вкриті твердим зовнішнім скелетом, і його відсутність у сучасних безщелепних є вторинною ознакою, а не примітивною, як припускали раніше. Необхідність розвитку зовнішнього кісткового панцира пояснюють тим, що щиткові, які були переважно фільтраторами, існували разом із ракоскорпіонами, що відрізнялися значно більшими розмірами і могли жити в відносно дрібних хребетних того часу. У процесі подальшої еволюції відбулася поступова редукція цього скелету, хоча здатність до його відтворення зберігається й у деяких сучасних груп – черепаха, броненосці тощо.

На жаль, перехідних форм між безщелепними та іншими групами поки що не знайдено, у зв'язку з чим не запропоновано й переконливих пояснень щодо виникнення щелеп та щелепноротих взагалі. Але наприкінці силуру з'являються значно прогресивніші форми – так звані панцирні риби, яких раніше вважали предками всіх інших хребетних.

Одним із головних надбань цих тварин були щелепи, які дозволили хребетним перетворитися з фільтраторів на хижаків, оскільки ці утворення виявилися придатними для схоплювання та утримання здобичі.

Можна вважати, що саме щелепи зробили хребетних тварин такою впливовою групою (щелепнороті з часом витискають вогоріг щиткових – ракоскорпіонів).

Плавиці дозволили риbam швидше пересуватися. З підвищенням рухливості тварин відповідно відбувається формування зручнішої обтічної форми тіла та часткова втрата зовнішнього скелета (зберігається переважно на передньому кінці тіла). Більшість представників панцирних риб можна вважати тупиковими гілками еволюції (недалі спроби природи), але саме вони дають початок хрящовим риbam – акулам, скатам тощо.

Раніше вважалося, що кісткові риби беруть свій початок від акулоподібних предків (хрящові риби), а кістковий скелет у них виникає пізніше як новоутворення. Нині вчені дійшли висновку, що кістковий скелет ці риби отримали від предкових хребетних, а в подальшому відбулася його суттєва модернізація. Можливо, що такою предковою групою кісткових були акантоді (стародавня нечисленна група примітивних дрібних риб, які проіснували від пізнього силуру до пермі). Ця група не має спільних рис з акулами й панцирними рибами, а будова черепа та вісцерального скелета наближує їх до кісткових.

Відсутність спільного предка в усіх щелепноротих не дає можливості остаточно вирішити питання про співвідношення хрящових та кісткових риб, а також вимерлих груп. Очевидно, ці групи мали незалежне походження, але остаточно пояснення ще попереду.

Перші справжні кісткові риби виникають у нижньому девоні (трохи раніше, ніж акули), а всередині девону вони були домінуючими в прісноводних водоймах. Вважається, що ці форми мали легні, які допомагали їм переживати засуху. Пізніше, особливо з переходом більшості кісткових до морського середовища, легні зникають як непотрібні або ж перетворюються на плавальний міхур (за незначною кількістю сучасних винятків).

Практично відразу кісткові риби поділилися на дві великі групи – лопателері та променелері. Представники перших дали початок наземним хребетним, а другі пішли шляхом групового прогресу: починаючи з карбону, вони стають домінуючою групою риб і завдяки процесу адаптивної радіації дають близько 20 000 сучасних видів (найчисленніша за видовим складом сучасна група хребетних).

20.7. Вихід хребетних на суходіл

Найімовірнішим вважається походження суходільних хребетних тварин від кистеперих риб, які були дуже поширеними в девонський період. Раніше існувала думка, що безпосередніх

предків наземних хребетних слід шукати серед дводішних риб, оскільки останні мають велику кількість спільних з амфібіями ознак, але особливості будови черепа, плавців тощо роблять цю точку зору безспідставною.

Для виходу хребетних на суходіл була необхідна ціла низка ароморфних перетворень їх анатомо-морфологічних та фізіологічних властивостей.

Найважливішими серед них можна вважати появу легеневого дихання та розвиток п'ятипалої кінцівки. Рипідистії (вимерлі представники кистеперих, безпосередні предки наземних хребетних) вже мали легні, які допомагали їм переносити засушливі періоди, бо в девоні досить часто відбувалося зневоднення суходільних водойм. Також вважається, що вони не плавали, а практично "повзали" по дну водойм серед зарослої гущавини за допомогою своїх м'ясистих плавців. Таким чином, легні та кінцівки виникли як пристосування до умов існування у водоймах з нестачею кисню, а в подальшому стали найважливішою передумовою виходу хребетних на сушу.

Освоєння іншого середовища існування вимагало перетворення майже кожного органа. Так, виникнення легенів призводить до появи другого кола кровообігу й необхідності розділення артеріальної та венозної крові (в амфібій відбувається поділ передсердя на два). На суходолі найважливішими органами руху стають кінцівки (рис. 20.5), які повинні підтримувати тіло над ґрунтом і бути здатними до пересування (у водному середовищі основним органом руху виступав хвіст риб, а плавці слугували переважно для регулювання положення тіла). Необхідність спираючі на кінцівки зумовлює формування поясів кінцівок, з якими вони з'єднуються за допомогою суголбов шарнірного типу. Самі кінцівки амфібій утворені на зразок важелів, що дозволяє одночасно виконувати дві функції – опори й руху; складаються вони з трьох головних відділів: плече (стегно), передпліччя (гомілка) та кисть (стопа).

Через малу цілісність повітряного середовища орієнтуватися завдяки поворотам всього тіла стає неможливим, тому голова набуває рухливості відносно тулуба. Виникає необхідність зміцнення черепа, що призводить до зростання освової частини з вісцеральною (формується аутостичний тип). Унаслідок цього гіомандибуляре, який раніше об'єднував зазначені частини черепа, втрапив свою початкову функцію і перетворився на слухову

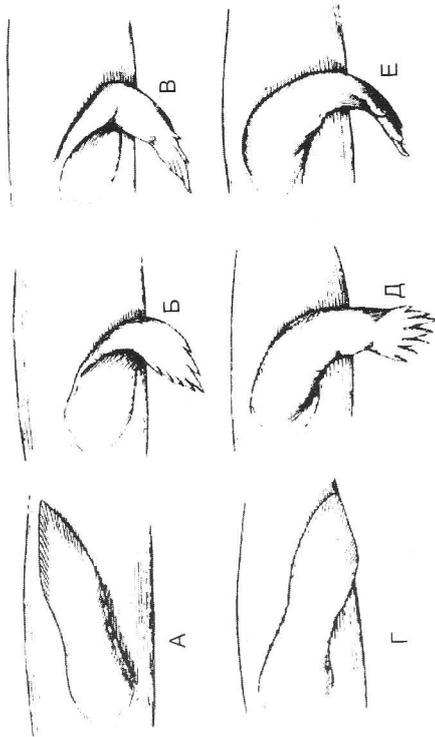


Рис. 20.5. Схема зміни процесу положення парних кінцівок при перетворенні риби на амфібію (за А. Ромером, Т. Парсонсом, 1992): А-В – грудна кінцівка; Г-Е – тазова кінцівка; А, Г – положення в риби; В, Д – перехідна стадія; В, Е – положення в амфібії

кістку (частина середнього вуха). Необхідність в ускладненні органа слуху викликана відмінністю поширення звукових хвиль у водному та повітряному середовищі. Крім того, анатомо-морфологічної, а інколи й фізіологічної перебудови зазнає й більшість інших органів.

