

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ, МОЛОДІ ТА СПОРТУ УКРАЇНИ
ДНІПРОПЕТРОВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ім. ОЛЕСЯ ГОНЧАРА

І. О. Огінова, О. Є. Пахомов

ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ
(СИСТЕМНИЙ РОЗВИТОК ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ)

*Затверджено Міністерством освіти і науки, молоді та спорту України
як підручник для студентів вищих навчальних закладів*

Дніпропетровськ
Видавництво ДНУ
2011

УДК 576.12 *Гриф надано Міністерством освіти і науки України*
ББК 74.200.515 *(лист № 14/18-Г-1686 від 12.10.2007 р.)*
О 38

Рецензенти:

д-р біол. наук, проф. **М. М. Марченко**

(Чернівецький національний університет ім. Юрія Федьковича)

д-р біол. наук, проф. **В. К. Рибальченко**

(Інститут біології Київського національного університету ім. Тараса Шевченка)

Огінова І. О.

О 38 Теорія еволюції (системний розвиток життя на Землі) : підручник /
І. О. Огінова, О. Є. Пахомов. – Д. : Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2011. – 540 с.
ISBN 978-966–551–34–0

Підручник присвячений системному узагальненню наукового доробку світових учених у галузі дослідження проблем життя. Він містить такі розділи: загальні принципи самоорганізації матерії; основні напрями розвитку уявлень про самоорганізацію Всесвіту; хімічна еволюція; основні гіпотези про походження життя на Землі; можливі варіанти формування генетичного коду; еволюція генетичного матеріалу; еволюція онтогенезу; філогенез систем органів; еволюція нервової системи та психічного відображення; мікроеволюція; макроеволюція; антропогенез (біологічні та соціальні фактори гомінізації, ранні гомініди та відповідні культури); біосоціальний аналіз особливостей антропогенезу; системні перебудови біосфери за геологічним часом; ноосфера. Ці розділи об'єднують у єдину систему всі процеси, пов'язані з виникненням і подальшим розвитком життя на Землі. У межах програми для вищих навчальних закладів на сучасному науковому рівні розглядаються системні процеси виникнення і подальшого розвитку життя на Землі.

Для студентів біологічних, психологічних, педагогічних та медичних спеціальностей вищих навчальних закладів, а також для тих, хто цікавиться питаннями еволюції життя на нашій планеті.

Іл. 8. Табл. 5. Бібліогр. 69 назв.

Oginova I. O. Evolution Theory (System Development of Life in Earth): primer /
I. O. Oginova, O. Ye. Pakhomov. – Dnipropetrovsk : Dnipropetrovsk University
Press, 2011. – 540 p.

System processes of beginnings and subsequent development of life in Earth have been considered within the limits of programme for higher educational establishment.

For studens of biological, psychocological, pedagogical and medical higher educational establishments and for these who are intristing in questions of life evolution in our planet as well.

Fig. 8. Tabl. 5. Referenc. 69 items

ISBN 978-966–551–34–0

© Огінова І. О., Пахомов О. Є., 2011

© Видавництво ДНУ, оформлення, 2011

ПЕРЕДМОВА. ЕВОЛЮЦІЙНІ КОНЦЕПЦІЇ МИНУЛОГО І СЬОГОДЕННЯ

Людина є винятковою істотою в тому розумінні, що її насправді цікавлять відповіді на питання щодо влаштування зовнішнього світу і власного походження. Ці проблеми відносили до найважливіших протягом усього існування людства, а їх дослідження ставало сенсом життя найвидатніших його представників. Унаслідок їх діяльності формувалися найрізноманітніші концепції виникнення та розвитку життя на Землі. Всі вони знаходили своїх прихильників або супротивників. Їх чисельність залежала, головним чином, від суб'єктивного ставлення до цих проблем конкретних людей і соціального середовища, в якому вони виростили.

Особливості еволюційного моделювання завжди підлягали цілій низці обмежень. Перш за все, до них слід віднести специфіку функціонування нашого мозку, механізми сприймання зовнішньої інформації та її відтворення, соціальну зумовленість психічного відображення тощо. Звідси витікає, що будь-яка модель еволюційних процесів буде зумовленою особистісним розвитком її автора, якістю інформації, котра є у його розпорядженні, загальним станом суспільної думки та особливостями тієї соціальної групи, до якої він належить. Відповідно до цього здійснюється й сприйняття іншими людьми тієї чи іншої версії походження і подальшого розвитку життя на Землі.

У зв'язку з цим доводиться визнати, що всі без винятку еволюційні моделі не можуть бути абсолютно правильними, вони завжди відносні, оскільки відображають загальний стан розвитку науки, людства загалом і конкретної людини зокрема. Залежно від цього окремі люди можуть усвідомлювати лише певну частину загального інформаційного добутку людства. Це повною мірою стосується й еволюційного моделювання.

Відповідні ідеї з давнини зустрічаються у трактатах індійських, китайських, вавілонських, єгипетських, грецьких та інших мудреців. З поширенням християнства, особливо у Європі VI – XIV ст., будь-які міркування відносно альтернативної світобудови (без участі Бога) могли

привести до смерті у тортурах або на вогнищі. Це суттєво обмежувало число бажаючих думати самостійно, а відповідний час одержав назву "темні сторіччя".

В епоху Відродження завдяки розвитку торгівлі та мореплавання поширювалися твори античних авторів, розвивалася наука; швидко поповнювалася інформаційна база відносно різноманітності рослинного і тваринного світу Землі. У XVIII ст. еволюційні ідеї починають поширюватися внаслідок діяльності таких учених як :

– К. Лінней – шведський натураліст, який запропонував найдокладнішу для свого часу "Систему природи";

– Г. В. Лейбніц – розвивав ідею про наявність перехідних форм між різними формами живого;

– Ж. Бюффон створив багатотомну "Природну історію", в якій простежував неорганічну історію Землі та розвиток життя на ній;

– Д. Дідро пояснював різноманітність життя накопиченням невеликих змін протягом тривалого часу існування Земля;

– П. Мопертюї ще за 100 років до Ч. Дарвіна у праці "Красоти природи" розглядав роль природного добору у видоутворенні, здогадався про корпускулярну природу спадковості;

– Еразм Дарвін (дід Чарльза Дарвіна) стверджував, що органічний світ розвивався мільйони років і всі живі істоти мають єдине походження;

– І. Кант також указував на те, що Земля розвивалася мільйони років;

– Ж. Кюв'є розвивав ідею постійності видів і катастрофічної зміни усього природного світу (*теорія катастроф*);

– Е. Ж. Сент-Ілер доводив протилежну думку про єдність походження усіх живих істот, спільність плану їх будови та поступовість еволюційних перетворень (*трансформізм*);

– М. В. Ломоносов у XVIII ст. розглядав зміни неживої природи як безпосередню причину розвитку живих істот;

– К. Ф. Вольф у той же час дійшов висновку про поступовість розвитку "гетерогенного із гомогенного" шляхом новоутворення відповідних структур (*концепція епігенезу*) тощо.

Дуже важливою подією у розвитку еволюційних ідей XIX ст. стало створення Ж.-Б. Ламарком першого цілісного еволюційного вчення, що було викладене у його праці "Філософія зоології" (1809). Але його по-

гляди слабо обґрунтовувалися фактичним матеріалом і тому не були поширеними серед сучасників.

Таким чином, у ХІХ ст. склалися певні умови для подальшого розвитку еволюційної ідеї. А саме, був накопичений величезний матеріал із геології, палеонтології, географії, ботаніки та зоології, створена клітинна теорія, відкритий закон збереження та перетворення енергії, закон зародкової подібності, на високому рівні перебувала селекційна практика в Англії, яка забезпечувала сільське господарство новими сортами і породами, тощо. Така багатотисячова діяльність численних природознавців створила передумови для виникнення еволюційної теорії Ч. Дарвіна.

Ч. ДАРВІН народився у сім'ї лікаря в 1809 р. у м. Шрусбер. Тут він закінчив школу і в 1825 р. вступив до медичного факультету Единбурзького університету (Шотландія). Через два роки Ч. Дарвін покинув навчання і почав займатися на теологічному факультеті Кембриджського університету. Три роки, проведені у його стінах, він вважав марно втраченими, тому що справжніми уподобаннями юнака залишалися ентомологія та ботаніка. Навесні 1831 р. Ч. Дарвін склав випускні іспити, але від професії священика відмовився. У 30-х роках ХІХ ст. в Англії проходив набір спеціалістів для кругосвітньої наукової подорожі, що мала здійснюватися на кораблі "Бігль" і зайняти кілька років. За рекомендацією професора Т. Генсло до складу експедиції – як натураліст – увійшов і Ч. Дарвін.

Узагальнення зібраного матеріалу відбувалося дуже повільно, бо висновки, яких доходив Ч. Дарвін, суперечили не тільки загальноновизнаним, а й власним уявленням про божественне створення всього світу і живого в тому числі. Перелом стався у 1858 р., коли до вченого надійшов лист від маловідомого натураліста А. Уоллеса, котрий заробляв на життя тим, що збирав тропічних комах. У листі була стаття, написана за мотивами праці Мальтуса "Дослід про закон народонаселення" (1798). На відміну від нього, А. Уоллес зауважив, що в умовах нестачі ресурсів гинути будуть не випадкові, а найменше пристосовані особини. Ч. Дарвін мав передати цей рукопис відомому геологу і своєму другу Ч. Лайєлю, втрачаючи тим самим право першості на відповідну ідею.

Для вирішення проблеми пріоритету відбулося спеціальне засідання Ліннейівського товариства (01.07.1858). За порадою друзів разом з рукописом А. Уоллеса були представлені витяги з листа Дарвіна американському ботаніку А. Грею, а також резюме ще не опублікованої статті,

написаної в 1844 р. Після визнання своєї першості Ч. Дарвін досить швидко закінчив свою працю "Походження видів шляхом природного добору або збереження сприятливих порід у боротьбі за існування", яка вийшла друком в 1859 р. і стала справжнім бестселером (тираж у 1 250 примірників розійшовся за один день). Потім він видав ще чимало наукових публікацій, у тому числі п'ятитомні "Зоологічні результати подорожі на кораблі "Бігль", тритомні геологічні дослідження тощо. На превеликий жаль, Дарвін не був обізнаний з працею Г. Менделя, опублікованою у "Бюлетені товариства натуралістів м. Брюн" у 1865 р. (тираж усього 120 примірників), яка могла стати могутнім підмурівком його еволюційної теорії. Закінчив свій життєвий шлях Ч. Дарвін у 1882 р. всесвітньо відомим ученим, якого на знак пошани поховали у Вестмінстерському абатстві поряд з І. Ньютоном.

А. Уоллес після 1858 р. не зробив у науці нічого видатного, став прихильником спиритизму і, на відміну від Ч. Дарвіна, не одержав титулу сера, хоча й був нагороджений орденом.

ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ еволюційної теорії Ч. Дарвіна:

- різноманітність видів виникає внаслідок ВИДОУТВОРЕННЯ, передумовою якого є *боротьба за існування*, котра поділяється на внутрішньовидову, міжвидову і з навколишнім середовищем;
- пристосованість має *відносний* характер. До Ч. Дарвіна її розглядали як "притаманну організмам доцільність";
- основними ЕВОЛЮЦІЙНИМИ ФАКТОРАМИ є спадковість, мінливість, добір;
- РЕЗУЛЬТАТОМ еволюції є *адаптації*, котрі забезпечують видоутворення, таксономічну та екологічну різноманітність.

Революційні узагальнення цієї теорії чимало часу викликали агресивні нападки з боку церковників, але в 1996 р. Папа Римський Іоанн Павло II на щорічному засіданні Папської академії наук визнав, що теорія еволюції Ч. Дарвіна виявилася *правильною*. Це, однак, не заважає віруючим різних конфесій продовжувати боротьбу з нею.

Активний суспільний резонанс, який зберігається до сьогодні, свідчить, що книга Ч. Дарвіна була настільки могутньою науковою роботою, що навіть сучасні люди, говорячи про теорію еволюції, мають на увазі саме її. При цьому забувається, що Ч. Дарвін жив понад сто років тому і наука цей час не стояла на місці. Сучасні еволюційні погляди мають уже досить мало спільного з його твердженнями, хоч у багатьох

відношеннях і спираються на них. Зокрема, пропонуються такі гіпотези відносно перебігу еволюційних подій на планеті Земля:

АНАГЕНЕЗ відає перевагу філетичній (поступовій) еволюції за рахунок сприятливих або нейтральних мутацій.

АВТОГЕНЕЗ – ідеалістична концепція, що розглядає еволюцію як процес розгортання споконвічно існуючих задатків. Їх реалізація визначається внутрішніми потенційними можливостями і має цілеспрямований характер. Докази справедливості цієї гіпотези її прихильники вбачають у явищах паралелізмів та конвергенції.

ЕМЕРДЖЕНТНА ЕВОЛЮЦІЯ робить акцент на цілісності організмів і стрибкоподібному виникненні якісно нових рівнів існування: на кожному ступені еволюції виникають нові властивості (емердженти), котрі ніяким чином не пов'язані з кількісними змінами (результантами) і не можуть бути передбаченими заздалегідь. Причиною таких змін є внутрішня спрямованість до розвитку нематеріального творчого начала. Таке припущення суттєво ускладнює процес визнання гіпотези, оскільки виникають додаткові вимоги відносно необхідності з'ясування сутності цього "творчого начала", зводячи майже нанівець позитивні моменти такої версії.

ЕПІГЕНЕЗ розвиває ідеї І. І. Шмальгаузена на К. Уодінгтона про роль стабілізуючого добору у створенні механізмів стійкості онтогенезу. Завдяки високій автономії та захищеності процесів індивідуального розвитку, його зміни внаслідок мутацій самі по собі рідко проявляються у фенотипі. Спрямована дія добору в напрямку нової адаптаційної норми приводить до перебудови та стабілізації механізмів онтогенезу паралельно з генотипом, який контролює відповідні процеси. Головним чином реалізуються малі спадкові зміни, які регулюються внаслідок епігеномного формоутворення. Натомість великі мутації суттєво порушують морфогенез і відносну пристосованість. Тому вони часто летальні.

КВАНТОВА ЕВОЛЮЦІЯ. Запропонована Дж. Симпсоном у 1944 р. для пояснення високих темпів розвитку при формуванні нових великих таксономічних груп. Згідно з цією концепцією, втрата вихідною групою організмів пристосованості до своєї адаптаційної зони спричинює два можливі наслідки: швидке (квантове) подолання нестабільного стану за рахунок нового комплексу пристосувань – або вимирання.

КЛАДОГЕНЕЗ стверджує, що видоутворення відбувається за короткі геологічні проміжки часу внаслідок переривчастої еволюції.

КОЕВОЛЮЦІЯ – еволюційні взаємодії організмів різних видів, які не обмінюються генетичною інформацією, але тісно пов'язані між собою біологічно (входять до складу біогеоценозу). Внаслідок коеволуційних зв'язків між різними видами складаються відносини взаємної необхідності, формуються коадаптації, які роблять можливим спільне існування таких видів. Це суттєво підвищує стійкість біогеоценозів як цілісних складних біосистем.

КРЕАЦІОНІЗМ (креація – акт творіння) відстоює творчу роль Бога і, відповідно до цього, незмінність видів. Провідниками цієї ідеї були К. Лінней (видів існує стільки, скільки їх свого часу створив Бог), Ж. Кюв'є та Ч. Лайель (допускали неодноразові акти творіння). Неодноразово визначався термін створення Землі, що, за різними даними, відбулося в 3 941 р. до н. е., в 5 525 р. до н. е., зранку 26 жовтня 4 004 р. до н. е. тощо. Таким чином, навіть прихильники такої простої концепції не можуть дійти згоди відносно того, коли саме відбулася ця найважливіша для віруючих подія.

Сучасний креаціонізм демонструє спроби асимілювати ідею еволюції з телеологічною концепцією про Бога як вихідну причину і кінцеву мету органічної еволюції. При цьому не заперечується походження людини від мавпоподібних предків, але свідомість і духовна діяльність людини розглядається як результат божого творіння. Прихильники "наукового креаціонізму", особливо в США, наполягають на спекулятивних і маніпулятивних твердженнях, що теорія еволюції – це лише одне з можливих пояснень існування органічного світу, котре не має фактичного забезпечення і тому подібне до релігійних концепцій. Але, попри все це, креаціонізм суттєво "не дотягує" до статусу наукової гіпотези, яку можна зіставляти навіть з теорією Ч. Дарвіна, не кажучи вже про синтетичну теорію еволюції. Креаціонізм – це не теорія, а релігійна *догма*. Приймаючи її постулати, людина спирається, головним чином, на *віру*, а не на розум і факти.

Зв'язок креаціонізму з реальними подіями не більший, ніж у будь-якій іншій містико-релігійній концепції розуміння природи від примітивних культур і магії до світових релігій і теософії. Наука почала розвиватися тільки тоді, коли почала нехтувати телеологічними поясненнями і натомість вивчати реальні механізми тих чи інших явищ.