І все ж вважати амфібій цілком наземними формами не можна, оскільки вони ще не втратили зв'язок з водним середовищем.

Легені цих тварин забезпечують лише 30–70% загальної кількості кисню, що використовується організмом, іншу частину постачає шкірне дихання. Саме тому їх шкіра повинна завжди залишатися вологою. Водно-сольовий обмін у них також майже не змінився: нирки амфібій – мезонефрічного типу, унаслідок чого їх робота спрямована на виведення з організму зайвої вологості, яка безпосередньо всмоктується через шкіру. Але найбільший зв'язок з водним середовищем простежується при здійсненні амфібіями репродукції: вода необхідна як для запліднення яйцеклітин, так і для подальшого розвитку личинок (пуголовки), які лише після метаморфозу перетворюються на дорослі форми й виходять на суходіл. За своєю будовою пуголовки більше схожий на рибу, ніж на дорослу тварину: має плавці, бічну

лінію, зовнішні (потім внутрішні в деяких форм) зябра, одне коло кровообігу, двокамерне серце тощо.

Першими наземними тваринами вважаються іхтіостеги, які, за винятком кінцівок, ще дуже нагадували звичайну рибу. Вони були першими представниками лабіринтодонтів – великої групи примітивних амфібій, які виникли всередині девону й дали початок сучасним формам та рептиліям.

20.8. Прогресивний розвиток суходільних рис

Першими справжніми суходільними тваринами можна вважати лише рептилій, які виникають в карбоні й стають панівними формами в мезозойську еру.

Перш за все, це було викликано появою амніотичного яйця, що дозволило плазунам цілком позбутися залежності від водного середовища на всіх етапах онтогенезу. Амніотичне яйце має спеціальні зародкові оболонки, які захищають зародок від висихання (перудусім – амніон). Наступним суттєвим досягненням рептилій у перебігу онтогенезу стає зникнення метаморфозу, а всі процеси перетворення при цьому було перенесено на ембріональні стадії розвитку (процес ембріоналізації онтогенезу). Крім цього, амніотичне яйце зменшує негативний вплив зовнішнього середовища на загальний хід розвитку зародка, завдяки чому зростає автономізація онтогенезу рептилій.

Цілий ряд суттєвих перетворень у морфології та фізіології рептилій дозволив їм піти шляхом широкої адаптивної радіації та групового прогресу. У шкірному покриві з'являється рогова луска, яка щільно вкриває все тіло тварин і захищає його від механічних ушкоджень та втраг вологи (нечисленність шкірних залоз також суттєво знижує її втрату). Така будова шкіри дозволяє рептиліям у дорослому стані позбутися залежності від вологості й займати досить засушливі ландшафти, зокрема пустелі. Крім цього, відбувається значна перебудова водно-сольового обміну тварин взагалі: формується справжня (тазова) нирка, яка виробляє переважно сечовину та сечову кислоту, що значно зменшує виведення води з організму. Тепер функцію водного та сольового обміну майже повністю перебирають на себе нирки, унаслідок чого чіткіше регулюється виведення зайвої вологості та продуктів розпаду.

Амфібії значну кількість енергії витрачають на підтримання тулуба над поверхнею ґрунту, тому в рептилій починається активна перебудова вільних кінцівок: у більшості форм рух відбувається на напіввипрямлених кінцівках, а в найбільш розвинених кінцівки зміщуються під тулуб (максимально наближуються до центра ваги, що зменшує витрати енергії на підтримання тіла в зазначеній позі).

Необхідність зміцнення опори для вільних кінцівок зумовлює утворення грудної клітини, яка складається з ребер, що з'єднуються з грудиною. Посилення опори пояса задніх кінцівок відбувається шляхом збільшення кількості тазових хребців до двох. З підвищенням спритності тварин виникає потреба в зростанні кількості інформації, яка отримується організмом, що досягається посиленням рухливості голови. Відбувається цей процес двома шляхами:

- 1) збільшення кількості шийних хребців до 7–10;
- 2) суттєве перетворення перших двох хребців: атлант втрачає своє тіло (набуває вигляду кола), а епістрофей з'єднується з тілом атланта, який формує зубоподібний відросток, навколо якого відбувається обертання атланта.

Оскільки шкіра перестає відігравати роль постачальника кисню, виникає необхідність у посиленні дихальних рухів та збільшенні відносної площі дихальної поверхні. Останнє майже в усіх амніот відбувається внаслідок ускладнення внутрішньої будови легенів: легеневі міхури амфібій поступово перетворюються на багатоканальні губчасті легені, до яких повітря надходить через трахею та бронхи. Вдих та видих здійснюється завдяки утворенню грудної клітини, у рухах якої беруть участь міжреберні та черевні м'язи.

З ефективністю газообміну безпосередньо пов'язана й будова кровоносної системи. Втрата шкірного дихання та підвищення ефективності легеневого створюють умови для остаточного розподілу артеріальної та венозної крові. Для цього в серці виникає часткова перегородка, яка поділяє шлуночок на артеріальну та венозну камери, і спеціальні клапани, які регулюють послідовність течії крові по дугах аорти. Такий механізм забезпечує досить ефективний розподіл кров'яних потоків. Вважається, що вже деякі високорозвинені форми динозаврів мали чотирикамерне серце та справжню теплокровність.

Усі ці пристосування виникли не одночасно. Так, котилозаври (перші рептилії) від своїх предків відрізнялися хіба що особливостями розмноження (амніотичне яйце). Наприкінці пермі

виникають терапсиди – хижі активні тварини, які були на той час досить поширеними. Лікоть та коліно в них були наближені до бічної поверхні тулуба (паралельно такі самі пристосування виникають у кількох груп архозаврів). Але поява в тріасі інших великих груп більш розвинених рептилій, зокрема динозаврів, призводить до вимирання більшої частини терапсид (залишилися лише дрібні форми). Упродовж тріасу, юри та крейди з'являються рептилії, а потім і дрібні ссавці, що виникли від них у тріасі, знаходилися під тиском динозаврів.

Серед ящеротазових динозаврів переважали великі довгоногі хижаки, які полювали в першу чергу на рослиноїдних динозаврів (ссавці тоді були дуже дрібними). У водному середовищі панували такі форми, як плезіозаври та іхтіозаври, а в повітряному – птерозаври. Проте саме завдяки тиску з боку динозаврів ссавці виробили настільки ефективні пристосування, що після зникнення останніх у кайнозойській ері вони стають панівними наземними формами.

Серед суттєвих досягнень ссавців слід відзначити в першу чергу їх інтелектуальні здібності, за якими вони значно перевищують рептилій.

Розвиток інтелекту став можливим лише після об'єднання кількох суттєвих ароморфозів, які вже виникли окремо в різних представників рептилій, але поодиночі не давали такого підвищення загального рівня організації.

У ссавців прискорюються метаболічні процеси завдяки остаточному розподілу малого та великого кіл кровообігу в серці (утворюються два шлуночки), що значно підвищує ефективність газообміну в тканинах. Збільшення загального об'єму легенів, які займають майже всю грудну клітку, та їх внутрішня диференціація (виникнення альвеол) сприяє кращому поглинанню кисню, а утворення діафрагми покращує механізми вдиху-видиху. У нирках відбувається редукція ворітної системи, що покращує обмін речовин та дозволяє більш послідовно підтримувати внутрішній гомеостаз. Завдяки розвитку волосяного покриву та шкірних залоз у ссавців їм у нормі підтримувати температуру тіла на постійному рівні незалежно від умов навколишнього середовища (гомойотермічність). Це, у свою чергу, вимагає суттєвих енергетичних затрат, а отже, посилення живлення. Диференційована зубна система дозволяє звірям піти шляхом широкої адаптивної радіації щодо їжі, яку вони використовують.

Принципові зміни відбуваються й у розмноженні ссавців: зародок починає розвиватися в статевих шляхах самиці (у матці), де в найрозвиненіших форм виникає спеціальне пристосування – плацента. Це дозволяє значно підвищити результативність розмноження, оскільки зародок отримує з тіла самиці необхідні поживні речовини, віддає продукти обміну й стає недосяжним для хижаків. Народжене маля самиця годує молоком, досить довго піклується про нього, що забезпечує краще виживання тварин і дозволяє молодим особинам навчатися – засвоювати навички, необхідні для подальшого самостійного існування.

Крім перелічених, існують ще кілька пристосувань, які дозволили ссавцям дати широку адаптивну радіацію й забезпечити виживання в найрізноманітніших умовах. Але більшість із цих адаптивних перетворень має значення лише для окремих груп ссавців відповідно до умов їх існування (алогенні перетворення).

Велика кількість рис, властивих ссавцям, виникає й у птахів, що відокремились від рептилій у юрський період. Але завдяки тому, що птахи пристосовані переважно до життя в повітряному середовищі, вони набувають чимало спеціалізованих рис. Початок цій групі хребетних тварин дають не птерозаври, які були здатні до польоту завдяки шкірній перетинці між вдовженим четвертим пальцем передніх кінцівок та тілом (ускладнений політ), а інша група, єдиним відомим представником якої сьогодні є археоптерикс.

Основним надбанням птахів стає шір'я, яке виникає, як і волосся у ссавців, унаслідок перетворення луски рептилій. Воно забезпечує ефективну теплоізоляцію та можливість польоту. Ця здатність вимагає дуже інтенсивного обміну речовин, тому в них також відбувається розділення великого та малого кіл кровообігу, але на відміну від ссавців зберігається права дуга аорти. Ефективний механізм дихання на землі у птахів подібний до ссавців, за винятком відсутності діафрагми, але в повітрі він стає недостатнім. Для цього у птахів утворюються повітряні міхури, в яких газообмін не відбувається: вони виконують функцію резервуарів. Міхури наповнюються та спорожнюються відповідно, з підніманням та опусканням крил, тому газообмін у легенях відбувається як при вдиху, так і при видиху. Особливий механізм клапанів забезпечує постійний рух повітря в повітряних ходах птахів лише в одному напрямку. Механізм поглинання кисню за принципом протитечі дозволяє птахам підні-

матися високо в небо, де тиск кисню значно падає. Велика потреба в поживних речовинах забезпечується активним травленням та постійним пошуком їжі.

Усе це призводить до того, що птахи, як і ссавці, є теплокровними тваринами з добре розвиненими механізмами підтримання гомеостазу, а підвищена інтенсивність процесів обміну забезпечує вищу температуру тіла, ніж у ссавців.

Розмножуються птахи, на відміну від ссавців, відкладанням досить великих за розмірами яєць (у дрібних видів загальна вага кладки майже дорівнює вазі самиці). Сформоване піклування про молодняк робить їх розмноження не менш ефективним, ніж у ссавців.

Антропогенез

Сьогодні вважається, що примати відокремились від спільного стовбура комаходних близько 70 млн років тому, а їх поділ на вузьконосих та широконосих відбувся не раніше, ніж 35 млн років тому. Виокремлення гомінід з африканських людиноподібних мавп сталося понад 7–8 млн років тому. Їх можна поділити на дві великі групи – австралопітеки та представники роду *Homo*, останні з яких з'явилися близько 2 млн років тому. Виникнення людини сучасного типу датується останніми 50–150 тис. років, тому людина розумна є досить молодим біологічним видом.

При визначенні унікальності людини виникає низка питань, найголовнішими з яких є два: 1) людина як біологічний вид так само унікальна, як і будь-який інший біологічний таксон; 2) відмінності між людиною та іншими біологічними видами є незначними – генетичні не перевищують 1%, а поведінкові вкладаються в межі вищих приматів. Біологи вважають людей справжніми приматами, які успадкували значну кількість ознак від спільного предка всіх приматів, але добре їх пристосували до особистих цілей. Формування суто людських ознак не було неминучим та визначеним заздалегідь, а сталося як наслідок адаптивних можливостей у вирішенні нашими предками екологічних та філогенетичних проблем, що поставали перед ними.