МУТАЦІОНІЗМ (САЛЬТАЦІОНІЗМ) – концепція, згідно з якою еволюція має стрибкоподібний характер завдяки макромутаціям (саль-

таціям). Вони одразу зумовлюють виникнення нових життєвих форм (організмів), які за наявності сприятливих умов стають родоначальниками нових видів. Рушійною силою еволюції визнаються мутації, а природний добір розглядається як фактор, що обмежує різноманітність органічної природи. Але генетичні дослідження довели, що поява життєздатних мутантів реальна тільки для рослин, у тварин наявність плідючих макромутантів із високою конкурентною здатністю малоімовірна. Мутаціонізм загалом не є цілісною теорією, проте його окремі елементи визнаються певними науковцями.

НЕОЛАМАРКІЗМ (ДЕТЕРМІНІЗМ) – сучасний варіант ламаркізму, який розвинувся протягом останніх десятиріч. У цій концепції визнаються деякі аспекти теорії Ч. Дарвіна, але заперечується творча роль природного добору, а основою еволюції визначається внутрішнє прагнення організмів до досконалості. Причина відродження ламаркізму сьогодні пов'язана з відкриттям мовчазної ДНК. Це почало розглядатися як доказ того, що молекули бажають відтворювати себе. З позицій синтетичної теорії еволюції поява такої "зайвої" ДНК пов'язана зовсім з іншими причинами, а саме, це могло зумовлюватися не "прагненням молекул до самовдосконалення", а тандемним накопиченням повторів (наприклад, утворення імуноглобулінів), поліплоїдією (47 % покритонасінних рослин – поліплоїди), дуплікацією та ампліфікацією генів тощо.

Неоламаркізм має три основні напрями:

- *ОРТОЛАМАРКІЗМ* – еволюція спрямовується внутрішніми, споконвічними здатностями організмів (автогенез);
- *МЕХАНОЛАМАРКІЗМ* – еволюційні перетворення виникають внаслідок споконвічної здатності організмів доцільно реагувати змінами власних структур і функцій на зміни зовнішнього середовища (ектогенез);
- *ПСИХОЛАМАРКІЗМ* визначає причиною еволюції свідомі волевільні акти організмів і оперує такими поняттями як душа, життєва енергія, життєвий потяг, життєва і психічна домінанта, ентелехія (те, що несе у самому собі певну мету). Неоламаркізм у будь-якій формі підмінює науковий аналіз постулатом наявності споконвічних властивостей організмів і не може вирішити найважливіших проблем еволюції.

НОМОГЕНЕЗ – еволюційна концепція про внутрішню запрограмованість історичного розвитку живої природи. Базується на трьох постулатах:

– перший – заперечується відносний характер адаптацій і стверджується принцип споконвічної доцільності живого, що зумовлюється стереохімічними взаємодіями білків протоплазми;

– другий – еволюція становить собою процес простого розгортання вже існуючих у кожного організму задатків, тобто твердження, що онтогенез і філогенез здійснюються за однаковими законами, – належать до номогенезу – еволюції на основі закономірностей;

– третій – визначає спрямованість спадкової мінливості й можливість видоутворення внаслідок різких однократних стрибків – "пароксизмів".

Виходячи з цих трьох постулатів, формулюється "основний закон еволюції" – автономний ортогенез або внутрішньо притаманна живому деяка сила, що діє незалежно від зовнішнього середовища і спрямовує розвиток у бік ускладнення морфологічної організації. Це об'єднує номогенез з багатьма іншими концепціями, що висувалися з часів Ламарка.

ОРТОГЕНЕЗ – напрям еволюції визначається якоюсь силою, що властива самим організмам. Цій силі давали різні назви, але жоден із варіантів не був науково доведений. У ХІХ ст. ця концепція була популярною серед дилетантів, літераторів і богословів. Згідно з нею всі зміни життєвих форм – це результат безпосереднього впливу зовнішнього середовища, що діє у кількох напрямках, жорстко визначених природою організмів. Унаслідок цього для кожної групи живих істот реалізувався власний еволюційний напрям, який не давав ніяких відгалужень.

ОРТОСЕЛЕКЦІЯ – спрямованість еволюції витікає не від самого організму, а відбувається внаслідок його взаємодії з довкіллям. Доводиться це винятково за допомогою палеонтологічних решток, інші дані до уваги не беруться. Останнім часом у межах цієї концепції розглядається гіпотеза про незалежне походження багатьох великих таксонів тварин. Наприклад, існує думка, що різні ряди ссавців походять від різних груп плазунів, а синьо-зелені водорості, бактерії та гриби утворюють три різні за походженням лінії.

Гіпотеза ПАНСПЕРМІЇ або космічного походження життя, котре нібито було занесене на Землю зі Всесвіту. Вперше такий варіант перебігу подій запропонував у V ст. до н. е. грецький філософ Анаксагор, а пізніше його підтримували С. Ареніус, Ю. Лібіх, Г. Гельмгольц, В. І. Вернадський та інші. Версія Анаксагора виявилася настільки привабливою, що її перевіряли неодноразово, починаючи з У. Беккереля,

який ще у XIX ст. довів неможливість переносу зародків життя у вигляді скільки-небудь складної органіки через космічний простір унаслідок жорсткої руйнівної дії зоряного опромінювання (особливо короткохвильового ультрафіолету). В лабораторних термовакuumних дослідницьких камерах, на ракетах, зондах і космічних апаратах гинуть навіть спори термофільних бактерій і віруси. Близький космос, вивчений людиною у радіусі декількох сотень тисяч світових років, стерильний. Але навіть незважаючи на це, гіпотеза панспермії дає тільки уявне пояснення процесу виникнення життя на Землі, оскільки не вирішує проблему, а просто переносить її за межі нашої планети.

ПРЕФОРМІЗМ – вчення про наявність у статевих клітинах матеріальних структур, які визначають подальший розвиток зародка і ознаки майбутнього організму. Залежно від того, яким саме клітинам віддавалася перевага, відокремилися такі напрями: *ОВУЛІЗМ* (зародок майбутнього організму міститься в яйцеклітині) і *АНІМАЛЬКУЛІЗМ* (у сперматозоїді). Із часом преформізм поступався теорії *ЕПІГЕНЕЗУ*, а потім – *ВИТАЛІЗМУ*. Починаючи з середини XX ст., коли почала з'ясуватися природа генів, механізмів збереження та передачі спадкової інформації, преформізм був остаточно дискредитований.

СИНТЕТИЧНА ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ почала формуватися на початку XX ст. завдяки розвитку таких галузей науки як генетика, молекулярна біологія, екологія тощо. Вона об'єднала результати досягнень численної когорти провідних науковців світу і на сьогодні становить собою справжній синтез усього здобутку науки відносно походження і подальшого розвитку життя на Землі. За своїми глобальними масштабами та докладністю вивчення еволюційних процесів вона поки що не має рівних і входить до програм (під різними назвами) переважної більшості навчальних закладів світу будь-якого рівня. Сьогодні це вже не локальна теорія, яку можна підтвердити чи спростувати, а теоретичне узагальнення, парадигма, що може модифікуватися у широких межах. Це й відбувалося протягом багатьох років після її виникнення. Докладніше основні положення СТЕ будуть розглядатися у цьому підручнику.

ТЕЛОМОРФОЗ (І. І. Шмальгаузен, 1939) – спрямованість еволюції у бік вузької кінцевої спеціалізації, пов'язана з розвитком пристосованості організмів до існування у вузькій адаптивній зоні. Наприклад, численні паразитичні організми; дводишні риби у водоймах, що періодично пересихають; кроти в землі тощо.

Теорія КАТАСТРОФ (автор – Ж. Кюв'є) розглядає геологічну історію Землі як чергування тривалих епох відносно спокійного розвитку і досить короткочасних періодів великих і швидких змін. При цьому повністю заперечується можливість еволюційного розвитку живої природи і підтримується версія "акту творіння" після кожної глобальної катастрофи.

Теорія НЕОКАТАСТРОФІЗМУ (*ПЕРЕРИВЧАСТОЇ РІВНОВАГИ*) пов'язана з відновленням американськими вченими у 1977 р. ідей Кюв'є з наголошенням на першочерговому значенні в еволюції космічних катастроф (періодичність 26 – 28 млн. р.). До факторів, які могли спричинювати їх, відносять такі:

- невідкрита *зірка Немезида*, яка нібито обертається довкола Сонячної системи. Кожні 26 млн. років вона проходить через Оортову кометну хмару, що викликає метеоритні дощі і винищення життя на Землі;
- невідкрита *X-планета*, котра нібито розташована за Плутоном і призводить до певних аномалій в орбіті Нептуна. Припускають, що вона обертається довкола Сонця з періодом у 800 – 1000 років, а кожні 28 млн. років її орбіта збігається із площиною кометної хмари навкруги Сонячної системи;
- метеоритні дощі пов'язують також із коливанням усієї Сонячної системи відносно площини Галактики. Але це повинно було б викликати зміни рівня радіації, а не випадіння метеоритів;
- спалахи наднових зірок. Але за всю історію Землі їх було близько 10, а за останні 600 млн. років – усього одна – дві. За цей час тваринний світ нашої планети корінним чином змінився щонайменше 14 разів, тобто вважати цей космічний феномен причиною формоутворення немає достатніх підстав.

Ретельні дослідження питання про зв'язок еволюції життя на Землі з космічними факторами довели, що періоди масового вимирання видів мають *стохастичний*, а не детермінований характер.

Між відкладами, що розділяють мезозойську та кайнозойську ери, відкрито тонкий (менше 1 см) прошарок глини з аномально великим вмістом іридію. Відомо, що іридій дуже рідко трапляється у земних породах, але досить часто – у космічному пилі та в деяких типах метеоритів. Завдяки цьому відкриттю аномалію можна вважати наслідком зіткнення Землі з якимось космічним тілом.

Приблизно у цей час (межа крейдяного періоду та палеогену) остаточно вимирають динозаври. Однак сам процес їх вимирання розпочався

набагато раніше і був досить повільним. Падіння метеорита лише стало фатальним для цієї групи тварин, суттєво прискоривши їх загибель.

Дещо підвищені концентрації іридію виявлені на межі еоцену – олігоцену та пермського – тріасового періодів. Це дозволяє припустити, що, принаймні інколи, Земля зустрічалася з досить великими космічними тілами, але корінної перебудови рослинного і тваринного світу вони усе ж таки не викликали.

І все ж прихильники концепції неокатастрофізму вбачають протиріччя з синтетичною теорією еволюції (СТЕ) в трактуванні двох основних проблем, пов'язаних із такими процесами:

1. *Швидкість еволюції.* За твердженнями авторів теорії неокатастрофізму, швидкість морфологічної еволюції насправді менш рівномірна, а перехідні форми зустрічаються рідше, ніж це нібито витікає із СТЕ. Така уявна розбіжність спричинена недоліками окремих методичних прийомів. А саме, визначення швидкості еволюції за допомогою палеонтологічного літопису прихильниками теорії неокатастрофізму здійснюється таким чином, що момент вимирання якоїсь групи *призначається* на кінець геологічного ярусу, в якому були знайдені відповідні рештки. При цьому не береться до уваги, що різниця між сусідніми ярусами може становити від 5 до 15 тисяч років. За цей час проходить декілька мільйонів поколінь різних організмів і про катастрофу, коли раптово зникають усі живі істоти, мова насправді йти не може. Крім того, вимирання усієї родини часто помилково визначається за часом зникнення її останнього виду. Це знову ж таки створює штучне враження катастрофи і не відображає справжнього філогенезу всієї родини.

2. *Характер еволюції.* Прихильники неокатастрофізму стверджують, ніби СТЕ зосереджується тільки на поступовості еволюції і зовсім не розглядає моментів стрибкоподібності. Це щонайменш некоректно, адже, згідно зі СТЕ, формоутворення може здійснюватися у різних режимах. Наприклад, симпатричне та алопатричне виокремлення, арогенез і алогенез тощо.

У 1983 р. Національний центр наукових досліджень Франції з метою остаточного вирішення протиріччя між гіпотезою неокатастрофізму та СТЕ організував у Парижі міжнародний симпозіум. Після того як провідні науковці світу докладно ознайомилися з аргументами обох сторін, вони дійшли висновку: немає чітких доказів космічних катастроф і тим більше їх провідної ролі у змінах природного світу Землі. Пе-

ріоди масового вимирання видів в історії нашої планети звичайно були, але, скоріш за все, вони зумовлювалися *екологічними катастрофами*.

Теорія НЕЙТРАЛЬНОСТІ була запропонована японським генетиком Мотоо Кімура у 1985 р. Він наполягав на хибності СТЕ, виходячи з помічених ним розбіжностей між швидкостями морфологічної еволюції та мутаційного процесу, інтенсивність якого суттєво перевищує рівень відповідних структурних перебудов. Підставою для такої заяви були результати, одержані за допомогою методу, що отримав назву "молекулярного годинника" і дозволяє за аналізом кількості заміन у гомологічних ДНК або білках визначити ступінь спорідненості різних видів.

Насправді результати, які одержав Кімура, зовсім не суперечать СТЕ, оскільки у її межах розглядається й такий варіант, коли мутації не проявляються у фенотипі (до речі, про нейтральність багатьох структурних змін організмів говорив іще Ч. Дарвін). Однією з причин цього явища може бути випадковий характер мутацій у межах геному, тому що більшість із них виявиться розташованою у "мовчазній" ДНК ("зайва", "смітєва", надлишкова тощо), яка становить близько 80 % усього геному. Крім того, мутації можуть опинитися у складі гетерохроматину чи в рецесивних алелях гетерозигот і також не проявитися у відповідних змінах морфологічних ознак тощо. Внаслідок цього більшість мутацій не викликає змін структури і функції організмів.

Крім того, як уважав Кімура, результати, одержані за допомогою методу "молекулярного годинника", нібито дозволяють дійти висновку, що історичний розвиток органічного світу відбувався лінійно і з постійною швидкістю, тобто в еволюційних процесах немає місця для природного добору. В цьому випадку ми маємо справу з чисто методичними вадами, котрі нехтуються цим науковцем. Зокрема, точка відліку дивергенції визначається радіоізотопним методом, тобто є досить приблизною. До того ж, дві точки графіка, що відображають еволюцію певного виду і відповідають термінам існування предкової та сучасної групи, просто з'єднуються прямою лінією. Це штучно створює видимість лінійної залежності і постійної швидкості. Більш докладні дослідження доводять, що навіть за тих умов, які пропонує Кімура, швидкість накопичення мутацій у часі має не лінійний, а S-подібний характер. Крім того, протиставлення теорії нейтральності синтетичній теорії еволюції взагалі не має сенсу, оскільки остання розглядає не один, а три режими

молекулярної еволюції: глобальні зміни за рахунок ароморфозів, локальні зміни за рахунок ідіоадаптацій та нейтральні.

ТРАНСФОРМІЗМ – система уявлень натуралістів та філософів XVII – XIX ст. про історичну змінюваність (трансформацію) організмів, яка передувала власне еволюційним теоріям. Відповідні ідеї мали характер постулатів, а не доводилися за допомогою фактів. Допускалася можливість цілеспрямованої (приспосувальної) реакції організмів на зміни зовнішнього середовища та успадкування *набутих* ознак.

ХОЛІЗМ – "філософія цілісності", що розглядає світ як результат творчої еволюції внаслідок дії прямого нематеріального "фактора цілісності".

Наявність багатьох інтерпретацій даних відносно походження і подальшого розвитку життя на Землі не потребує ніяких суперечок із приводу того, хто "правіший". Кожна людина, згідно з власними особливостями психічного розвитку, освіченості, соціального статусу, релігійними уподобаннями, може вибрати зручну для себе модель. Але це зовсім не означає, що відповідна проблема взагалі не може бути вирішена. Її об'єктивне та коректне рішення потребує повної відмови від власних пристрастей і необхідності орієнтуватися лише на чітко встановлені факти.

На жаль, серед численних методів вивчення минулого нашої планети немає жодного без недоліків. Це зумовило встановлення досить жорстких вимог відносно даних, які можна вважати доведеними, з подальшим включенням їх до тієї чи іншої концепції. Іншими словами: ані палеонтологічні, ані молекулярно-біологічні, ані генетичні, ані будь-які інші факти самі по собі не можуть бути достатніми для доказу чи спростування якоїсь еволюційної гіпотези, бо всі вони мають певні методичні вади. *До уваги треба брати лише інформацію, підтверджену кількома різними методами незалежно.*

Сучасний етап розвитку еволюційних поглядів можна назвати аналітико-синтетичним, оскільки об'єднується вся об'єктивна інформація, здобута людством у процесі вивчення зовнішнього світу. Деякі скептичне ставлення деяких людей до цієї науки певною мірою зумовлюється тим, що її назва – теорія еволюції – не є достатньо адекватною. А саме, слово "теорія" психологічно сприймається як синонім слова "гіпотеза" і внаслідок цього асоціюється із невизначеністю, плінністю, незавершеністю. Це хибне враження вже тому, що будь-яка узагальнювальна інформація за наявності коректного підходу до неї не може бути менш

точною, ніж факти, покладені в її основу. Звісно, сучасні уявлення про походження і розвиток життя на Землі не можуть бути точнішими за математику, фізику, хімію, біологію, антропологію, психологію, соціологію та інші галузі науки, на доробках яких вони ґрунтуються. Але, що суттєво, вони не можуть бути й менш точними за ці науки, оскільки саме вони складають підмурівок сьогоденного синтезу відповідної інформації. В інтерпретаційних моделях, звичайно, можуть відбуватися певні зміни залежно від надходження нових даних, але вже доведені факти не стають від цього менш адекватними. Тому, згідно з вищевикладеним, називати сучасний інформаційний синтез наукового доробку людства в галузі виникнення та подальшого розвитку життя нашої планети "теорією" не менш недоречно, ніж ботаніку – теорією рослин, зоологію – теорією тварин, біохімію – теорією обміну речовин тощо.