21.1. Історичний літопис розвитку людини розумної

За однією з гіпотез, першою предковою формою людини був рамашітек, а загальна історія антропогенезу нараховувала близько 15 млн років. Ґрунтувалося це припущення переважно на будові зубної системи, яка є єдиною досить детально вивченою анатомічною ознакою, спільною майже для всіх гомінід (реду-

ковані ікла, потовщена зубна емаль, збільшені передкутні та корінні зуби в рамашітека). Враховуючи зазначені характеристики, вчені побудували класичну модель розвитку гомінід, яка свідчила про досить давнє відокремлення гілки, що вела до сучасних людиноподібних мавп.

Пізніше з'ясувалося, що така сама будова зубної системи властива й іншим формам, зокрема сучасним людиноподібним мавпам (орангутанг) та деяким вимерлим формам (гігантопітек, сівашітек). Унаслідок цього рамашітека почали розглядати виключно як результат дивергентної еволюції, а загальний обсяг антропогенезу скоротили до 7–8 млн років. Накопичення викопних решток імовірних предків людини, ознаки яких виявилися конвергентними, примусило відмовитись від уявлення про одностійність загального характеру антропогенезу від простіших до вищих форм.

Першим представником давніх гомінід нині вважається афарський австралопітек (*Australopithecus afarensis*), який з'явився в пліоцені (близько 4–5 млн років тому) і вже мав усі риси, притаманні справжнім гомінідам, зокрема був здатний до прямоходіння.

Саме ця невелика за розмірами форма могла бути безпосереднім предком усіх пізніших форм.

Між 4 і 3 млн років тому відбувається поділ спільної гілки гомінід на кілька видів, що дає два основних напрямки розвитку людини. До першого слід віднести австралопітеків, які мали суттєві відмінності в ранніх та пізніх формах. До ранніх видів учені, крім афарського, також відносять африканського австралопітека (*A. africanus*), якого інколи об'єднують з попереднім в один вид. Вони мали витончену, граціозну будову тіла, відрізнялися кулястою формою черепа, сильно редукованими іклами; будова кисті, стопи, тазу були, як у сучасної людини, хода була прямою тощо. Згодом в Африці виникають представники пізніх австралопітеків (принаймні розрізняють два види – *A. boisei* та *A. robustus*), які характеризувалися масивною будовою тіла.

У цілому група австралопітеків (перекладається як «південна мавпа») була ближчою до людини порівняно з сучасними людиноподібними мавпами. Найбільшу схожість мала будова зубів та зубної системи (у більшості видів навіть передкутні зуби були двобугорковими, як і в людини). Об'єм мозку коливався в

межах 450–550 см³, зріст становив 100–150 см. Ці мешканці відкритих просторів були переважно всеїдними, хоча пізні форми були більш рослинодійними; мав місце й канібалізм. Вважається, що австралопітеки вже використовували деякі примітивні знаряддя праці, а окремі види – навіть вогонь.

Іншим відгалуженням антропогенезу стає поява роду *Homo*, першим представником якого була людина уміла (*H. habilis*). На відміну від австралопітеків щелепи та зуби у неї були значно менших розмірів, а об'єм черепа вже перевищував 650 см³. Будова ноги (великий палець вже не пропоставлявся іншим) говорить про завершення морфологічних перетворень, пов'язаних з прямоходінням. Сама назва “людина уміла” пов'язується з її здатністю виробляти справжні знаряддя праці з гальки (перехід до галькової культури визнається головною межею між людиною та її предковими формами).

Щодо співвідношення цих двох груп учені ще не дійшли згоди (рис. 21.1). Афарський австралопітек є найбільш ранньою формою серед усіх відомих гомінід і, можливо, дав початок пізнім формам. За одним припущенням, африканський австралопітек походить від афарського і є предком як масивних австралопітеків, так і представників роду *Homo*. Але існує думка, що австралопітеки та люди взагалі розійшлися ще до появи *Australopithecus afarensis*.

На початку плейстоцену співіснували як масивні австралопітеки, так і людина уміла. Але вже близько 1,6 млн років тому на зміну *H. habilis* приходять архантропи (*H. erectus*), а понад один мільйон років тому австралопітеки остаточно зникають (деякі фахівці вважають, що зникли вони пізніше).

Архантропи були цікаві тим, що починають розселятися й виходять за межі сучасної Південно-Східної Африки. Вони характеризувалися збільшенням розмірів тіла, досить великим обличчям та зубами (порівняно з сучасною людиною та *H. habilis*), добре розвиненими надорбітальними валиками тощо. Об'єм головного мозку сягав 800–1000 см³, що свідчить про їх здатність використовувати справжню мову (сучасна дитина починає говорити після зростання об'єму головного мозку понад 800 см³). Жили вони переважно в печерах або будували примітивні каменяні укриття. Проіснував цей вид дуже довго (від 1600 тис до 400 тис. років до нашої ери), майже не змінюючись на всьому ареалі існування (відомо багато форм – телантроп, синантроп, архантроп тощо).

Перехід до людини розумної (*H. sapiens*) почався з неандертальця (*H. sapiens neanderthalensis*). Існував він переважно в

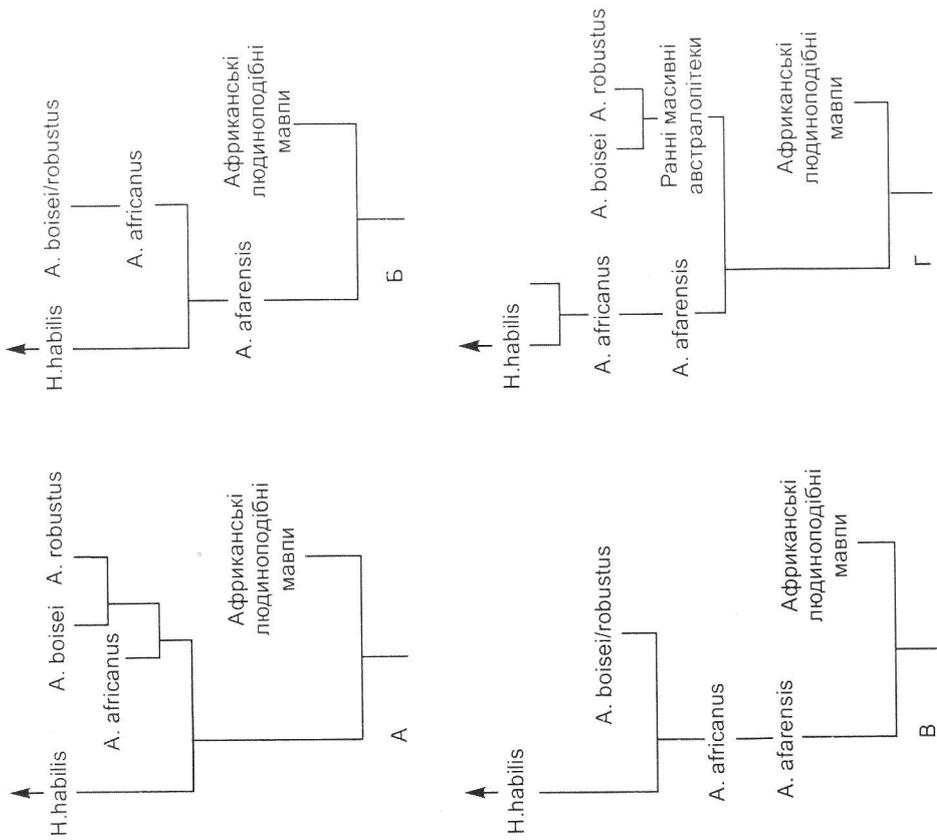


Рис. 21.1. Альтернативні філогенетичні схеми еволюції ранніх гомінід (за різними авторами з Р. Фоуллі, 1990)

Європі та Азії близько 350–50 тис. років тому. Щодо систематичного положення неандертальців, то єдиної думки серед учених не існує: дехто вважає цю форму підвидом людини розумної, інші ж – взагалі незалежним комплексом видів.

За своїми анатомо-морфологічними особливостями ці форми ще значно відрізнялися від людини сучасного типу. Об'єм мозку в цього виду вже сягав у середньому 1500 см³, надзвичайного розвитку набули відділи, пов'язані з логічним мисленням.

Неандертальці широко застосовували вогонь, суттєво вдосконалили знаряддя праці, але вони ще не позбулися канібалізму.

Нині вчені дійшли висновку, що неандертальці є гетерогенною групою, зокрема їх ранні та пізні форми мали суттєві морфологічні відмінності. Перші з них були менш розвинені фізично, ніж останні, але мали тенденцію до формування суспільства, завдяки чому ранні неандертальці вижили в умовах значної еволюційної конкуренції, давши початок людям сучасного типу.

Як неандертальці, так і кроманьйонці (*H. sapiens sapiens*) певний час існували разом, але коли відбувся перехід до останніх, поки що остаточно не з'ясовано. З певною імовірністю можна зазначити, що близько 40 тис. років тому людина сучасного типу залишилась єдиним представником гомінід і поширилась по всій земній кулі, хоча, можливо, ще досить довго співіснувала разом з іншими групами палеантропів.

21.2. Передумови розвитку людини

Первісний деревний спосіб життя багато в чому зумовив особливості загального типу будови тіла приматів.

При ньому зникає необхідність мати розвинений нюх, тому відбувається редукція цього органа чуття й суттєве скорочення обличчя черепа. Натомість посилюється значення зору, зокрема при пересуванні тварин з гілки на гілку (брахіація). Відбувається зближення очей, що забезпечує розвиток бінокулярного зору, який дозволяє точніше корегувати дії тварини. Зберігається первинний тип будови кінцівок: залишаються практично всі елементи пояса та вільних кінцівок, їх здатність до руху. При цьому збільшуються розміри фалангів пальців і зростає їх рухливість, що забезпечує краще тримання за гілку. Перший палець на обох кінцівках протиставляється всім іншим, завдяки чому утворюється кінцівка хватального типу. Такі пристосування підвищують активність приматів у цілому.

Складна поведінка, активний рух, деревний спосіб життя та живлення їжею тваринного походження спричиняються до збільшення розмірів головного мозку порівняно з розмірами тіла тварини, що є життєвою необхідністю для існування приматів у таких умовах. Ці тварини легко пристосовуються до різних видів їжі, тому відбувається перехід від комахоїдності до всеїдності. Загальним напрямком розвитку приматів також можна

вважати збільшення розмірів організму, загального терміну життя та, відповідно, тривалості розвитку дитинства.

Причини збільшення розмірів тіла можуть бути різними: для зменшення енергетичних витрат, відносного збільшення розмірів головного мозку, кращого пошуку їжі, захисту від хижаків, збільшення розмірів індивідуальної ділянки, стадності тощо. Наслідком укрупнення організму стає переважання К-добору, який спрямований на індивідуальне виживання окремих особин. Саме він формує піклування про нащадків, відповідне підвищення в молоді здатності до навчання та подовження загального терміну їх розвитку, посилення зв'язків у суспільстві тощо. Особливу роль у навчанні відіграє наслідування поведінки інших організмів.

Близько 14–8 млн років тому мало місце суттєве похолодання на Землі, унаслідок чого починається формування відкритих просторів – степів, саван, пампасів тощо. Приблизно в цей час відбувся “вихід” предків людини з лісових біотопів на відкриті ландшафти. Дійсні його причини невідомі, але це зумовило суттєві зміни в організації гомінід і стало необхідним етапом у їх подальшому еволюціонуванні.

Коротко еволюцію людини можна сформулювати так: “Вона зіслізла з дерева на землю”.

Спонукало її до цього, найбільш вірогідно, дві обставини: обмеження, пов'язані з деревним способом життя, – розмір тіла, який у наземних видів відносно великий (та цієї передумови ще недостатньо); екологічна причина – скорочення площі лісів та поява саван – зумовила загальну тенденцію в приматів до освоєння нових екологічних ніш.

Переважають розвиток зору з усіх органів чуття вимагав від наших імовірних предків постійного пильнування в навколишньому середовищі. Саме за допомогою зору гомініди відшукували можливі об'єкти полювання та хижаків або інших можливих ворогів. У савані, вкритій високою рослинною густиною, для цього потрібно було ставати на задні кінцівки, щоб піднятися над рівнем рослинності (подібні пристосування властиві й іншим мешканцям відкритих ландшафтів – бабакам, ховрашкам тощо). Можливо, що саме ця обставина зумовила поступовий перехід ранніх гомінід до прямоходіння. Це, у свою чергу, вивільняє передні кінцівки (зміна функцій), що дозволяє активніше використовувати їх у повсякденному житті. Уже перші австралопітеки постійно застосовували різні природні предмети.

З першим виготовленням найпростіших знарядь поступово формуються й сама людина.