Використання слова "еволюція" також є сумнівним з точки зору адекватності. Це зумовлено тим, що воно передбачає лише *поступові* зміни. Звісно, поступовість перетворень є характерною для багатьох процесів, що відбувалися протягом розвитку життя на Землі. Але одночасно нехтується сам принцип стрибкоподібного формоутворення в процесах самоорганізації матерії, який власне і слугує основним поставальником нових ознак будь-яких організмів, їх груп, біосфери загалом.

Внаслідок цього можна стверджувати, що назва "теорія еволюції" не є вдалою для позначення всього комплексу наших знань відносно принципів розвитку і функціонування живих систем нашої планети, для цього має бути більш адекватний термін.

Сьогодні в галузі вивчення походження і розвитку життя на Землі працює чимало провідних науковців світу, більше того, будь-які наукові дослідження і навіть студентські дипломні роботи сприяють одержанню нової інформації, котра включається в систему еволюційних поглядів.

Розділ 1 | ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ САМООРГАНІЗАЦІЇ МАТЕРІЇ

Життя – лише одна з віртуальних можливостей організації матерії в часі та просторі. Термін "матерія" в перекладі з латини означає "речовина", що певною мірою обмежує та спрощує діапазон об'єктів, які можуть визнаватися матеріальними. Сьогодні пропонується чимало інших визначень матерії, одним з яких є таке: матерія – це розділена, оформлена та згущена пустота, енергія або вакуум, що перейшов із потенціального у відносно реальний стан.

1.1. Деякі характеристики матеріальних систем

Наявність у матерії форми означає, що вона має певну організацію, структуру, визначеність і впорядкованість, тобто становить собою систему. В свою чергу, поняття "*система*" ґрунтується на уявленні про існування певних складових компонентів, які взаємодіють між собою. Специфічність відповідних зв'язків зумовлює те, що реалізується емерджентність розвитку. Ця властивість ілюструє наявність у системи якісно нових властивостей, які виходять за межі простої суми параметрів її складових елементів. Ціле завжди більше за сукупність його частин. При цьому кожна з підсистем (завдяки розгалуженню ієрархічним відносинам) суттєво впливає на функціонування всієї системи, визначаючи її стан.

Стан системи зумовлюється сукупністю її основних параметрів. Залежно від них розрізняють *рівноважний* і *стаціонарний* стани системи.

Термодинамічна рівновага відповідає максимальній неупорядкованості, хаосу. Це властиве закритим та ізольованим системам, поведінка яких описується першим началом термодинаміки (один вид енергії може переходити в інший, не зникаючи і не виникаючи заново).

Натомість *стаціонарний стан*, характерний для термодинамічно відкритих систем, відзначається тим, що встановлюється динамічна рівновага (*гомеостаз*), яка сприяє збереженню сталості швидкостей хімічних реакцій. Це дозволяє системі підтримувати свою структуру та функції у певному діапазоні умов зовнішнього середовища. Тривале утримання стаціонарного стану забезпечується постійним надходженням до системи речовини та *вільної* енергії, завдяки перетворенням якої стає можливим існування будь-яких структур.

Слово "*енергія*" перекладається з грецької мови як "дію, здійснюю". Його використання в синергетиці (*галузь науки, що спеціалізується на виявленні загальних закономірностей існування та функціонування складних неврівноважених систем*) базується на уявленні про те, що енергія виступає кількісною мірою всіх природних явищ і процесів. Вона нерозривно пов'язана з матерією. Відповідна формула пропонується теорією відносності:

$$E = m \cdot c^2,$$

де E – енергія, m – маса об'єкта, c – швидкість світла.

Залежно від різних форм руху матерії умовно виділяють механічну, електромагнітну, хімічну, теплову, ядерну та інші різновиди енергії. Крім того, залежно від її участі в системних процесах розрізняють *зв'язану* (підтримує гомеостаз) та *вільну* (може використовуватися для здійснення нової роботи – вільна енергія Гельмгольца, Гіббса) *енергію*.

Під час утворення неживих систем вільна енергія виділяється в довкілля, натомість живі об'єкти можуть особливим чином поглинати її, акумулюючи в енергосмних зв'язках і молекулах. Така накопичена енергія дає системі можливість самій визначати місце й час її конкретного використання, що суттєво прискорює всі системні процеси.

Спрямованість цих процесів визначається другим началом термодинаміки і пов'язана з циклічними процесами, що відбуваються в системі.

1.2. Ентропія

Циклічні процеси поділяють на *зворотні* (стан системи не змінюється) та *незворотні* (стан системи змінюється). Їх реалізація суттєво залежить від специфіки перетворення енергії в системі: доки одна її форма переходить в іншу без утворення тепла, процеси залишаються певною мірою зворотними і система не зазнає значних перетворень. Натомість у

тих випадках, коли хоча б частина енергії починає переходити в теплову, процеси стають незворотними і подальша доля такої системи зумовлюється характером обміну речовиною та енергією з довкіллям.

Критерієм вибору напрямку відповідних змін слугує *ентропія*, що становить собою міру неупорядкованості системи. Вона є мінімальною для кристалічних тіл і максимальною для газів (термодинамічна рівновага); залишається постійною для зворотних процесів і зростає внаслідок незворотних. При цьому будь-які суттєві відхилення ізольованих і закритих систем від рівноважного стану супроводжуються зростанням ентропії. Довільний перехід таких систем до максимально впорядкованого стану з мінімальною ентропією є найменш імовірною подією. Звідси ми доходимо висновку, що необхідною умовою самоорганізації є відкритість систем з постійним надходженням до них зовнішньої енергії, котра має певним чином локалізуватися та забезпечувати можливість свого наступного використання для збереження стаціонарного стану системи. Внаслідок того, що її окремі складові можуть функціонувати лише в досить вузькому діапазоні зовнішніх параметрів, суттєве відхилення від гомеостазу спричинює зниження загальної ефективності системи. Розпочинається пошук нових способів збереження оптимальної структури. Дарвінівське "виживання найбільш пристосованих" – це лише окремий випадок загального закону "виживання" стабільного.

Найпростіше та найнадійніше підтримка енергетичного балансу працює в імпульсному режимі. Для цього в системі має виникати енергетичний потенціал або відповідна структурна асиметрія. Вони створюють неоднорідність, яка викликає ті чи інші зміни. Їх характер визначається типом самої системи, її мінливістю та розмірами флуктуацій.

1.3. Адаптаційні механізми

Незначні відхилення основних параметрів системи від гомеостазу нейтралізуються *адаптаційними механізмами*, що повертають її до стаціонарного стану, передбачувано утримуючи систему в певному каналі розвитку. Вони дозволяють протидіяти незначним змінам довкілля та прогнозувати майбутнє системи за умови, що в її зовнішньому або внутрішньому середовищі не відбудеться нічого екстремального.

Дія адаптаційних механізмів, спрямована на підтримку поточного гомеостазу, забезпечується системою від'ємних зворотних зв'язків, що відповідають реакції системи на будь-які впливи. Вони певною мірою компенсують системні негаразди за рахунок перерозподілу внутрішніх резервів, які використовуються в двох можливих напрямках. По-перше, інтенсивність функціонування системи може зменшуватися внаслідок того, що вплив середовища перевищує потенційні можливості системи. По-друге, ефективність реалізації альтернативних режимів функціонування може зростати. Для цього використовується кілька можливих варіантів: активується комплекс захисних механізмів усієї системи або її резервних підсистем; створюються буферні зони або ізоляційні бар'єри; певним чином впорядковується зовнішнє середовище; відбувається переміщення в просторі та часі; здійснюється кооперація з іншими системами тощо. Чим більше подібних від'ємних зв'язків є доступними для системи, тим витривалішою до певних змін довкілля вона виявляється.

Такий шлях збереження стаціонарного стану потребує наявності в системі певної інформації про оптимальний режим функціонування та пам'яті про можливі варіанти його підтримки.

1.4. Інформація

Слово "інформація" з латини перекладається як "відомості, уявлення, повідомлення". Цей термін, інтуїтивно повністю зрозумілий, має настільки широке змістовне поле, що важко піддається конкретному визначенню. Крім того, жодне з таких визначень не відповідає тому, що інтуїтивно відчувається. Один з найвідоміших кібернетиків ХХ ст. Н. Віннер стверджував: "Інформація – це інформація, а не матерія і не енергія".

У першому наближенні можна вважати, що *інформація* – це певна інструкція, згідно з якою існує і функціонує та чи інша система; це те, чим одна система відрізняється від іншої.

Будь-яка інформація відзначається наявністю *усієї сукупності* характерних властивостей. Зокрема, вона може розмножуватися, є фіксована, інваріантна, мультиплікативна, дієва, мінлива, поліпотентна (одна й та сама інформація може використовуватися по-різному) тощо. Завдяки цим особливостям інформації система може досягати однієї й тієї самої мети різними способами. Із цього логічно витікає *принцип відповідності*, згідно

з яким будь-яка інформаційна система, що опиняється в нових умовах, або гине (руйнується), або видозмінюється в напрямку максимальної відповідності цим умовам. При цьому інформаційна основа системи виконує такі головні функції: збирання, обробка та аналіз первинних відомостей про внутрішній стан або зміни у довкіллі, формування пам'яті, продукування нової інформації для передачі в самій системі чи за її межами.

Зростання складності або суттєва зміна оточення системи стимулює її розвиток у напрямку максимізації інформації, з'являється можливість утворення все більш гнучких способів взаємодії з довкіллям, відкриваються нові перспективи майбутніх перебудов. Для їх реалізації у системі має бути мінлива складова, що спричинить суттєве відхилення від стаціонарного стану.

1.5. Мінливість

Мінливість може зумовлюватися багатьма причинами. Зокрема до них можна віднести хаотичний рух різних часток, їх випадкову взаємодію, емерджентність систем, які утворюються цими частками, поліваріантність від'ємних зворотних зв'язків, принципово не передбачуваний вплив як окремих факторів довкілля, так і зовнішнього середовища загалом тощо. Іншими словами, в природному середовищі з необхідністю (обов'язковістю) присутні численні випадкові процеси, тобто немає жодної системи, яку б вони оминули. Якщо до складу системи входить хоча б один електрон (частка і хвиля водночас), то вона вже певною мірою стохастична.

У міру ускладнення систем зростає внутрішня зумовленість мінливості, а сама система починає все менше залежати від коливання факторів довкілля. І все ж спричинена внутрішніми чи зовнішніми поштовхами мінливість обов'язково розгойдує систему, що починає все далі відхилятися від рівноваги. Вийшовши за межі гомеостазного коридору, система опиняється у так званій біфуркаційній точці.

1.6. Біфуркаційні механізми

Вдалині від стаціонарного стану перестають діяти всі минулі доробки системи, спрямовані на збереження стаціонарного стану, вона ніби

забуває своє минуле; попередньо вироблені форми пам'яті, що становили основу підсистем інформаційного управління, перестають бути дієвими. Для цього стану немає універсального закону, згідно з яким можна було б передбачити майбутнє системи. Вона повинна загинути або віднайти і зберегти нову структуру з іншими потоками речовини, енергії, інформації та режимами функціонування.

Кожна з випадкових флуктуацій може корінним чином вплинути на систему в стані біфуркації, радикально змінивши її майбутнє і спричинивши вибір одного з кількох альтернативних шляхів розвитку, що стає *незворотним* (рис. 1.1). Виникає "стріла часу", з'являється *різниця* між минулим, сьогоднішнім і майбутнім. Система та відповідні процеси стають *асиметричними* не тільки у просторі, а й у часі. Її існування набуває нового змісту і виникає можливість говорити про *розвиток*. Системи, що виникають внаслідок цього, часто називають *дисипативними*, підкреслюючи їх зв'язок із розсіюванням (дисипацією) енергії, котра передує самоорганізації. Суттєвим при цьому є те, що виділення енергії при руйнації одних систем може стати поштовхом для виникнення інших структур, які зможуть використати цю енергію.

Відповідні процеси формування розгортаються *надзвичайно швидко*. Причини: у біфуркаційній точці система стає нестабільною і нібито має безліч можливостей для подальшого розвитку, стаючи надзвичайно чутливою до будь-яких зовнішніх впливів. Саме від них і залежить суттєвим чином конкретна реалізація того чи іншого варіанта. Ситуація у біфуркаційній точці настільки екстремальна, що система просто не має часу послідовно перебирати всі можливі варіанти структури та функції, з яких переважна більшість не відповідає локальним просторово-часовим умовам і супроводжується значним розсіюванням речовини, енергії та інформації. В таких випадках спонтанне утворення стійких структур стає неможливим. Сама по собі може виникнути тільки система, в якій відповідні показники мінімізовані відповідно до *конкретних* умов довкілля. Це робить процес формування майже блискавичним.

Отже, процес самоорганізації складних систем здійснюється через постійне порушення симетрії та через зростання асиметрії, що приводить систему до якісно нового стаціонарного стану. При цьому прискореними темпами буде модифікуватися тільки *одна*, найбільш пластична і важлива для даного моменту, *ознака*, що може забезпечити максимальне убунання

ентропії для всієї системи. Одночасне перетворення всіх ознак суттєво гальмувало б ефективність системних процесів самоорганізації.

Біфуркаційні механізми створюють умови, що є найбільш сприятливими для прискореного розвитку. Саме вони спричинюють формування багаторівневих систем, які потім неодноразово відтворюють адекватні зовнішньому середовищу реакції. Чим більше біфуркаційних точок проходить система у своєму минулому, тим універсальнішою вона стає.



Рис. 1.1. Симетрична біфуркаційна діаграма:
у разі $\lambda < \lambda_c$ існує одне стає рішення;
якщо $\lambda > \lambda_c$, існує два сталі рішення (шляхи a і b),
попередній сталий стаціонарний стан "забувається")

Виходячи з вищевикладеного, можна дійти висновку, що будь-яка матеріальна система може перебувати в таких основних станах:

1. *Стаціонарний* (врівноважений) стан, який у першому наближенні відповідає гомеостазу і підтримується ресурсами системи. Ці резерви використовуються адаптаційними механізмами для утримання системи в певному "коридорі" функціонування та розвитку за допомогою від'ємних зворотних зв'язків.

2. *Збуджений* стан, який пов'язаний із суттєвим відхиленням (флуктуацією) системи від стаціонарності й пошуком нових можливос-

тей для збереження цілісності. Спричинюватися ці процеси можуть як внутрішніми, так і зовнішніми поштовхами. Такі нестационарні дисипативні системи стають матеріалом для еволюції: саме в них стрибкоподібно формуються якісно нові потоки (кругообіги, цикли) речовини, енергії та інформації. Тут діють біфуркаційні механізми, що зумовлюються додатними зворотними зв'язками, які спричинюють системні зміни в тому ж напрямку, в якому діють фактори, що вивели систему із стаціонарного стану. Неврівноваженість і нестійкість, що виникають у відкритій системі внаслідок її взаємодії з довкіллям, із часом не ліквідуються, а, навпаки, посилюються. Зрештою це призводить до руйнування попередньої симетрії. Система починає перебудовувати свою структуру, змінюючи поточний рівень гомеостазу. Так, завдяки додатним зворотним зв'язкам визначається майбутня стійкість системи після переходу через біфуркаційну точку.

3. *Рефрактерний стан*, в якому перебуває новоутворена система, поступово переходить у стаціонарний, встановлюються нові адаптаційні механізми підтримки заново набутого гомеостазу. Одночасно складаються й нові способи збереження необхідної для цього інформації, що змінюються не стільки кількісно, скільки якісно. Заново формуються відповідні різновиди пам'яті, що забезпечує систему принципово іншими, ніж попередні, можливостями у засвоєнні матеріальних, енергетичних та інформаційних потоків. Встановлюється новий стаціонарний режим функціонування на іншому ієрархічному рівні.

З кожним переходом через біфуркаційну точку зростає гнучкість систем і суттєво збільшуються їх резервні можливості, що закріплюються в різних формах пам'яті. Завдяки накопиченню все більшої кількості якісно нової інформації системи можуть успішніше долати наступний виток розвитку. Вдосконалюються керівні параметри, внаслідок чого різко підвищується ефективність функціонування відповідної структури.