Усі гіпотези стосовно виникнення прямоходіння в гомінід можна поділити на дві великі групи:

- 1) ті, що пояснюють появу біпедії прямими перевагами, які вона надає цим тваринам для руху;
- 2) ті, що вважають біпедію побічним продуктом дії інших факторів природного добору, які було спрямовані переважно на хватальну функцію верхніх кінцівок.

Безсумнівною передумовою еволюції людини було формування суспільства. Зрозуміло, що на рівні австралопітеків можна вести мову лише про створення стада передлюдей, але вже на цьому етапі вони були здатні утворювати звукосполучення (крики-заклики), що дозволяло полювати та захищатися разом, обмінюватися примітивною інформацією. Саме з цього починається соціальна еволюція людини, яка згодом усе більше переважає над біологічною.

21.3. Соціальна еволюція

Подальша еволюція людини відбувалася в кількох напрямках: трансформація родового суспільства, розвиток трудової діяльності та вдосконалення знарядь праці, формування мови та культурна еволюція. І все це – одночасно.

Однією з суттєвих проблем антропології є неоднозначність тлумачення терміна “культура”. Культура як небіологічні особливості поведінки людини (мова, виготовлення знарядь труда, символічне мислення тощо) передається не генетичними механізмами, а завдяки навчанню. Поступово розвиток людини відокремлюється від основної течії біологічної еволюції: для людини природний добір якщо й не замінюється повністю, то, принаймні, суттєво доповнюється паралельним процесом культурного добору.

Проте значна кількість рис людської культури в певному обсязі виявляється й у поведінці інших тварин. Типи поведінки, які формуються під впливом навчання, дуже поширені серед тварин і можуть набувати вигляду розвитку “традицій” у популяції. Розвиток окремих культурних проявів поведінки людини, імовірно, відбувався більш-менш незалежно, тому повний набір “культурних” проявів наших далеких предків може

певним чином ускладнювати наші уявлення про загальні причини та хід антропогенезу.

Вивільнення передніх кінцівок, їх п'ятипалість, протиставлення великого пальця іншим та збільшення рухливості окремих суглобів дозволили предкам людини перейти до трудової діяльності. Ще мавпи за допомогою передніх кінцівок могли використовувати природні предмети як знаряддя (знаряддя діяльності). Але виготовлення спеціальних предметів, чим і характеризується трудовою діяльністю, змогла освоїти лише людина, точніше перший представник роду *Homo* – людина вміла (*H. habilis*). Саме вона була творцем так званої олдувайської (гальскої) культури – найбільш ранньої сходинки епохи палеоліту (кам'яного віку), яку й слід розцінювати як початкову фазу становлення людського суспільства.

Вважається, що справжнє суспільство неможливе без спілкування за допомогою символічних категорій, які кодуються словами (мови). Ми не можемо категорично стверджувати, що в австралопітеків мова понять була відсутньою зовсім, але в *H. habilis* унаслідок збільшення об'єму мозку вже стає можливим понятійне спілкування.

Досі невідомо, використовувала людина спочатку жести, а потім виробила звукову мову чи відразу пішла шляхом удосконалення навичок мовлення паралельно з розвитком відповідних ділянок мозку. У сучасних дітей також спочатку розвивається “мова жестів”, а вже потім справжня мова. Наслідуювання жестів значно простіше, ніж мови, то, імовірно, жестикуляція була первинним способом спілкування. Можливості мовлення розширюються в людини прямоходячої (*H. erectus*), яка навчається членороздільно вимовляти, імовірно, майже всі звуки, які і сучасна людина.

Виникнення мови уможливило не лише спілкування між окремими членами суспільства, але й передачу інформації з покоління в покоління. Тому старі, досвідчені особини набувають особливої цінності як “розум” усього суспільства (подібно до того, як панують старших у багатьох народів світу). Це зумовлює розвиток альтруїзму – шклування не лише про своїх дітей, а й про старих особин, а потім взагалі про всіх членів своєї родинної групи. Тому поступово зменшується і практично зникає в *H. sapiens* канібалізм (крім культового).

Збільшення об'єму мозку, удосконалення кисті як органу праці, передача досвіду сприяють активному розвитку трудової діяльності, створенню нових знарядь тощо. Люди не лише освоюють печери, а й починають будувати житло з каміння та кісток

великих тварин, зокрема з мамонтів, вчаться виготовляти одяг. Значно підносить загальний рівень людини здатність добувати вогонь. Його використовують не тільки для приготування їжі, а й для виготовлення глиняного посуду, а потім — і нових, більш досконалих знарядь, зокрема з бронзи.

З розвитком суспільства, накопиченням досвіду, спілкування за допомогою усної мови вже стає недостатнім. Тому з'являються перші способи передавати інформацію за допомогою наскельних зображень. Так виникає справжня культура, звичай, а пізніше й релігія.

Саме людина сучасного типу відзначається дуже активним духовним розвитком, який не властивий жодному іншому виду тварин.

Особливе значення для подальшої еволюції людини мало приручення тварин та окультурення рослин. Якщо раніше людина цілком залежала від "дикої" природи, то після цього виникає відносна незалежність від полювання та збирання плодів, які є досить непостійним джерелом харчування. Людина переступає поріг до рослинництва та скотарства, які дають більш постійне задоволення потреб. Це сприяє вивільненню якогось часу від необхідності постійного пошуку їжі і відкриває можливість до розвитку творчої діяльності людини — з'являються надлишки, що дозволяють годувати не лише працівників, а й "раціоналізаторів", які виводять людство на шлях науково-технічної революції. Саме завдяки їй ми зайняли те центральне місце в біосфері, на якому нині й знаходимось. Але, з іншого боку, та сама НТР викликає багато проблем у сучасному житті людства, а особливо в його майбутньому.

На початку свого існування людина була настільки нечисленною й займала невеликий ареал, що говорити про її особливий вплив на довкілля не має потреби. Але поступовий розвиток призвів навіть у палеоліті (близько 15 тис. років тому) до суттєвих наслідків людської діяльності. Сьогодні вже доведено вирішальну роль людини у зникненні великих ссавців — мамонтів, шерстистих носорогів, печерних лева, гієни та ведмедя. Значний тиск відчували й інші види, зокрема тарпани. Таким чином, поступове зростання чисельності людини та винищення великих видів призвело до першої екологічної та економічної кризи. Вихід з неї завдячує винаходу лука (полювання на нові жертви), а особливо неолітичній революції (близько 10 тис. ро-

ків тому) — переходу до сільського господарства. Зайнявшись скотарством та рослинництвом, людина отримала можливість наростити свою чисельність у тисячі разів. Водночас зростала чисельність і свійських тварин, випалювалися ліси тощо. Одним із наслідків цієї діяльності було формування пустель (ще 10 тис. років тому Сахара не була пустелею), що триває й у наш час. Крім того, навколо поселень людини з'являються синантропні види, у першу чергу пацюки та миші, які сприяли поширенню чуми.