Складні керуючі системи набувають здатності підтримувати певну співвіднесеність інтенсивності роботи різних підсистем, сприяючи формуванню ієрархічних відносин. Вони, у свою чергу, дають можливість урізноманітнювати реакції системи на зміни довкілля, що суттєво прискорює будь-який розвиток.

Таким чином, самоорганізація складних систем зумовлюється постійним чергуванням різноспрямованих процесів і неодмінно поєднує в собі риси детермінованості (спадковості) й стохастичності (мінливості). Відсут-

ність будь-якої з цих складових унеможлиблює подальші системні перетворення. Стохастичний характер причинності сукупно з біфуркаційними механізмами може розвести як завгодно далеко навіть найближчі (практично ідентичні) структури.

Додаткову невірноваженість у процеси самоорганізації матеріальних, енергетичних та інформаційних потоків можуть привносити й цілком детерміновані системи, що мають атрактор.

1.7. Дивний атрактор

Атрактор – це такий стан системи, до якого вона "притягується", визначаючи своїми особливостями характер цього "тяжіння". Відповідно налаштовується й комплекс керівних параметрів системи, до складу якої може входити чимало атракторів.

Один із різновидів атракторів відзначається дивним сполученням детермінованості й хаотичності, що зростає у міру наближення до нього. Він так і називається – дивний (хаотичний) атрактор. Частина фазового простору системи, охоплена таким атрактором, перестає підкорятися звичним регуляторним сигналам, дестабілізується і стає непередбачуваною. Але це не означає повного свавілля, в своєму подальшому розвитку така система може набувати тільки *обмеженого* числа станів і починає тяжіти до переходу через нескінченну низку біфуркаційних точок, формування структур у вигляді спіралей або чергування періодичних спіралей з неперіодичними тощо. Це означає, що система з дивним атрактором не може змінюватись яким завгодно способом. Вона має певну фіксовану кількість відповідних станів.

У такій обмеженості можливих варіантів поведінки подібних систем і полягає їх детермінованість. Але визначити заздалегідь, яким саме чином відбуватимуться переходи між різними станами системи в межах дивного атрактора і якими будуть їх конкретні траєкторії розвитку, неможливо. В цьому проявляється стохастичність таких систем.

Сталість і мінливість виявляються різними сторонами одного об'єкта: із хаосу неминуче виникають упорядковані структури, які без належної підтримки (обмін речовини, енергії та інформації) знову дезорганізуються.

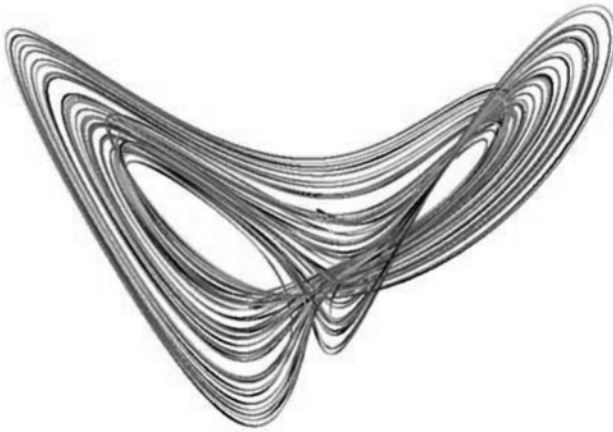


Рис. 1.2. Один із найчисленніших варіантів дивного атрактора

Таким чином, утворювати нові форми внаслідок спонтанної самоорганізації можуть лише відкриті системи із незворотними процесами, що через зростання мінливості суттєво відхилилися від стаціонарного стану. Ніщо в світі не "хоче" еволюціонувати, еволюція просто відбувається.

Розділ 2 | ПОХОДЖЕННЯ ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ

Проблема походження життя настільки цікавила людство протягом його існування, що, залежно від інформаційного та культурного рівня цивілізації, завжди пропонувалося безліч різноманітних варіантів її вирішення.

2.1. Основні напрями розвитку уявлень про походження життя

Досить суттєвим моментом у розумінні цього явища є вирішення питання про *перехідні форми* між неживим і живим. Відсутність відомих нам систем, які не могли б бути однозначно ідентифіковані як неживе чи живе, можна пояснити з двох принципово різних точок зору.

1. **ЖИВЕ НЕ МОЖЕ УТВОРЮВАТИСЯ ВІД НЕЖИВОГО** (принцип Реді). Це приводить до двох логічних наслідків: незалежне від живої природи походження живого (*акт творіння, креаціонізм*) або визнання вічного існування живого (*гіпотеза панспермії*). Жодна з цих версій не витримує конструктивного обговорення й тому не може нічим зарадити при вирішенні проблеми походження життя, окрім поширення досить сміливих фантазій серед населення.

2. **ДРУГА ГРУПА ВЕРСІЙ** пов'язує практичну відсутність перехідних форм між неживим і живим із тим, що при вивченні історичного минулого живої природи доводиться мати справу не тільки з неповнотою палеонтологічного літопису і надзвичайно рідкісним збереженням будь-яких залишків (навіть за наявності опорного кістяка), а й із *принциповою несталістю усіх перехідних форм*. Унаслідок цього пошук таких нестійких систем виявляється марним *a priori*. Крім того, палеонтологічний літопис не може вважатися повністю адекватним методом реконструкції минулого життя на планеті Земля. Його некоректність зумовлюється:

– артефактами, що іноді створюються самими дослідниками. Наприклад, до недавнього часу покритонасінні із відкладів крейдяного періоду відносили до сучасних рослин на основі форми листків, незважаючи на інші ознаки. Внаслідок цього виникнення різноманітності сучасних родів квіткових рослин вважалося більш раннім і бурхливим, ніж це було насправді;

– недостатньо точним визначенням віку викопних знахідок та довільністю інтерпретації, що зустрічається у деяких дослідженнях;

– особливостями самого еволюційного процесу, зокрема, в ізольованих популяціях еволюційні перетворення здійснюються надзвичайно швидко й тому не залишаються у вигляді викопних решток;

– неоднаковою швидкістю зберігання різних організмів, наприклад тих, що мають скелет, і без нього;

– різноманітністю умов довкілля: деякі з них краще сприяють збереженню решток, ніж інші, тощо.

Таким чином, на сьогодні *палеонтологічний літопис становить собою лише невелику випадкову вибірку із величезної безперервної генеральної сукупності філогенетичних послідовностей*.

Це надзвичайно важливий момент у розумінні значення палеонтологічних знахідок для відтворення історичної картини життя на Землі: відомі на наш час залишки минулих життєвих форм є відображенням лише дуже локальних етапів *системного* процесу розвитку живої природи і тільки частково здатні відтворювати реальну ситуацію.

Іноді доводиться читати або чути висловлювання приблизно такого змісту: "Єдиним надійним доказом наукових концепцій походження життя і його подальшої еволюції повинна бути наявність перехідних форм між різними групами організмів". Воно не має ніякого реального сенсу й свідчить лише про повну необізнаність подібних авторів із природознавством.

Звісно, кожна людина має право на власну думку і може створювати індивідуальну картину зовнішнього світу. З цієї позиції будь-які, навіть фантастичні, твердження взагалі не підлягають критиці. Але існує ще об'єктивна реальність, яка не залежить від уподобань окремих людей. Дослідження її законів вимагає дотримання жорстко визначених прийомів і методів, які виключають можливість суб'єктивного підходу. В таких випадках вирішення проблематичних питань переходить на зовсім інший рівень. Тут немає місця марнослів'ю: кожен висновок має

бути докладно обґрунтованим, а міра надійності використаної інформації повинна бути чітко визначена. Саме такого підходу до з'ясування істини вимагає сучасна наука.

Дослідження проблеми походження життя приводить до висновку, що одним із основоположних питань, відносно відповіді на які необхідною цілком певно визначитися, є хімічна еволюція.

2.2. Хімічна еволюція

Власне хімічна еволюція безпосередньо починається після виникнення різних хімічних елементів, тобто вона найтіснішим чином пов'язана із загальною еволюцією зірок.

2.2.1. Проблема самоорганізації Всесвіту

Спочатку уся речовина Всесвіту була стиснена майже до розмірів геометричної точки. Певною мірою зрозуміти механізм утворення подібного ущільнення матерії можуть допомогти деякі уявлення про формування так званих "чорних дір" Всесвіту, які становлять собою кінцевий етап розвитку великих зірок. "Чорні діри" виникають приблизно таким чином: сферична маса (більша за два – три Сонця) починає стискуватися під дією власних сил тяжіння доти, доки її розміри не сягнуть критичного значення гравітаційного радіуса (наприклад для Землі він близько 1 см, а для Сонця – 3 км). Після цього вже ніякі сили не здатні припинити її подальшого стискування. Розвивається гравітаційний колапс і утворюється "чорна діра", біля якої викривляються простір і час, а щільність матерії та гравітаційне поле досягають надзвичайно високого рівня. Це своєрідні антиентропійні структури, що перебувають у статичному стані.

За великих температур та щільності речовини утворюється особливий стан матерії, що характеризується величезним від'ємним тиском, який створював гравітацію, набагато більшу за гравітацію, утворену масою. Це спричиняє виникнення гравітаційного відштовхування, котре, у свою чергу, забезпечує гігантські початкові швидкості розлітання часток (близько 500 км/с). Відбулося розширення Всесвіту. Це сталося близько 20 млрд. років тому (*Великий Вибух*). На користь того, що подібні процеси могли реалізуватися у межах космічного простору, свідчить, наприклад, існування:

- слабого реліктового випромінювання з температурою близько 3 К, яке рівномірно заповнює увесь Всесвіт і було присутнім від самого початку розширення. З ним пов'язана переважна більшість ентропії нашого Всесвіту;
- червоного зміщення світла, що надходить до Землі від інших галактик;
- переважання легких елементів (дейтерію та гелію) над важкими тощо.

Певні недоліки, притаманні концепції Великого Вибуху, намагалися врахувати автори *моделі флуктуації вакууму* (інфляційна концепція). Згідно з нею наш Всесвіт виник як неврівноважена система практично з нічого. Його спричинила асиметрія вакууму (різновид космічної енергії), який потенційно містить у собі всі властивості матерії. Іншими словами, вакуум має потенційні можливості стати чим завгодно. Порушення симетрії було викликане фазовим переходом і супроводжувалося виділенням колосальної кількості вільної енергії, котра за 10^{-35} секунди викликала формування матеріальних часток. За температури близько 10^{27} °C виникла речовина. Домінування антигравітаційних сил вакууму змінилось на звичайну гравітацію, що уповільнила розширення.

Подальший перебіг подій обома теоріями розглядається подібним чином.

Кванти з великою енергією взаємодіяли між собою (світло взаємодіяло зі світлом), даючи початок електрон-позитронним парам, які, у свою чергу, розпадалися на пари нейтрино – антинейтрино і т. д. Всі взаємодії здійснювалися через надпровідний вакуум, який, навіть за температури, близької до абсолютного нуля, суттєво прискорював відповідні процеси.

За умови наявності величезної кількості енергії більшість новоутворених часток руйнувалася, а відносно стабільними виявлялися лише важкі частки типу нейтронів і позитронів. Взаємодії між ними викликали утворення різних хімічних елементів, перш за все, гелію. Із часом у воднево-гелієвій плазмі з'явилися неоднорідності, що становили собою локальні осередки зменшення ентропії. Навколо них почали утворюватися згущення – зародки майбутніх галактик і галактичних скупчень. У надрах галактик народжувалися зірки і зоряні системи.

На окраїні однієї з галактик (Чумацький шлях) близько 5 млрд. років тому сформувалася й Сонячна система. Її поява зумовлена асиметрією

єю між розподілом речовини гігантської молекулярної хмари внаслідок гравітаційного тяжіння та дії інших чинників. При формуванні планет відбувався вторинний розігрів (внаслідок тертя, радіоактивного розпаду тощо). Формувалися нерегулярні структури, в яких швидкість реакцій у хімічних системах і їх складність значно збільшувалися, створюючи передумови подальшого ускладнення. Периферичне положення Сонячної системи сприяло розвитку матерії в напрямі подальшого ускладнення.

Це було б неможливим у центрі Галактики, тому що там зоряна щільність приблизно у 20 000 разів більша, що зумовлює занадто високу інтенсивність жорсткого зоряного випромінювання. Воно руйнує всі скільки-небудь складні хімічні молекули, котрі утворювалися внаслідок взаємодії різних атомів. Серед часток, які входять до складу атомів, немає навіть двох, що перебували б в однаковому стані. Це створює асиметрію, котра, у свою чергу, спричинює необхідність енергійного пошуку все нових стаціонарних станів. Але будь-який гомеостаз не може підтримуватися нескінченно. Особливості елементарних складових частинок знову неодмінно виведуть усю систему в біфуркаційну точку.

З особливостями взаємодії різних часток між собою пов'язана і *тривимірність нашого світу*. А саме, більша кількість вимірів приводила б того, що не утворювалися б зв'язані стійкі системи тіл, які могли б взаємодіяти за допомогою електричних і гравітаційних сил. Іншими словами, у такому Всесвіті не було б ані атомів, ані планетарних систем, ані галактик. В одновимірному чи двовимірному просторі взаємодіючі заряди протилежних знаків не могли б розлетітися на великі відстані, тому що обов'язково поверталися б до центрального тіла, тобто за таких умов не існував би вільний рух тіл, що притягуються.

Могли реалізуватися різні варіанти формування Всесвіту, але тільки за умови тривимірності можливе досягнення максимальної ефективності процесів самоорганізації матерії. У просторах з іншим числом вимірів та *іншими фізичними законами* життя виникнути не могло. Наприклад, у Всесвітах із дещо зміненими масами елементарних часток не було б звичайної речовини, бо коливання маси нейтрона хоча б на 0,1 % спричинило б до відсутності водню. Оскільки він є головним ядерним паливом для зірок, за таких умов вони взагалі не змогли б утворитися.

Крім того, встановлена залежність розмірів Метагалактики та часу її існування від основних фізичних констант (швидкість світла, постійна Планка, заряд електрона тощо), сильних і слабких електромагнітних та

гравітаційних взаємодій. Така система зв'язків зумовила хімічну своєрідність Всесвіту (75 % водню та 25 % гелію). Якби константи слабких взаємодій були хоч трохи меншими, то вся космічна речовина була б представлена гелієм, а водню взагалі не було. Це спричинило б відсутність води. Внаслідок цього не виникла б вода – рідина, котра є найбільш оптимальним фазовим станом для прискореного розвитку. Зовсім інша картина вимальовується за припущенням існування дещо більшої константи слабких взаємодій: у Всесвіті буде тільки водень. Відсутність гелію спричинила б неможливість виникнення будь-яких інших елементів, що кладе край подальшій хімічній еволюції. Тільки у вузькому діапазоні значень фундаментальних фізичних констант можливе існування складних систем, здатних до саморозвитку.

Отже, в межах Всесвіту реалізувався цілий комплекс унікально сприятливих для формоутворення подій, що зумовив специфічність потоків речовини, енергії та інформації, необхідних для самоорганізації.

Усвідомлення цього факту зумовило появу *антропного (антропоцентричного) принципу*, який інколи ще називають *парадоксом спостерігача*. Він полягає в тому, що будь-який сторонній спостерігач неодмінно доходить висновку, що зовнішній світ спеціально організувався таким чином, щоб міг з'явитися цей спостерігач.

Глибинні основи такого феномену сягають основних принципів функціонування нервової системи загалом і особливостей психічного відображення зокрема. Згідно з ними, в першому наближенні можна вважати, що будь-яка особа намагається підтримати й подовжити *власне* існування і тому завжди оцінює зовнішній світ із позицій шкідливості або корисності його впливів *для себе*, ставлячи свою індивідуальність у центр подій. Не уникли таких підходів і деякі науковці, що займалися дослідженням Всесвіту.

Фізичні та хімічні властивості й відповідні константи та закони природи, що нібито спеціально підібрані для появи життя, справді вражають. Вивчення цих особливостей на рівні елементарних часток привели деяких фахівців до парадоксальних висновків: тіла, особливо дуже малі об'єкти (нейтрони та електрони), почали розглядатись як хвилі ймовірності. Це привело до того, що, згідно з однією з інтерпретацій квантової теорії, тільки акт спостереження перетворює хвилю ймовірності на певний об'єкт, наприклад, електрон. Спостерігач, у певному сенсі, сам створює реальний світ.

Є кілька варіантів антропоного принципу, зокрема, один із них стверджує: те, що ми очікуємо побачити, має відповідати умовам, необхідним для нашої присутності як спостерігачів. Це правильно, але тривіально: якщо ми спостерігаємо, то ми *вже* існуємо, тобто зовнішні умови так чи інакше вже є сумісні з нашим існуванням. У зв'язку з цим немає ніякої потреби вводити додатковий принцип зацікавленості Всесвіту в існуванні саме розумної істоти, вона сама по собі формується внаслідок системності процесів самоорганізації енергії та речовини.

Другий варіант антропоного принципу виглядає радикальніше: Всесвіт має бути таким, щоб для його спостереження міг з'явився спостерігач, який своєю появою зробить реальним існування Всесвіту. Цей парадокс певною мірою бентежить недосвідчений розум, але не слід забувати про один простий аргумент: якщо Всесвіт щось "знає" і "хоче", щоб його спостерігали, то сам антропоний принцип виявляється зайвим, оскільки Всесвіт із такими ознаками свідомості є самодостатнім.

Видима доцільність зовнішнього світу зумовлюється чинниками набагато простішими: будь-які неоптимальні варіанти будови та функції у відкритих системах взагалі не можуть реалізуватися внаслідок зростання ентропії з наступною руйнацією. Тільки найбільш збалансовані за багатьма параметрами системи здатні до тривалого існування та подальшого прогресивного розвитку.

Таким чином, речовина Всесвіту розвивалася у напрямку від простого до складного, із хаосу виникали все нові й нові впорядковані структури. Системи, що виникають у таких умовах, ніколи не бувають стабільними і стійкими. Вони завжди далекі від рівноваги і, руйнуючись, знову повертаються до хаосу. Але серед величезної множини подібних новотворень досить часто і неминуче виникали й системи з мінімальним приростом ентропії, які за певних умов зберігалися, тобто відбувався своєрідний добір лише стійких фізичних і хімічних систем, еволюція яких спрямовувалася у певний бік. Обмеження можливих варіантів прогресивного розвитку хімічної речовини зумовлювалося асиметрією елементів, складністю молекул, фізичним станом систем, дією стеричних і зовнішніх факторів. Вони визначають найбільш енергетично вигідну взаємну орієнтацію молекул і в умовах нестабільності сприяють досягненню системою нового стійкого стану.

2.2.2. Оптимальна асиметрія

Асиметрія хімічних елементів пов'язана із різницею у заряді ядра і кількістю електронів на зовнішній оболонці.

Хімічні елементи з великою асиметрією легко реагують із системами, що мають асиметрію протилежного знака. Наприклад, лужні метали та галогени дуже швидко взаємодіють між собою. Але саме ця активність зумовлює утворення досить сталих сполук, які виявляються мало перспективними для подальшого розвитку.

Незначна асиметрія хімічних елементів (інертні гази) зумовлює те, що вони надзвичайно важко вступають у будь-які взаємодії і також не здатні до прогресивного розвитку.

До тривалого ускладнення внаслідок самоорганізації виявляються спроможними лише атомарні системи з *ОПТИМАЛЬНОЮ* асиметрією і відповідною оптимальною активністю. Перспективними у цьому відношенні є хімічні елементи, що займають *СЕРЕДИННЕ* положення у періодичній системі: фосфор, азот, кисень, сірка і *вуглець*. Останньому елементу належить особлива роль у хімічній еволюції завдяки тому, що він, маючи 4 електрони на зовнішній оболонці, може давати надзвичайно широкий спектр різноманітних сполук. Число сполук, які може утворювати вуглець, сягає сотень тисяч, а всі інші хімічні елементи разом узяті – не більше 20 тисяч.

За хімічними властивостями до вуглецю наближається кремній, але його двоокис становить собою тверде кристалічне тіло (пісок). Натомість двоокис вуглецю – це газ, який, завдяки своїй рухомості, повсюдно поширений і доступний для численних реакцій. Зокрема, його фіксація в циклі Кальвіна при фотосинтезі забезпечує органічними речовинами всі інші трофічні рівні в екосистемах.

2.2.3. Наявність оптимальної складності

Дуже *прості* молекули, що не мають достатньо розвиненої структури, матимуть і мінімальні можливості для подальшого розвитку. Занадто *складні* системи також матимуть невелику вірогідність переходу на більш високий рівень, оскільки вже реалізували свої потенційні можливості. Тільки оптимально структуровані хімічні сполуки здатні утворювати нові зв'язки з іншими молекулами. Наприклад, мономерами білків стали амінокислоти, що відзначаються поліфункціональністю. Саме у середніх членів ряду органічних речовин спостерігаються максимальні можливо-

сті для самоорганізації внаслідок збалансованого сполучення сталості й мінливості.

2.2.4. Фазовий оптимум

Тверді кристалічні тіла мають добре розвинену упорядкованість, структуру і стабільність. Але їх здатність до реакцій низька завдяки незначній рухомості елементів кристалічної решітки. Сполуки у *газоподібному* стані можуть швидко реагувати з іншими речовинами і відзначаються лабільністю. Але вони характеризуються хаотичністю на макрорівні і неспроможністю утворювати скільки-небудь *сталі* упорядковані структури. Тільки рідина має оптимальне поєднання сталості і лабільності, котре є необхідним для подальшої самоорганізації хімічних елементів та молекул у більш складні системи.

Звідси витікає, що для хімічної еволюції планета повинна мати достатнє гравітаційне поле, яке б могло утримувати гідросферу. Для цього в неї мусить бути певна маса і орбіта, наближена до колової. Якщо маса планети *завелика*, то відбуваються інтенсивні ядерні реакції, а температура зберігається на високому рівні, що перешкоджає утворенню сталих складних хімічних систем. *Мала* маса пов'язана з невеликою силою тяжіння і неможливістю утримання навіть атмосфери. Крім того, колова орбіта забезпечує оптимум радіації від центрального світила і певну рівномірність протікання реакцій у хімічних системах. Таким вимогам відповідає дуже мало планет у нашій Галактиці.

Наявність води на Землі – це неймовірне космічне везіння. Найпростіший комплекс із двох атомів водню та одного атома кисню спричинив появу унікальної хімічної системи, суттєві особливості якої не можна звести до простої суми характеристик двох газів, що входять до її складу. Емерджентність проявляється в тому, що вода як система набуває таких принципово нових властивостей:

- 1) це універсальний розчинник, здатний перетворювати кислоти, луки та солі на іони з підвищеною реакційною здатністю;
- 2) питома теплоємність води вища, ніж у багатьох інших речовин, завдяки чому океани можуть поглинати й віддавати величезну кількість тепла, вирівнюючи клімат на планеті;
- 3) поверхневий натяг води більший, ніж у будь-якої іншої речовини (окрім ртуті), що сприяє переміщенню водних розчинів різних хімічних речовин по капілярах рослинних судин;

4) надзвичайно високі температури плавлення та кипіння дозволяють хімічним реакціям ефективно здійснюватися за досить високих температур;

5) молекули води певним чином упорядковуються довкола макромолекул, полегшуючи їх функціонування тощо.

Все вищевикладене дозволяє визнати: первинна Земля була унікальною в тому відношенні, що умови на ній (достатньо різноманітний газовий склад атмосфери, виверження вулканів, інтенсивні процеси вивітрювання і розмивання тощо) сприяли формуванню постійних контактів трьох фаз (твердої, рідкої та газової), що суттєво активізувало хімічні процеси. Таке надзвичайно доречне об'єднання в єдину систему трьох різних фаз, що зберігалось протягом багатьох мільйонів років, і одержало назву еквілібросфери або сфери рівноваги.

2.2.5. Стеричні фактори

Для того щоб системи могли реагувати між собою, вони не повинні мати просторових ускладнень у взаємодії своїх функціональних груп. Якщо просторове розташування молекул не є термодинамічно оптимальним або енергія зовнішнього середовища перевищує силу зв'язків між елементами структури, то її ентропія зростає, система стає невірноваженою і руйнується.

Унікальну роль у підтримці стабільності складних хімічних систем відіграє *ВОДЕНЬ*. Він має мінімальні розміри атома і тому може включатися практично до будь-якої структури.

Суттєвого значення для зменшення молекулярної ентропії набуває і подібність деяких розмірів атомів *вуглецю, кисню та азоту* (майже однакові радіуси зв'язків, внутрішньоатомні відстані у молекулах, кути між зв'язками тощо). Як наслідок – ланцюги, утворені цими атомами, мають подібну геометрію, незалежно від співвідношення окремих елементів. Два такі ланцюги будуть певною мірою відповідати один одному практично за будь-якої послідовності атомів, що входять до їх складу.

2.2.6. Зовнішні умови хімічних процесів

Умови середовища відіграють досить значну роль у хімічній еволюції, визначаючи напрямок і швидкість реакцій. Найважливішими серед них є температура, тиск, іонізуюча радіація, наявність каталізаторів тощо. Зокрема, при абсолютному нулі хімічні процеси майже не йдуть.

Підвищення *температури* викликає прискорення реакцій, але за занадто високих температур сполуки, які вже утворилися, будуть швидко розпадатися. Обидва процеси (синтез і розпад) не мають чітко окреслених температурних меж і перекриваються за середніх температур, у невеликому діапазоні яких (близько 37 °C) вони будуть рівно вірогідними. За таких умов і обмін речовин (самоорганізація складних систем) протікає найлегше, що забезпечує оптимальну швидкість хімічної еволюції. Аналогічна ситуація є характерною для *тиску* та *іонізуючої радіації*. *Каталізатори* сприяють переходу системи у більш рівноважний стан за рахунок зменшення енергії, необхідної для реакції. Крім того, у достатньо поширених хімічних процесах з автоколивальним режимом утворюються продукти, котрі можуть виконувати функцію каталізаторів, що значно *прискорює* будь-які реакції. Це має настільки велике значення, що процес зародження життя можна вважати еволюцією каталізаторів неорганічних базових реакцій. У відкритих системах основну частину субстрату використовує найшвидша реакція. На відміну від звичайної хімії, де реакції спрямовуються у бік хімічної рівноваги, у хімії відкритих систем реакції йдуть у напрямку, що вказує їм *потік* речовин.

Внаслідок усіх перелічених реакцій здійснюється добір найбільш доцільних (оптимальних) сполук і реакцій, які дозволяють хімічній системі дуже швидко і з мінімальною витратою енергії досягти максимально корисного ефекту. Поступово здійснювався перехід до якісно нового *біологічного* етапу розвитку матерії, але загальні принципи її самоорганізації збереглися й на цьому рівні.

2.3. Принципова можливість абіогенного синтезу органічних речовин із неорганічних

Реальна відповідність хімічної еволюції основним принципам самоорганізації матерії підтверджується спонтанним утворенням органічних речовин із найпростіших неорганічних.

У *лабораторних експериментах* доведено, що суміш різних сполук таких речовин як *аміак*, *метан*, *водень*, *вода*, *вуглекислий газ*, *синильна кислота* перебуває у стаціонарному стані до тих пір, доки під впливом якихось зовнішніх факторів (*температура*, *електричні розряди*, *ультрафіолет*, *ультразвук*, *каталізатори*) не опиниться у біфуркаційній точці. Перехід через цей нестійкий стан викликає утворення

принципово нових складних систем типу АМІНОКИСЛОТ, які відрізняються від вихідних сполук якісною своєрідністю. Внаслідок їх взаємодії між собою утворюються найпростіші ОЛІГОПЕПТИДИ, котрі починають закручуватися у спіраль після досягнення довжини у 8 – 10 амінокислот, тобто процеси утворення мономерів і полімеризація відбуваються паралельно. Це значно прискорює полімеризацію, особливо за наявності слабких доз радіації.

Подібним чином із суміші *метану, аміаку* і *води* спонтанно утворюються РИБОЗА та ДЕЗОКСИРИБОЗА. Сполучення метану, аміаку, води та синильної кислоти під впливом відповідних зовнішніх факторів викликає утворення АЗОТИСТИХ ОСНОВ. Синильна кислота, що виникає при електричних розрядах, може самостійно започатковувати формування аденіну в одностадійній реакції конденсації. В еволюційному аспекті пурини виявилися більш перспективними, ніж піримідини. Із незначними модифікаціями вони представлені у багатьох метаболічних циклах клітини: у вигляді макроергічних молекул, універсальних регуляторів типу цАМФ і цГМФ, флавінаденіндинуклеотиду (ФАД), нікотинаденіндинуклеотидів (НАД, НАДФ), коферменту *A* тощо. Наявність *ультрафіолету та фосфорних* сполук сприяє утворенню з них МОНО-, ДИ- і ТРИФОСФАТІВ. Унаслідок подібних процесів легко і швидко могла формуватися планетарна хімічна система із "субвітальними" осередками. Їх розвиток міг значно прискорюватися за рахунок космічної органіки. Про це свідчить той факт, що **у космічному просторі** також відбувається самодовільний абіогенний синтез органічних речовин із неорганічних. Наприкінці 60-х років ХХ ст. за допомогою радіоспектрометрії була відкрита міжзоряна космічна речовина. Пізніше було доведено, що у космосі вже при виникненні зірок і планет відбуваються процеси самоорганізації матерії в напрямі утворення досить складних органічних сполук. Вони знайдені у молекулярних хмарах Всесвіту, кометах, метеоритах (збереглися незмінними з часів формування Сонячної системи шляхом конденсації речовини із газопилової туманності близько 4,5 млрд. р. тому) і астероїдах. Це *амінокислоти, жирні кислоти, пуринові та піримідинові основи, ацетилен, бензол, метанол, ізопреноїди, карбонові кислоти, порфірини, сірчисті органічні сполуки* тощо.

Відомо, що найбільш тривалим у часі є процес утворення із хаосу якихось більш-менш складних структурованих систем. Подальша їх

еволюція вже відбувається досить швидко і прискорюється у міру зростання їх розмірності. З цього погляду вимога суто земного походження органіки (як основи виникнення життя) виявляється дещо спекулятивною. А саме, спонтанне протікання відповідних хімічних процесів мало зайняти забагато часу (для умов нашої планети).

Відкриття космічної органічної речовини дозволило його суттєво скоротити. Так, було доведено, що Земля за 1 млрд. років могла одержати із космічним пилом та вуглистами хондритами (майже 5 % від загальної кількості метеоритів, що падають на Землю) близько 40 млрд. тонн космічної органіки, тобто її планетарний синтез відіграв не головну, а другорядну роль. Крім того, кожен вулкан за одне виверження викидає назовні приблизно 1 млн. тонн органічних речовин, а наявність такої колосальної кількості органіки робила процес самоорганізації матерії автокаталітичним. Подальший розвиток таких відкритих складних хімічних систем із певною ієрархічною структурою міг відбуватися лише прискорено.

Відмінною особливістю космічної органіки є те, що вона становить собою рацемічну суміш різних оптичних ізомерів (у живих системах реалізується лише якийсь один із можливих варіантів, наприклад у білках зустрічаються тільки L-амінокислоти). Це свідчить, що походження життя на нашій планеті вирішальним чином пов'язане з осередками локальної поляризації світла. Крім того, вони є вкрай необхідними і для синтезу полімерів. А саме: об'єднання декількох відносно складних молекул у невеликий ланцюжок є достатньо розповсюдженою подією у суміші органічних речовин. Але реакція майже одразу припиняється, якщо до цього ланцюжка приєднується молекула з іншою оптичною активністю. Тільки за умови наявності однаково поляризованих речовин можлива їх спонтанна поляризація, котра тоді відбувається надзвичайно швидко.

Утворення осередків локальної вибіркової оптичної активності на Землі може бути пов'язаним із діяльністю вулканів та іншими геологічними процесами, які супроводжувалися випромінюванням поляризованого світла. Його джерелом могло бути також сонячне на місячне світло, поляризація якого виникала внаслідок обертання Землі, інверсії її магнітного поля, електричних атмосферних розрядів тощо. Наявність поляризованого світла сприяє першочерговому утворенню лише певних оптичних ізомерів, тобто забезпечує хіральність відкритих хімічних

систем. Їх подальший розвиток відбувався автокаталітично у низці біфуркацій.

Аналогічна ситуація характерна і для інших органічних сполук. Це дозволяє зробити висновок, що *космічна органіка* має винятково *абіогенне походження*, а хімічна еволюція у напрямі життя повинна бути асоційованою з якимось особливо сприятливими для розвитку таких систем умовами, пов'язаними з їх оптимізацією.

Оптимізація системи завжди викликає прискорення розвитку і набуття нових системних властивостей. У міру переходу до більш прогресивного (системного) еволюційного напрямку ієрархічно організовані хімічні системи починають розвиватися прискорено, набувають нових властивостей і ускладнюються, формуючи структури із різноспрямованими процесами. Внаслідок цього будуть утворюватися макромолекулярні складні системи з певною функціональною диференціацією складових компонентів. Реалізація такого еволюційного напрямку з часом спричинила появу нуклеїнових кислот, білків, геному.