З цієї другої екологічної кризи людина вийшла двома шляхами: захопленням нових ділянок на півночі та переходом до зрошувального землеробства (у цих місцях утворюються давні цивілізації). Наступним поштовхом було відкриття Колумбом Америки, що сприяло першій зеленій революції — відбулося переселення багатьох видів рослин і тварин, змінилася природа Північної та Південної Америки, Австралії, багатьох острівних екосистем. Завдяки новим рослинним ресурсам різко зросла чисельність людей, відбувся взаємообмін хворобами (віспа — до Америки, сифіліс — до Європи). Сучасне людське суспільство існує не лише за рахунок ресурсів сучасної біосфери, але й використовує продукти попередніх біосфер. Лозунг „Все для людини” є антиекологічним і призводить до тих наслідків, які ми сьогодні спостерігаємо в природі.

У той же час найбільший конфлікт між діяльністю людини та природними процесами пов'язаний з відмінностями дії антропогенних факторів порівняно з природними. М.О. Воронков виділяє такі найважливіші особливості антропогенних факторів:

- 1) випадковість дії і через це непередбачуваність для організмів, а також, як наслідок, значні зміни рівноваги в довкіллі, які не відповідають адаптаційним можливостям організмів;
- 2) майже необмежені можливості впливу на організми, не включаючи повного знищення, що в нормі невластиве природі (вплив може бути цілеспрямованим, як у випадку з бур'янами чи шкідниками, або опосередкованим — забруднення, перетворення довкілля тощо);
- 3) антропогенні фактори як результат діяльності людини виступають специфічними (модифікуючими), що виявляється в змінах природного середовища в несприятливому напрямку для організмів, або ж у привнесенні чужорідних компонентів (ксенобіотики);
- 4) створення людиною низки соціальних факторів, які стали її середовищем і набули не меншого значення, ніж природні.

Унаслідок зазначених відмінностей людська діяльність здатна змінювати певним чином природні процеси, але далеко не завжди в сприятливий для себе бік. Тому однією з найважливіших сучасних проблем людства є необхідність відтворення природних взаємин з довіллям (програми сталого розвитку, формування ноосфери тощо).

ТЕСТ-КОНТРОЛЬ

1. Вископні залишки зниклих тварин або рослин використовують для впорядкування геологічних відкладень у випадку:
 - а) ідентифікації;
 - б) геологічного накладання;
 - в) біостратиграфічної кореляції.
2. Визначення геологічного часу біологічних об'єктів за вмістом ізотопу вуглецю ^{14}C використовується для часового проміжку:
 - а) десятки тисяч років;
 - б) сотні тисяч років;
 - в) мільйони років.
3. Аксіома "Випадкові зміни генетичних програм при реалізації фенотипу можуть багаторазово посилюватись" належить:
 - а) А. Вейсману;
 - б) М.К. Кольцову;
 - в) М.В. Тимофееву-Ресовському.
4. Згідно з теорією стаціонарного стану:
 - а) життя виникло внаслідок певної надприродної події в минулому;
 - б) життя існувало завжди;
 - в) життя постійно виникає з неживої речовини.
5. "Створення" Ван Гельмонтом мишей за допомогою темної шафи, брудної білизни та жмені пшениці використовувалося як доказ:
 - а) креаціонізму;
 - б) довільного зародження;
 - в) панспермії.
6. Криптозой – це:
 - а) еон;
 - б) ера;
 - в) період.
7. Архей розпочався:
 - а) 4,6 млрд років тому;
 - б) 3,5 млрд років тому;
 - в) 2,5 млрд років тому.
8. Формування еукаріотів відбулося в:
 - а) архей;
 - б) карелії;
 - в) рифейі.

9. Поява в кембрії тварин зі скелетними утвореннями пояснюється:
- а) зміною клімату на Землі;
 - б) зміною складу фауни;
 - в) зміною хімічного складу морської води.
10. Першим представником вищої рослинності була:
- а) куксонія;
 - б) сиглярія;
 - в) магнолія.
11. Вихід хребетних на суходіл відбувся в:
- а) ордовіку;
 - б) силурі;
 - в) девоні.
12. Ордовик розпочався:
- а) 500 млн років тому;
 - б) 440 млн років тому;
 - в) 405 млн років тому.
13. Пангея утворилася в:
- а) девоні;
 - б) карбоні;
 - в) пермі.
14. Перші представники рептилій з'явилися в:
- а) карбоні;
 - б) пермі;
 - в) тріасі.
15. Голонасінні рослини виникли понад:
- а) 350 млн років тому;
 - б) 300 млн років тому;
 - в) 250 млн років тому.
16. У тріасі з'являються перші:
- а) рептилії;
 - б) ссавці;
 - в) птахи.
17. Мезозойська ера розпочалася:
- а) 350 млн років тому;
 - б) 285 млн років тому;
 - в) 230 млн років тому.
18. Яка ера триває нині:
- а) кайнозойська;
 - б) мезозойська;
 - в) палеозойська?

19. Квіткові рослини як група з'явилися у:
- а) тріасі;
 - б) юрі;
 - в) крейді.
20. До палеогенової епохи належить:
- а) міоцен;
 - б) еоцен;
 - в) пліоцен.
21. Основою формування РНК-світу вчені вважають здатність молекул РНК до:
- а) реплікації;
 - б) репарації;
 - в) кодування.
22. Теорія симбіогенезу передбачає, що еукаріотична клітина сформувалася шляхом:
- а) піноцтозу;
 - б) поглинання однієї клітини іншою;
 - в) фагоцитозу.
23. Згідно з теорією гастрії Е. Геккеля, багатоклітинні тварини утворилися завдяки процесу:
- а) інвагінації;
 - б) міграції;
 - в) детермінації.
24. Без яких структур рослини не змогли б вийти на суходіл:
- а) коріння;
 - б) листки;
 - в) епідерма.
25. Мохоподібні вважаються тушиковою гілкою еволюції через:
- а) переважання спорифіту;
 - б) переважання гаметофіту;
 - в) залежність статевого процесу від наявності водного середовища.
26. Походження квітки від стробілів бенетитів передбачається теорією:
- а) теломною;
 - б) псевдантовою;
 - в) евантовою.
27. Розвиток будь-якої форми паразитизму обов'язково супроводжується:
- а) спеціалізацією;
 - б) спрощенням організації;
 - в) ускладненням життєвого циклу.