2.4. Основні гіпотези про походження життя на Землі

Протягом багатьох віків питання про походження життя на Землі зовсім не турбувало людство тому, що відповідь на нього тоді знав кожний: життя в цьому світі, як і сам світ, створив Бог. Цю істину повідомляли дитині, як тільки вона починала говорити і пізнавати зовнішній світ. Інших варіантів не було й тому така версія закріплювалася у свідомості на все життя людини, не визнаючи ніяких альтернатив. Правда, цього Бога різні народи називали й уявляли собі по-різному. Варіювали і способи творіння. Спільними для всіх подібних концепцій були тільки всемогутність і вічність існування Бога. Внаслідок останнього твердження у людей не виникало провокаційного питання: якщо Бог створив світ, то хто створив самого Бога? Але в усі часи жили люди, які, ставши дорослими, зберігали дитячу здатність задавати складні питання. Бажання пізнати невідоме визначало всю їхню долю і, досягаючи висот пізнання, вони давали власні відповіді на питання про виникнення світу. За весь час існування людства таких варіантів було запропоновано чимало, але ще й сьогодні проблема походження життя залишається дискусійною. Це пов'язано з тим, що, через відсутність машини часу, неможливо остаточно з'ясувати точну послідовність процесів, які відбувалися 3 – 4 млрд. років

тому. У зв'язку з цим будь-які версії (в тому числі й такі "правдиві" та псевдоуніверсальні як варіант "Божого творіння" та "космічних зародків життя") не можуть бути прийнятими однозначно. Чи є вихід? Може, взагалі відмовитися від пошуку відповіді? Категоричне твердження сучасної науки – ні! Встановити придатність і певну адекватність тієї чи іншої концепції походження життя можна за такими відносними критеріями:

- відповідність загальним принципам самоорганізації складних систем;
- принципова можливість протікання тих чи інших процесів в умовах первісної Землі (на сьогодні вони відомі);
- допустимість хоча б часткової реалізації в експериментальних умовах.

При цьому не слід забувати, що життя – це скоріше процес, ніж структура. Визнання такої ситуації потребує дослідження не окремих субстратів життя, а саму можливість реалізації тих чи інших системних процесів у відповідних умовах. Згідно з такими вимогами для пояснення походження життя на Землі було запропоновано чимало гіпотез. Найбільш імовірним є те, що всі вони мають сенс і самоорганізація матерії у бік життя здійснювалася не одним, а кількома шляхами одночасно. Вибір напрямів розвитку зумовлювався конкретними умовами, в яких перебували ті чи інші відкриті хімічні системи із незворотними процесами далеко від стаціонарного стану.

Суттєву роль відіграла і наявність дивних атракторів у вигляді певних субстратів, що значно прискорювали процеси самоорганізації, практично зводячи їх до реалізації тільки одного, найдоцільнішого для даної системи, варіанта.

У відкритих неврівноважених системах панують біфуркаційні механізми, що сприяють знаходженню все нових стаціонарних станів і переходу неживої матерії в живу. Системність організації матеріальних, енергетичних та інформаційних потоків у часі та просторі зумовлює не стільки необхідність визначення окремих варіантів походження тієї чи іншої групи організмів, скільки встановлення основних принципів формування планетарної біосфери. Тільки в такому вигляді могло виникнути життя на Землі. Альтернативні варіанти протікання відповідних процесів знайшли своє відображення у відповідних наукових концепціях. До найбільш поширених належать:

Гіпотеза про існування первинного "світу РНК" пов'язана з відкриттям каталітичної активності РНК. Це дозволило припустити можливість участі саме цих макромолекул у започаткуванні життя на Землі. Первинні організми, що за цією гіпотезою склалися з простих молекул РНК, здатних до самовідтворення, з часом могли набувати здатності до синтезу білків, у тому числі й ферментів. Це дозволило інтенсифікувати всі метаболічні процеси. Формування ліпідно-білкової мембрани відокремило внутрішнє середовище організмів від умов довкілля. Виникла клітина. Наступним еволюційним кроком стала передача функції носія спадкової інформації від РНК до молекул ДНК, що збільшило надійність її збереження. Можливість подібного розгортання подій була підтверджена деякими експериментами. Зокрема, були сконструйовані молекули РНК, що могли здійснювати багаторазовий сплайсинг. Але пізніше концепція "світу РНК" зіткнулася з численними проблемами й не була прийнятою як єдина та остаточна версія. У будь-якому разі молекула РНК є занадто складною і без білків недостатньо ефективною, щоб її можна було вважати первинним біополімером.

Гіпотеза про еволюцію протеноїдних мікросфер С. Фокса і К. Доу. Вони довели, що складні органічні системи можуть утворюватися абіогенно в умовах інтенсивної вулканічної діяльності. Підтвердження такої можливості були одержані в численних експериментах із лавою, котру відбирали на Гавайських островах. Ці досліди полягали у тому, що при нагріванні водних розчинів амінокислот на матриці шматків лави утворювалися протеноїдні мікросфери діаметром близько 2 мкм. Вони відзначалися морфологічною і фізико-хімічною індивідуальністю, мали подвійну зовнішню оболонку та включення типу полінуклеотидів, металів тощо. Такі мікросфери давали початок дочірнім структурам шляхом поділу і пупкування. Подальші дослідження дозволили встановити, що подібні утвори можуть виникати навіть за температури 25 °С за присутності етилового ефіру поліфосфорної кислоти. Додаток гістонів і хлористого кальцію зумовлювала формування складної подвійної мембрани та бластулподібних форм із сітчастою будовою, здатних до поділу.

Гіпотеза про можливість виникнення життя на глинистих частках була вперше запропонована Дж. Берналом. Її сутність полягає у тому, що ефективний матричний синтез протобіонтів міг здійснюватися на частках глини. Аргументами на користь такої можливості були їх досить специфічні особливості. А саме, глини є концентраторами

різних органічних речовин (амінокислоти, поліпептиди тощо) та катіонів (протонів, амонію, калію, магнію, кальцію, заліза, марганцю, молібдену, цинку, кобальту та ін.), що сприяє утворенню органо-мінеральних комплексів із сильними каталітичними активностями, що значно прискорює процеси їх подальшого ускладнення.

Пізніше ця гіпотеза була доповнена міркуванням про можливість провідної ролі у хімічних процесах, пов'язаних із виникненням життя, кристалів глини, які утворюються із слабких розчинів унаслідок просочування води крізь вивітрєні породи. Дефекти решітки, властиві усім реальним кристалам, могли відігравати роль осередків біфуркаційних процесів і сприяти формоутворенню. Але до сьогодні в експериментах із глинистими структурами не спостерігали нічого схожого на еволюцію, та й у природних умовах подібні організми не знайдені.

Гіпотеза про виникнення життя на алюмоферосилікатній (риголітній) глобулі діаметром 1 – 10 мкм із ліпідною мембраною – *армованою ліпосомою*. У водному середовищі вона, на думку Л. Меклера, здатна до адсорбції біологічно активних макромолекул (*в тому числі і з каталітичними властивостями*) з утворенням повністю автотрофної протоклітини.

М. Д. Нусінов і Д. І. Серебровський додатково встановили, що каталітична функція риголітного зерна у сполученні з водою (пар, краплі, рідина) може зумовлювати виникнення складних хімічних систем. Спочатку вони становлять собою "обернену" міцелу, а потім – структуру з двошаровою мембраною.

Гіпотеза про виникнення життя не на поверхні Землі, а в глибинах океану поблизу гарячих джерел. За таких умов для утворення нових системних зв'язків уже не може використовуватися сонячна енергія, оскільки промені світла поглинаються вище розташованими шарами води. Формоутворення і підтримка стаціонарного стану складних хімічних систем забезпечуються за рахунок розпаду сірчистих сполук, які виділяються гідротермальними джерелами. Ще й сьогодні поблизу них концентрується життя в океанічних глибинах. Це своєрідні оази у пустелі. Біля гідротермальних джерел, як і поряд з іншими "гарячими" осередками (вулкани, гідротермалі суходолу), складаються сприятливі умови для формоутворення у вигляді *потоків* речовини та енергії.

З такими місцинами пов'язане існування вельми своєрідної групи екстремальних термофілів, до яких, зокрема, належать архебактерії.

Вони мають у складі геному інтрони й за деякими ознаками займають проміжне положення між прокаріотами та еукаріотами, а їх метаболізм може регулюватися ферментами сучасних вищих тварин і людини. Серед них зустрічаються форми, які чудово почуваються за температури у 120 °С, на субстратах із підвищеною кислотністю та солоністю, у сірчистих джерелах тощо. Вони здатні відновлювати вуглекислий газ і сірку, окислювати водень і виділяти назовні метан та сірководень, що забезпечує включення основних хімічних елементів у біологічний кругообіг.

Еукаріотичні клітини могли виникнути близько 1 – 1,5 млрд. років тому внаслідок симбіозу архебактерій із синьо-зеленими попередниками хлоропластів та пурпуровими бактеріями, що започаткували мітохондрії. Усі симбіонти передавали частину своїх генів спільному (синтетичному) геному. Певний вклад у його формування могли внести і провіруси, започаткувавши мобільні генетичні елементи.

Гіпотеза про виникнення життя як метаболічного процесу на поверхні піриту ($Fe S_2$). Цей мінерал дуже поширений у природі, в тому числі і біля гідротермальних джерел. Перші живі клітини могли становити собою піритове зерно з подвійною мембраною із органічних речовин. Ця гіпотеза має чимало недоліків, але ідея зв'язку походження життя з метаболічними процесами у гетерогенній системі видається перспективною. До того ж, викиди піриту у вигляді стовпів чорного пилу характерні й для гідротермалей океанів, які розташовані, частіше за все, біля розламів посеред океанічних хребтів. Такі утвори висотою до 20 м живуть усього 50 – 100 років, але увесь цей час вони пов'язані з існуванням біоценозів дуже незвичайних організмів. До них, зокрема, належать рифтії, які належать до типу погонофори й виглядають як великі (до 1,5 м) кільчаки, що мають султан із яскраво-червоних щупалець. Замість органів травлення вони містять трофосому – порожнину, заповнену автотрофними бактеріями, що засвоюють вуглекислий газ.

Тіоефірна гіпотеза Де Дюва надає великого значення таким сірчистим сполукам як тіоефіри. Вони могли використовуватися як джерело енергії і одночасно слугувати пусковим механізмом низки хімічних реакцій. Роль каталізаторів виконували "протоферменти", які також утворювалися із тіоефірів. Так могли синтезуватися молекули РНК і подальша хімічна еволюція могла відбуватися у "світі" РНК. Для синтезу тіоефірів необхідна висока температура і кисень. Такі умови зберігалися і поблизу гідротермальних джерел.

Гіпотеза А. І. Опаріна (1924 р.) і Дж. Холдейна (1929 р.) належить до найбільш ранніх наукових концепцій походження життя на Землі, але її значення від цього не зменшилося. Згідно з цією гіпотезою принципи організації живого відповідають загальним закономірностям самоорганізації будь-яких відкритих систем. Вони передбачають формування і подальшу еволюцію фазово-відокремлених систем хімічного типу – **коацерватів (протобіонтів)**.

Основні положення концепції Опаріна – Холдейна:

1) *Життя є результатом еволюції матерії у Всесвіті.* Подальші дослідження дозволили встановити доцільність цього твердження.

2) *Всі необхідні для виникнення життя органічні сполуки можуть утворюватися в абіогенних умовах.* Подальші дослідження вітчизняних і закордонних учених дозволили конкретизувати ці умови:

– відсутність біосфери, бо в іншому випадку новоутворені системи будуть включатися до потужного біологічного кругообігу речовин і не матимуть змоги самостійно розвиватися;

– наявність зовнішніх джерел енергії;

– відсутність вільного кисню, бо він прискорює окислення органіки;

– виведення речовин із зони їх утворення, бо рівновага реакцій звичайно зміщується у бік розпаду складних сполук.

3) *Наявність добіологічної еволюції, тобто добору фазово-відокремлених мікроструктур (протобіонтів).* За рахунок нього здійснюється перевірка стійкості складних систем на стабільність у зовнішньому середовищі.

Одним з основних критеріїв добору могла бути витривалість первинних протоклітин в умовах жорсткого ультрафіолетового опромінення, тому велике значення мала збалансованість внутрішньомолекулярних та міжмолекулярних переносів енергії. Оптимізація цих процесів, наприклад, формування складної плівки із фосфоліпідів, здатної до фотокаталізу за рахунок використання енергії ультрафіолету, відіграла суттєву роль у прискоренні хімічної еволюції. Такі структури повинні були мати сферичну форму, оскільки вона відповідає найменшому значенню енергії Гіббса і є термодинамічно вигіднішою порівняно з іншими можливими варіантами розташування молекул.

Вже на рівні коацерватів виникають такі властивості живого як:

- вибіркове поглинання речовин і виділення продуктів реакції – *обмін речовин*;
- збільшення об'єму – *ріст*;
- здатність розпадатися із збереженням структури – *поділ, розмноження*;
- різна стійкість різних коацерватів – *добір*;
- адекватна реакція на зміни довкілля – *подразливість*;
- здатність змінюватися відповідно до конкретних умов середовища – *приспосованість* тощо.

Саме весь комплекс разом, а не його окремі ознаки, становить собою суттєву відмінність живого. Його розвиток у просторі та часі мав відбуватися за такою схемою:

Перший етап: виникнення системного середовища у вигляді конкретних і різноманітних фізико-хімічних характеристик первинної Землі. Відповідно до них і внаслідок циклічних незворотних процесів виникали численні дисбаланси, порушення рівноваги та розподіли фаз, які супроводжувались утворенням локальної асиметрії.

За таких умов система або руйнується (ентропія зростає), або долає суттєві відхилення від стаціонарності за рахунок подальшого збереження нерівноважності, формування нових комбінацій структурних елементів і дисипативних структур (зменшення ентропії).

Упорядкування потоків енергії речовини та інформації сприяло виникненню океанів та зародків майбутніх материків. Свого часу із неорганічних речовин утворилися найпростіші органічні молекули, чимала кількість яких могла мати космічне походження. В умовах Землі для реалізації відповідних процесів використовувалась енергія ультрафіолету, грозових розрядів, іонізуючої радіації, ударних хвиль від блискавок та метеоритів, вулканічної діяльності, гідротермалей тощо. Зовнішні джерела енергії спричинювали циклічні переноси речовини, що певним чином упорядковувало динамічні структури. Системи, котрі не були здатними використовувати надлишок енергії, що надходила до них, руйнувалися. Натомість молекулярні комплекси, що використовували її для формування нових системних зв'язків, переходили на якісно інший ієрархічний рівень, започатковуючи черговий виток розвитку. В цьому полягає енергетична закономірність виникнення життя на Землі, яке за певних умов просто не могло не виникнути.

У системах із циклічними процесами здійснюється добір найбільш рухомого та енергоємного носія, котрим виявилася звичайна вода. Особливості її будови та переваги фазового стану внесли свій вклад у прискорення розвитку органічних макромолекул. Вони накопичувалися в багатьох контактних зонах водночас: у поверхневій плівці океану, в парових зависях, у вологих глинах, біля вулканів і глибоководних гідротермальних джерел, у районах океанічного та морського прибою тощо. Саме тут склалися найбільш сприятливі умови для енергійного протікання різноманітних хімічних реакцій.

Другий етап пов'язаний з утворенням на основі білків, жирів і вуглеводів складних відкритих хімічних систем типу коацерватів і протеноїдних мікросфер з деякими властивостями живого.

Для відокремлення внутрішнього вмісту від зовнішнього середовища ідеально підійшли молекули ліпідів, які самі по собі вишиковуються шарами, утворюючи найпростіші мембрани.

Збереження стаціонарного стану такого молекулярного конгломерату досягалося завдяки внутрішньосистемній узгодженості потоків речовини, енергії та інформації: виникає примітивний метаболізм. Коацервати вже не тільки накопичували й затримували в собі енергію, а й *спрямовували* її в найбільш доцільному для самоорганізації напрямку. Стався якісний стрибок від звичайної хімічної еволюції до життя.

Третій етап відзначався тим, що, внаслідок об'єднання коацерватів із нуклеїновими кислотами (інформаційне забезпечення можливості збереження умов гомеостазу в поколіннях), виникли *протобіонти* – перші живі організми, здатні до інформаційно контрольованого самовідтворення. Це найпростіший варіант збереження вже знайденої оптимальної організації у часі. Він був настільки універсальним, що реалізувався в умовах багатьох регіонів Землі, сприяючи формуванню первісної протобіосфери.

Четвертий етап. Автокаталітичний біохімічний гіперцикл живих систем у межах Землі спричинював можливість подальшої якісної трансформації найрізноманітніших організмів, яка мала системний, планетарний характер.

Прогресивне ускладнення гетеротрофних протобіонтів зумовило появу перших прокаріотів. Вони могли мати щось спільне із сучасними археобактеріями. Окрім них "екстремалами" є деякі інші прокаріоти, зокрема, сучасні ціанобактерії. Вони можуть існувати на лаві після вивер-

ження вулканів, у льодах Арктики та Антарктики, у будь-яких прісних або солоних водоймах, живуть на рослинах і тваринах тощо. До сьогодні від колоній ціанобактерій збереглися рештки їх діяльності у вигляді строматолітів. Вони схожі на велетенські колони (до 15 м висотою та 10 м товщиною) або шаруваті "матраци". Утворюються вони й зараз, наприклад, біля Багамських островів і вздовж узбережжя Австралії. Ціанобактерії забезпечили надходження кисню в атмосферу й могли бути попередниками хлоропластів.

Таким чином, до сьогодні збереглося чимало прокаріотів, які з найдавніших часів донесли звістку про можливі варіанти структурної та функціональної організації перших живих організмів. Їх існування слугує суттєвим аргументом на користь того, що самоорганізація матерії в умовах первинної Землі могла зумовити формування досить складних відкритих систем з ієрархічною будовою та можливістю рости, розмножуватися й обмінюватися потоками речовини, енергії та інформації.