Список рекомендованої літератури

1. Беклемишев В.Н. Биоденалогические основы сравнительной паразитологии. – М., 1970.
2. Беклемишев В.Н. Методология систематики. – М., 1994.
3. Величко И.М. Когда и как возникли растения. – К.: Наукова думка, 1989.
4. Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. – М., 1978. – Т. 1, 2.
5. Гоженко В.О. та ін. Паразитизм як біологічне явище. – Запоріжжя: Вид-во ЗДУ, 2001.
6. Голубев Д., Солоухин В. Размышления и споры о вирусах. – М.: Молодая гвардия, 1989.
7. Гончаренко І.В. Будова рослинного організму. – Суми: ВТД «Університетська книга», 2004.
8. Григора І.М. та ін. Морфологія рослин. – К.: Фітосоціоцентр, 2004.
9. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология. – М.: Мир, 1990.
10. Данько Я.М. Проблема происхождения жизни. – Сумы: Изд-во «Университетская книга», 2001.
11. Догель В.А. Зоология беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1981.
12. Догель В.А. Курс общей паразитологии. – Л., 1947.
13. Жизнь животных // Под ред. В.Е. Соколова. – М.: Просвещение, 1987. – Т. 1–7.
14. Жизнь растений // Под ред. А.А. Федорова. – М.: Просвещение, 1974. – Т. 1–6.
15. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. – М.: Наука, 1979.
16. Кашкаров Д.Н., Станчинский В.В. Курс зоологи позвоночных животных. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
17. Киппенхан Р. 100 миллиардов солнц. – М.: Мир, 1990.
18. Левушкин С.И., Шилов И.А. Общая зоология. – М.: Высшая школа, 1994.
19. Лопатин И.К. Зоогеография. – Минск: Высшая школа, 1989.
20. Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1956.
21. Молостов В.Д. Вечности не дано. – Минск: Старый свет-принт, 1997.
22. Мороз С.А. История биосферы Земли. – К.: Заповіт, 1996. – Т. 1, 2.
23. Огнев С.И. Учебник зоологии позвоночных. – М.-Л.: МЕДГИЗ, 1938.
24. Рейвн П., Эверет Р., Айкхорн С. Современная ботаника. – М.: Мир, 1990. – Т. 1, 2.
25. Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных. – М.: Мир, 1992. – Т. 1, 2.
26. Роуз С. Устройство памяти. – М.: Мир, 1995.

28. Первинна порожнина тіла властива:
 - а) бичачому ціп'яку (*Taeniargynchus saginatus*);
 - б) людському гострику (*Enterobius vermicularis*);
 - в) медичній п'явці (*Hirudo medicinalis*).
29. Ентероцельна теорія походження целому передбачає його формування:
 - а) зі статевих залоз нижчих черв'яків;
 - б) як порожнину тіла в м'язовому зачатку;
 - в) від гастроваскулярної порожнини кишковопорожнинних та реброплавів.
30. Першими представниками хребетних вважаються:
 - а) щиткові;
 - б) панцирні риби;
 - в) круглороті.
31. Наземні хребетні походять від:
 - а) лагимерії;
 - б) дволишних;
 - в) рипідистій.
32. Першою справжньою наземною твариною слід вважати:
 - а) іхтіостегу;
 - б) стегоцефала;
 - в) котилозавра.
33. Найдавнішою предковою формою людини нині вважається:
 - а) рамапітек;
 - б) австралопітек;
 - в) сивапітек.
34. Першим представником роду *Ното* була:
 - а) людина уміла;
 - б) людина прямоходяча;
 - в) людина розумна.
35. Людину від тварин відрізняє:
 - а) мова;
 - б) поведінкові особливості;
 - в) зняряддева діяльність.

27. Рутнер М. Происхождение жизни. — М.: Мир, 1973.
28. Северцов С.А. Проблемы экологии животных. — М.: Изд-во АН СССР, 1951.
29. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1969.
30. Фоули Р. Еще один неповторимый вид. — М.: Мир, 1990.
31. Харрисон Дж. и др. Биология человека. — М.: Мир, 1979.
32. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии. — М.: Изд-во биологической и медицинской литературы, 1935.
33. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. — М.: Высшая школа, 1989.

ЗАКЛЮЧНЕ СЛОВО

Те, що гусінь називає
Кінцем Світу,
Вчитель називає метеликом.

Р. Бах

У своєму оповіданні "Запрошення на нічне полювання" Володимир Михайлов висловлює дуже цікавий сторонній погляд на устрій людської цивілізації. Один з його героїв (інопланетянин) поділяє всю літературу Землі на дві нерівноцінних частини: реалістичну та ту, що спирається на вигадку. До реалістичної ним віднесено події, викладені в творах Гомера, Свіфта, Рабле та інших, оскільки їх зміст скрізь викладається однаково (імовірно, мається на увазі переклади іншими мовами). Прикладами ж так званих "бродячих сюжетів" наводяться такі історичні особистості, як Петро Перший (велетень Петро), який зображується то катом, то благодійником свого народу. Саме розбіжність думок різних авторів земної літератури і надає підстави сторонньому спостерігачеві віднести історичну постать до ряду міфологічних вигадок.

На жаль, подібні проблеми не оминають і наукової літератури з еволюційної проблематики. Це стосується не лише відмови від еволюційного підходу взагалі через релігійні чи інші переконання, які досі властиві навіть науковцям. Значна кількість проблематичних питань теорії еволюції або філогенії окремих груп організмів має настільки розбіжні тлумачення, що дійсно заслуговує на віднесення до розряду міфологічного погляду на минуле нашої планети.

Незважаючи на наявні проблеми, не можна не визнавати наукового факту реальності еволюційних процесів у природі. Більше того, нові відкриття, які спочатку сприймаються як революційні та антидарвінівські, згодом укладаються в класичну схему еволюційних перетворень, підтверджуючи або децю уточнюючи певні положення. Тому, захоплюючись новітніми досягненнями науки, у жодному разі не слід забувати про доповідь, накопичений попередниками.

Автор цих рядків визнає право кожного мати власні погляди на проблематичні питання й сподівається на лояльне сприйняття викладених в посібнику положень. Так, за висловлюванням М.Ю. Ксюге, згідно з принципами, які діють в науці