Поширення таких оптимальних у багатьох відношеннях систем викликало своєрідну конкуренцію за субстрат. Унаслідок цього зберігалися (виживали) тільки такі структури, що могли найефективнішим чином використовувати ресурси довкілля, набуваючи якісно нових властивостей. Принципова можливість подібних перетворень була неодноразово продемонстрована в дослідях *in vitro*. А саме, у безклітинних системах можуть здійснюватися різноманітні реакції синтезу та обміну, мембранні структури та рибосоми виявляють здатність до самозбирання і подальшого виконання відповідних функцій, можуть репродукувати свої складові частини, тобто проявляти найбільш суттєві ознаки живої клітини.

Виходячи з вищевикладеного, можна спробувати визначити зміст терміну "життя". Це обмежена за речовиною відкрита система, що розвивається на основі матричного автокаталізу під впливом зовнішніх потоків енергії, які використовуються для циклічних реакцій.

Перші організми були практично безсмертними (дочірні клітини є копіями материнської) і відзначалися дивовижною здатністю зберігати гомеостаз за допомогою адаптаційних механізмів. Їх панування протягом мільйонів років підготувало базу для нового якісного стрибка (біфуркаційні механізми) в розвитку біосфери.

Проблема ієрархічної впорядкованості різноманітних простих систем ефективно вирішувалась завдяки їх об'єднанню (симбіоз). Виникли еукаріоти.

В усіх цих процесах надзвичайно важливу роль відігравало адекватне інформаційне забезпечення тривалого збереження інноваційних структур з оптимальними режимами структурної та функціональної організації. Ця проблема вирішувалась у межах формування генетичного коду.

2.5. Можливі варіанти формування генетичного коду

Деякий час у біології інтенсивно дебатовалося питання про тип первинних макромолекул (нуклеїнові кислоти чи білки?). Відкриття каталітичної активності РНК деяких грибів і водоростей нібито дозволяло віддати перевагу нуклеїновим кислотам. Але цей варіант має свої вади і сьогодні більш доцільним з еволюційної точки зору вирішенням проблеми інформаційної забезпеченості живих істот вважається наявність узгодженої коеволюції нуклеїнових кислот і білків.

Уперше можливість їх координованої та взаємозумовленої еволюції довів М. Ейген. Він установив, що існує *тільки один тип систем*, який є стійким до будь-яких негативних зовнішніх впливів і може розвиватися самостійно. Така оптимальна система (гіперцикл) має складатися з *двох* класів молекул:

- перший клас – молекули, що можуть самовідтворюватися (подібні до нуклеїнових кислот). Вони повинні діяти як каталізатори синтезу молекул другого класу;
- другий клас – молекули, подібні до білків, які можуть каталізувати самовідтворення молекул першого класу.

Лише за такої умови забезпечується стабільне функціонування всієї складної системи, що набуває принципово нових властивостей, до яких можна віднести:

- *бімодальність* – здатність усієї системи перебувати лише в одному з двох або декількох можливих станів;
- *розривність* – між цими відносно стійкими станами мають бути відсутні перехідні варіанти, а відповідні стаціонарні стани досягаються за принципом "усе або нічого";
- *гістерезис* – система має відзначатися дещо запізненою реакцією на зовнішні впливи, яка має здійснюватися різними шляхами при посиленні та послабленні зовнішніх впливів;

– *дивергенція* шляхів еволюції системи зумовлена тим, що навіть близькі початкові стани системи за різних умов можуть давати різні кінцеві варіанти її розвитку.

Подібні системи самі по собі могли започатковувати формування інформаційної матриці з тривалим терміном існування та функціонування. М. Ейген відзначав: "Наш код є далеким від випадковості, що наводить на думку про існування якогось оптимізаційного принципу". Найкращим оптимізатором у світі, який зумовлює зростання упорядкованості, є природний добір. Механізм його дії дуже простий: усі невдалі варіанти складних систем руйнуються, залишаючи лише оптимально організовані структури з мінімальною ентропією (максимальними впорядкованістю та доцільністю). Відповідні процеси найшвидше відбуваються у водній фазі й ще більше прискорюються за наявності певного оптимізаційного субстрату.

Режим довільного формування протеноїдних мікросфер у водній фазі досліджував С. Фокс, який встановив, що навіть із малої різноманітності амінокислот і без будь-якої інформаційної матриці можуть виникати невідповідні протеноїдні ланцюжки. При цьому можливість приєднання наступної амінокислоти певним чином зумовлюється структурою самого ланцюжка. До сьогодні не отримано жодних указівок відносно можливості *випадкового* синтезу полімерів. Це свідчить про те, що в умовах високої енергетичної забезпеченості протеноїдні системи швидко опиняються в біфуркаційній точці й можуть зберегти гомеостаз лише залучивши до синтезу нові компоненти. Зменшення ентропії, що супроводжує такі процеси, буде максимальним тільки при формуванні найбільш доцільних з енергетичної точки зору зв'язків. Процес полімеризації *не є випадковим* від самого початку, він *детермінований* деякими слабкими первинними фізико-хімічними взаємодіями та відповідностями. Реалізуються лише найоптимальніші варіанти.

Вже на рівні кількох десятків амінокислот відповідна протеноїдна система набуває нових якісних властивостей і може виконувати каталітичні функції. Більше того, навіть дипептиди та трипептиди мають їх у зародковій формі.

Неактивні кислоти та нейтральні протеноїди в холодній воді утворюють протеноїдні мікросфери, що відзначаються стабільністю, наявністю поверхневого шару, вибірковою дифузією, здатністю до осмосу росту та поділу. Якщо відповідні протеноїди збагачені амінокислотами з

основними властивостями (наприклад, лізином), то вони здатні формувати мікросфери тільки разом з кислими протеноїдами або нуклеїновими кислотами. Такі комплекси відзначаються різноманітними слабкими каталітичними активностями й можуть без матриці сприяти синтезу поліпептидів і олігонуклеотидів. Необхідне тільки відповідне джерело енергії (АТФ). Спрямованість синтетичних процесів визначається зовнішніми умовами, зокрема, вона суттєво залежить від наявності певних поліпептидів.

Отже, в межах мікросфери можуть встановлюватись якісно нові системні взаємодії між різними макромолекулами, що відповідають вимогам інформаційної взаємозумовленості. Такі мікросфери будуть залишатися далеко від стаціонарності й проходити через численні біфуркаційні точки до тих пір, доки не стабілізується певна кодова відповідність між макромолекулами різної хімічної природи. Навіть дуже малоймовірна, але реалізована флуктуація може викликати детерміновані та незворотні наслідки. Одного разу віднайдене доцільне сполучення поліпептидів і поліпептидів з мінімальною ентропією буде тривалий час підтримуватися системою, зберігаючи її гомеостаз в екстремальних умовах довкілля.

Паралельно відбувається просторово-часове калібрування пропорцій вмісту окремих амінокислот у білкових системах. Ті з них, що потребують більше енергії та ферментів для свого синтезу, починають рідше зустрічатися в білково-нуклеїнових комплексах, поступово переходячи у незамінні. Організми, до яких вони надходять іззовні, набувають певних енергетичних переваг, оскільки не мають витратити власні ресурси на їх синтез.

Процес самоорганізації білково-нуклеїнових інформаційних систем суттєво прискорюється за наявності відповідного субстрату. Дослідження цієї проблеми дозволили відкрити інформаційні властивості багатьох мінералів, що можуть слугувати базою для синтезу біологічних макромолекул. Зокрема, це стосується глини, базальтів, піску, вулканічної лави, попелу тощо. Такий мінералогічний код виник спонтанно внаслідок геохімічних особливостей і закономірностей. У мінералах може реалізуватися тризнаковий, чотиризнаковий і навіть п'ятизнаковий код, який не перехрещується.

У реальних умовах пластичність твердих тіл зумовлена, як правило, розвитком системи дефектів (створюють напруженість) кристалічної

будови, які зумовлені вакансіями, дислокаціями, наявністю тих чи інших розмежувань, включень тощо. За інтенсивних зовнішніх впливів цільність дефектів стає настільки великою, що вони починають системно перебудовувати свій потенційний рельєф, викликаючи формування якісно інших урівноважених структур. Для виникнення відповідності між оптимально організованими макромолекулами необхідна була матриця з вуглецю, котрий є найперспективнішим хімічним елементом із численними можливостями утворення нових зв'язків. Подібні субстрати у вигляді ниткоподібних кристалів графіту були досить поширені у природних умовах молоді Землі.

Відповідну модель формування генетичного коду запропонував В. Я. Савінков (1991). Основою його моделі є ниткоподібні кристали графіту з однією гвинтовою дислокацією (*дислокація* – порушення структури кристалічної решітки). Їх ріст відбувається за схемою пар – рідина – кристал і починається з утворення зародка, який становить собою вуглецеву площину (в один атом завтовшки), закручену як гвинтова драбинка перпендикулярно до осьової лінії.

Реальні кристали, на відміну від ідеальних, мають багато домішок і фізичних дефектів, що викликає утворення різних деформацій кристалічної решітки. Особливістю гвинтової дислокації є максимальне перекручення решітки, яке здійснюється тільки по осьовій лінії, котра і становить собою ядро дислокації. Такі деформації структури кристала можуть бути як правими (від верхнього горизонту до нижнього за годинниковою стрілкою), так і лівими. Праву дислокацію неможливо перетворити на ліву простим обертанням кристала, тому що вона є дзеркальним відображенням. Ця особливість могла лежати в основі формування макромолекул з відповідною хіральною (оптичною активністю).

Перехід від хімічних елементів до складних систем пов'язаний з катастрофічною зміною їх динамічної поведінки залежно від комплексного ефекту випадкових факторів зовнішнього середовища. Саме вони визначають доцільність новоутвореної системи, в тому числі й оптимальні зміни оптичної активності та симетрії. Певний спрямувальний вплив могли здійснювати і локальні осередки оптичної поляризації молекул. До речі, одним із них є вулкани, поблизу яких утворюються і кристали графіту, а першочергове виникнення лівосторонніх ізомерів спричинює подальше автокаталітичне повторення саме цієї структури.

Наявність дислокацій та домішок у будь-якому кристалі викликає посилення його фізичної неоднорідності. Внаслідок цього зростають його внутрішня енергія і ентропія. В *ідеальних* кристалах такі процеси однозначно сприяють їх руйнуванню, оскільки відсутнє поглинання надлишку енергії. *Реальні* кристали, які опиняються в такій біфуркаційній точці, можуть упорядковувати свою структуру за рахунок утворення розгалуженої мережної системи зв'язків, котрі поглинають додаткову енергію. Особливу роль у цих процесах відіграють атоми азоту, кисню і фосфору.

Домішки, що можуть входити до складу кристалів, відзначаються певною специфічністю. А саме: якщо радіуси їх атомів є меншими за радіуси атомів матриці, то вони переміщуються до центральної осі кристала (максимально стиснута внаслідок дислокації решітка). В інших випадках атоми домішок локалізуються у ділянках із максимально розтягнутою решіткою на периферії кристала.

Конкретизація такої загальної закономірності відносно кристалів графіту виглядає так: радіуси зв'язків атомів вуглецю та азоту є більш подібними між собою, ніж вуглецю та кисню, які відрізняються більше. Внаслідок цього азот заміщує вакансії у найбільш викривлених ділянках гексагональної решітки графіту (центральна вісь дислокації). Такі комплекси можуть зумовлювати формування структур, подібних до *азотистих основ*.

Дещо далі від осьової лінії зменшення внутрішньої енергії графіту буде досягатися за рахунок утворення зв'язків вуглецю з атомами *кисню*. Це може слугувати основою для виникнення *вуглеводів*. Першочергове утворення рибози є більш вірогідним, оскільки вона має додаткову ОН-групу і може утворювати більше зв'язків, тобто сильніше поглинати внутрішню енергію. Це приводить до висновку, що первинними нуклеїновими кислотами могли бути РНК. Оскільки вуглеводи й азотисті основи розташовуються в одному шарі графіту, ці молекули виявляються структурно зв'язаними між собою.

Важлива складова частина росту кристала графіту проходить у рідкій фазі, а стабільність його решітки в цей час найкраще підтримується атомами *фосфору*. Внаслідок цього вони виявляються необхідними компонентами сталого існування складної відкритої надмолекулярної системи: *графіт* (гексагональні вуглецеві шари, закручені у гвинтову структуру) – *азотисті основи* – *вуглеводи* – *залишки фосфорної кислоти*. Ї

стабільність при переході через біфуркаційну точку (осередки фізичної напруги внаслідок дислокації) забезпечується утворенням нових зв'язків вуглецю з атомами домішок, що спричинює внутрішньосистемне засвоєння надлишкової енергії і відповідне зменшення ентропії. Така система (порівняно з вихідною) буде функціонувати надійніше та ефективніше, адже для її деструкції вже потребується більше зусиль (хоча б для того, щоб зруйнувати новоутворені системні зв'язки). Кристал графіту з домішками азоту, кисню та фосфору перетворюється на структуру, яку ми зараз називаємо нуклеїною кислотою.

Аналогічні процеси відбуваються і на *периферії* кристала графіту, але з деякими відмінностями, які зумовлені особливостями його будови (найпотужніші дислокації зосереджені біля центральної осі, а на периферії – енергетичний баланс є більш сприятливим). А саме: надлишок енергії спрямовується на утворення зв'язків між такими самими атомами домішок, але тут вони викликають утворення аміногруп (азот + водень) та карбоксильних (кисень + водень) груп. На їх основі формуються *амінокислоти*, які також полімеризуються по довжині кристала. При цьому, як і у випадку з нуклеїновими кислотами, проявляється комплексна дія випадкових і закономірних процесів: приєднання атомів до вуглецевого скелета здійснюється випадково, але їх послідовність зумовлюється будовою графітового каркаса.

Ниткоподібний кристал графіту може існувати у двох кристалічних модифікаціях: *гексагональний* (кожен третій шар повторює перший АБ – АБ – АБ – ...) та *ромбоєдричний* (кожен четвертий шар повторює перший АБВ – АБВ – АБВ – ...). Залежно від того, який із варіантів реалізується, може виникнути дуплетний або триплетний кодон, тобто *двом чи трьом нуклеотидам буде відповідати одна амінокислота на периферії кристала*.

Вільна енергія гексагонального графіту менша порівняно з ромбоєдричною. Внаслідок цього він виявляється більш стабільним і частіше трапляється у природі. Це дає можливість припустити, що *вихідним типом генетичного коду* був дуплетний. Однак наявність різних деформацій різко підвищує утворення кристалів графіту із ромбоєдричною структурою, на яких міг сформуватися триплетний код. Оскільки його кодувальні можливості є набагато більшими, ніж у дуплетного (64 амінокислоти замість 16), то саме така складна система збереглася в еволюції. Дуплетні кодони могли залишитися у вигляді некодувальних послідовностей – *інтронів*, "егоїс-

тичної" ДНК, мобільних генетичних елементів. Вони формують банк резервних генетичних елементів для утворення нових генів, збільшують мінливість геному, перешкоджають реалізації мутації, збільшують надійність функціонування нуклеїнових кислот.

Усі перелічені процеси відбуваються в об'ємі ниткоподібного кристала графіту й жорстко зумовлені його вихідною структурою. Це приводить до того, що формування нуклеїнових кислот у районі центральної гвинтової дислокації та білків на периферії кристала також виявляється взаємозумовленим. Кристал графіту перетворюється на нуклеопротеїд, якісно іншу систему з принципово новими властивостями. Виникає генетичний код і починають реалізуватися його різноманітні структурні та функціональні варіанти.

У своєму розвитку комплекс нуклеїнових кислот із білками безперервно перебуває у динамічній рівновазі: зміни структури білків відображаються на нуклеїнових кислотах і навпаки. Якщо подібної відповідності немає, то система опиняється у черговій біфуркаційній точці, її майбутнє знову стає невизначеним. Внаслідок незворотних процесів вона може зруйнуватися (ентропія зростає) або утворити нову систему зв'язків (ентропія зменшується) і досягти нового стаціонарного стану.

Таким чином, первинні нуклеопротеїди становили собою типову дисипативну просторово-часову структуру, у якій реалізувалися загальні принципи самоорганізації складних систем. Вона була здатною контролювати потоки речовини та енергії між системою і середовищем, стаючи інформаційним підмурівком збереження гомеостазу та оптимальних інновацій. Основним механізмом, за допомогою якого здійснювалася переробка і передача інформації, по суті, була петля зворотного зв'язку: ДНК у закодованому вигляді містила інформацію відносно структури білків, які здійснювали регуляцію активності ДНК. Такі системи відзначаються підвищеною надійністю функціонування. Тому вони постійно відтворювалися, зберігалися й розвивалися в часі. На їх основі могли з'явитись і набагато складніші системи з більш розвиненими властивостями самовідновлення та саморегуляції. Здійснювався перехід у напрямі виникнення та подальшого розвитку геному живих організмів і становлення системи генетичної пам'яті.

2.6. Еволюція генетичного матеріалу

Вивчення еволюції геному здійснюється за допомогою численних методів, які використовуються у цитології, генетиці, біохімії, біофізиці та молекулярній біології. До них, зокрема, належать: вивчення експресії генів та її регуляції за допомогою використання очищених рибосом із різних клітин; використання різних ендонуклеаз, полімераз, РНКаз і ДНКаз; молекулярна гібридизація; клонування певних послідовностей ДНК; гібридизація клонованих повторів; визначення плавучої щільності нуклеїнових кислот; визначення нуклеотидного складу і послідовності нуклеотидів; складання ідіограм і каріотипічний аналіз; аналіз хромосомних перебудов; імунологічні методи; аналіз клітинного циклу і визначення тривалості його різних фаз; визначення вмісту ДНК у ядрах клітин; аналіз хромосомних перебудов; фазово-контрастна мікроскопія; використання культури клітин; рестрикційний аналіз із повним визначенням послідовностей; визначення температури плавлення; амінокислотний аналіз і газова хроматографія; одержання чистих (за певними послідовностями ДНК і генами) ліній рослин і тварин для вивчення їх фенотипічних ефектів; використання хромосом-маркерів, генів-маркерів та РНК-маркерів; рекомбінантний аналіз; використання різних модельних систем *in vitro*; різні способи фарбування хромосом для визначення співвідношення еухроматину і гетерохроматину; електрофорез і радіоавтографія; метод відпалювання – центрифугування ДНК; аналітичне рівноважне центрифугування у градієнті щільності загальної ДНК; складання генних карт різних організмів із їх наступним порівнянням; визначення вмісту ДНК і числа хромосом у різних видів; визначення числа структурних генів, які експресуються у певних клітинах; одержання поліплоїдів з наступним їх аналізом; різні варіанти електронної мікроскопії тощо.

Усі перелічені методи мають свої переваги та недоліки. У зв'язку з цим для реконструкції кожного етапу можливих еволюційних подій використовувалося декілька методів *одночасно*. Результати, отримані будь-яким одним способом, завжди мають певні методичні вади й тому на основі результатів, одержаних за допомогою тільки одного з них, не можна скласти однозначної думки про ті чи інші явища. Тільки комплексне використання різних методів дозволяє коректно розібратися з проблемою еволюції геному живих істот, визначити, якими

саме шляхами відбувалися зміни у його структурі та які функціональні наслідки вони мали.

Перш за все необхідно підкреслити, що стабільна самовідновна нуклеопротейдна система, сформована протягом хімічної еволюції, це ще не геном живого організму. Лише *незначна* кількість ДНК набула здатності визначати будову функціонально активних білків. Основна ж її частина не кодує пептидів. Більше того, кожен ген також має мозаїчну будову, тобто він складається з екзонів (кодувальна частина) та інтронів (некодувальна частина).

Заміни нуклеотидів в інтронах відбуваються набагато швидше, ніж в екзонах. Це спричинює формування прямих повторів, які, у свою чергу, створюють передумови для виникнення найрізноманітніших варіантів блочної перебудови геному й білків, що кодуються відповідними генами. Це позбавляє необхідності повного перебору нуклеотидних послідовностей і з більшою ймовірністю забезпечує функціональність інновацій. Крім того, інтрони, входячи до тієї частини ДНК, яка не пов'язана безпосередньо з кодуванням інформації про білки, не підлягають прямій дії природного добору.

Лінія ядерних генів еукаріотів відокремилася від прокаріотичної лінії на дуже ранніх етапах клітинної еволюції, коли проблема організації, експресії та регуляції генів ще не була вирішеною, тобто філогенетичний розвиток відповідних процесів мав свої суттєві кількісні та якісні відмінності. "Мозаїчна" будова генів і наявність "мовчазної" ДНК були первинними ознаками геному спільних для прокаріотів і еукаріотів предкових форм. Прокаріоти, позбувшись інтронів, досягли дивовижної здатності зберігати гомеостаз, але одночасно втратили еволюційну пластичність. Що ж розуміється під цим твердженням? Справа у тім, що системи без "зайвих" дублюючих елементів при суттєвих відхиленнях від стаціонарного стану в біфуркаційній точці майже позбавлені матеріалу, з якого може утворитися нова стабільна система. Це має особливе значення за умов, коли йдеться про достатньо примітивні структури, у яких ще не сформувалися оптимальні режими відновлення і реалізації генетичної інформації. В таких випадках наявність численних повторів дає системі можливість створювати численні варіанти нових структур, серед яких можуть виявитися й такі, що забезпечать їх ефективність і працездатність у відмінних від стандартних умовах середовища. Іншими словами, при зміні умов тільки ті протоклітини, які зберегли більш склад-

ний геном із повторами, виявилися здатними до швидких адаптацій і змогли суттєво збільшити різноманітність варіантів будови. Більше того, тільки система з наявністю стабільних та мінливих складових частин взагалі здатна одночасно і підтримувати гомеостаз, і змінюватися у часі.

Така організація має ще один вагомий наслідок, який є спільним для прогресивного розвитку будь-яких складних систем: неспроможність одночасно змінювати усі свої параметри. Такі спроби навіть не реалізуються у виникненні тривалих структур, оскільки подібні процеси спричинюють суттєве зниження ефективності системи і її миттєве руйнування. Іншими словами, *зменшення ентропії у складній системі (з одночасним збереженням певної стабільності новоутворень) може бути тільки більш-менш локальним.*

Становлення геному еукаріотів відбувалося у повній відповідності до цих загальних принципів самоорганізації матерії. Серед нескінченної множини можливих варіантів його будови реального життя набувала лише невелика кількість збалансованих форм організації. Різноманітність забезпечувалася їх *комбінаціями* у тих чи інших каналах еволюційного розвитку. Суттєве значення у цих процесах мали мутації, що будуть розглянуті пізніше.

2.6.1. Повтори ДНК

Важливою особливістю геному еукаріотів є наявність численних повторів різного розміру та кратності. Повторювані елементи в будь-яких складних системах – це дуже простий і ефективний спосіб підвищення їх стійкості до "шумів", які перешкоджають передачі інформації. Такий принцип реалізувався й протягом еволюції геному, зміни якого в часі демонструють чітку тенденцію до зростання кількості некодувальної ДНК. В еукаріотів лише близько 2 % геному припадає на кодувальні та регуляторні послідовності й зазнає впливу природного добору, вся інша ДНК – ні. Виникає питання: чому така, нібито зайва, ДНК, незважаючи на прогнозовані великі витрати енергії та речовини, відновлюється в геномах живих істот протягом мільйонів років? По-перше, на її реплікацію витрачається не так вже й багато енергії: не більше 1 % усіх енергетичних витрат клітини протягом мітотичного циклу. По-друге, частина такої ДНК необхідна для підтримки певної структури хромосом, для створення відповідної упорядкованості їх розташування у ядрі, для забезпечення упорядкованої гетерохроматинізації окремих ланок хромосом у клітинах різних типів (диференціація)

тощо. І нарешті, по-третє, "мовчазна" ДНК мусить мати неабияке еволюційне значення. Процеси, що його зумовлюють, є досить різноманітними і потребують спеціальної уваги. Почнемо з того, що спробуємо з'ясувати: за рахунок яких саме механізмів може утворюватися така "зайва" ДНК.

Основними постачальниками повторів ДНК є *дуплікація* (подвоєння певних ланок ДНК), *ампліфікація* (утворення декількох копій деяких послідовностей ДНК, які можуть мати як ендегенне, внутрішнє, так і екзогенне, зовнішнє походження), *мультиплікація*, *поліплоїдія* (виникнення декількох копій усього гаплоїдного геному в одній клітині).

Численні повтори утворюють так звану *satellite ДНК*. Сама по собі вона навряд чи була головним причинним фактором у різних процесах видоутворення. Але дуплікації та ампліфікації відбуваються дуже часто. При формуванні ампліфікованої ланки (від 500 тис. до 3 млн. пар нуклеотидів) об'єднуються десятки фрагментів ДНК і відбувається їх "перетасування". Розмножені копії певних ланок ДНК можуть переміщуватись у межах однієї хромосоми, між хромосомами однієї клітини та між різними організмами, що, зокрема, характерно для бактерій (горизонтальний перенос генів). Такі процеси (навіть за умови, що вони відбувалися досить рідко протягом еволюції) приводять до того, що розмножена послідовність ДНК із часом перестає підкорятися менделівським законам успадкування. Крім того, вона не проявляється у фенотипі й тому може розповсюджуватися у популяції без впливу природного добору.

Іншими словами, ознаки, які визначаються структурними і контролюються регуляторними генами, завдяки реалізації у фенотипі підпадають під дію природного добору. А вже залежно від того, яке вони матимуть значення для виживання і розмноження особини, їх доля виявиться різною: *елімінація* (якщо шкідливі), *швидке розповсюдження у популяції* (якщо корисні) і *нейтральність* (якщо вони суттєво не впливають на онтогенез). Зовсім інакше виглядає ситуація відносно "мовчазної" ДНК, яка має надзвичайно багато ступенів свободи саме завдяки тому, що її ефекти не проявляються фенотипічно (нагадує поведінку дитини, яка залишалася сама вдома, без догляду дорослих). Що ж саме може з нею відбуватися?

Ампліфікації у поєднанні з *делеціями* (випадіння певної послідовності ДНК) можуть суттєво реорганізувати геном за рахунок виключення або тієї ланки, що подвоїлася недавно, або частини "старої" ДНК.

Випадіння "старої" і збереження нової послідовності передбачає наявність певного обміну ДНК у ході еволюції. Це може відбуватися внаслідок нерівного кросинговеру в межах тандемних (розташовані поряд на одній осі) груп цих повторів і спричинювати утворення нової родини варіантів послідовностей ДНК, які можуть замішувати аналогічні ланки не тільки у межах однієї хромосоми, а й ті, що розташовані в інших, навіть негомологічних, хромосомах.

Родини повторів можуть виникати внаслідок ампліфікації не тільки повторюваних, а й унікальних послідовностей ДНК, а також їх комбінацій. Це стимулює нові цикли ампліфікації, які вже можуть бути значно різноманітнішими. Різні родини повторів ніби переплітаються. При цьому швидкість еволюції різних родин і їх окремих членів дуже різна. До параметрів, які її визначають, належать: структура і положення послідовностей ДНК; частота ампліфікацій, транслокацій і делецій; швидкість їх фіксації у популяції за рахунок специфічності систем розмноження і стохастичних процесів; вплив відповідних змін на пристосованість тощо.

Такі процеси можуть змінювати розмір хромосом, зменшувати їх здатність до кон'югації і викликати розвиток генетичної ізоляції популяцій, особини якої набули подібних нових властивостей геному. Докладніше це питання буде розглянуте у розділі "Видоутворення".

Якісні зміни геному у найбільш різкій формі пов'язані з поліплоїдією. Вона створює значний надлишок генетичного матеріалу, який може змінюватися під впливом мутацій і добору без суттєвої шкоди для функціонування особини завдяки тому, що продовжується нормальна експресія усіх генів, необхідних для підтримки гомеостазу.

Після поліплоїдії спостерігається чітка тенденція до відновлення диплоїдного стану. Це досягається за допомогою хромосомних перебудов і дивергенції різних послідовностей, що викликає не тільки порушення транскрипції, а й зміни у трансляції відповідних білків. А саме, у поліплоїдів утворюється більше рРНК з прихованими розривами. Вони становлять собою початкові стадії деградації хромосом. Унаслідок цього рибосоми швидше старіють і гірше здійснюють біосинтез. Вихід білка у цитоплазму зменшується приблизно до рівня диплоїдів. Цим досягається подвійна користь: розміри клітини суттєво не змінюються і зберігається додатковий генетичний матеріал. Поліплоїди стають перспективними системами з еволюційної точки зору.

Надлишкова (мовчазна, егоїстична, паразитична, некодувальна, сміт-тева) ДНК разом із специфічними білками визначає такі загальні властивості ядра як здатність до упорядкованої гетерохроматинізації; формування теломер і центромер; структура хромосом або їх окремих ланок; створення морфологічної різноманітності хромосом різних видів тощо.

Специфічне тривимірне розташування хромосом у ядрі, яке зумовлює активацію генів та вибіркочу гетерохроматинізацію, має велике значення для успішної транспозиції, обміну ланками ДНК між сестринськими хроматидами та перебудови хромосом.

Крім того, з "мовчазною" ДНК найтісніше пов'язане явище "*латентного*" (прихованого) *успадкування*. Воно полягає в екрануванні та переведенні у неробочий стан більшої частини генів, які функціонували у предкових форм. Про реальність цього процесу свідчить прояв різних атавістичних ознак, а також поява нових фенотипів у міжвидових гібридів, одержуваних при штучному схрещуванні. Наприклад, після запилення квіток інжиру пилком шовковиці (належить до іншої родини) одержували нащадків з такою різноманітністю ознак, якої вистачило б на декілька видів; два види смородини (червона і чорна) після схрещування давали потомство з ознаками, яких не було у жодної з батьківських форм; у деяких ракоподібних після ампутації можуть виростати нові кінцівки з ознаками інших видів; форма і розташування лусочок на регенованому хвості ящірки можуть відповідати ознакам вимерлих форм; у китів зрідка народжуються дитинчата з помітними, хоча і недо-розвиненими задніми кінцівками тощо.

Як можна помітити з наведених прикладів, новоутворенням завжди передує певна нестабільність попередньої організації, а її регулярно привносять різноманітні зміни у некодувальних повторюваних послідовностях ДНК. Наявність у геномі таких структур є *буфером для більшості мутацій* і слугує *самостійним джерелом суттєвих змін* спадкового матеріалу еукаріотичних організмів.

2.6.2. Мобільні генетичні елементи

Мобільні генетичні елементи (МГЕ) – це ланки ДНК, що не мають певної локалізації у геномі. До їх складу входить ДНК, яка має середнє число повторів (від 300–500 до декількох тисяч пар нуклеотидів). МГЕ виявлені у всіх груп організмів.

У бактерій досліджено два основні класи МГЕ, що розрізняються довжиною та складністю. До них належать:

1. *Інсерційні послідовності (IS-елементи)*. Їх довжина становить приблизно 1 000 пар нуклеотидів. Вони містять тільки один ген, який відповідає за їх переміщення, і мають інвертовані повтори на кінцях (*паліндроми*). Ці повтори необхідні для пізнання системами переносу – *транспозазами*, котрі є повністю сайт-специфічними відносно паліндромів. При своїх переміщеннях IS-елементи можуть інактивувати гени та індукувати усі види хромосомних аберацій; іноді вони відіграють роль промоторів.

2. *Транспозони* складаються з декількох тисяч нуклеотидів. Вони утворюються з IS-елементів і можуть включати додаткові гени, котрі відповідають за резистентність (стійкість) бактерій до різних токсичних речовин типу антибіотиків, важких металів тощо. IS-елементи забезпечують транспозонам здатність до переміщення і можливість викликати відповідні зміни. Разом із плазмідами і фагами транспозони розповсюджують гени між різними штамми бактерій, відіграють важливу роль в адаптаціях бактерій до лікарських речовин.

У прокаріотів переміщення МГЕ здійснюється переважно в ході звичайного клітинного циклу при соматичному (мітотичному) кросинговері. Його, на відміну від мейотичного, не можна вважати нормальним процесом. Тому не випадково, що він стимулюється цілою низкою факторів, які індукують мутагенез. Внаслідок цього соматичний кросинговер значно частіше супроводжується помилками, ніж мейотичний, який удосконалювався протягом усієї еволюції процесу статевого розмноження.

Соматичний кросинговер звичайно відбувається між сестринськими хроматидами та між гомологічними хромосомами у ділянках, які збагачені повторами і тандемно розташованими генами (наприклад, рРНК і гістонів).

У *грибів* найкраще досліджені *транспозоноподібні елементи*. Вони можуть відігравати роль промоторів і регулювати активність генів, а також несуть мішені для білків-репресорів. Це спричинює те, що цілі блоки генів починають підкорятися одному регуляторному сигналу.

У рослин віднайдено так звані *контролюючі елементи*, що не мають власного фенотипічного виразу. Серед них розрізняють:

– *автономні елементи*, котрі для реалізації своєї функції не потребують участі додаткових генетичних структур і переміщуються як єдине ціле;

– *неавтономні елементи*, для транспозиції яких необхідний додатковий генетичний елемент, котрий може бути розташованим навіть в іншому місці геному.

Контролюючі елементи рослин переміщуються звичайно у межах однієї хромосоми. Вони викликають супермутабільність генетичних локусів у місцях своєї інтеграції. Нестабільність генів проявляється у мозаїчності рослин, які мають різний фенотип у різних ділянках тканин. На відміну від МГЕ прокариотів, контролюючі елементи рослин можуть припиняти синтез білків і змінювати їх властивості. Вони постійно існують у геномі в неактивному стані і звичайно не проявляються фенотипічно. При деяких пошкодженнях хромосом ці структури змінюються і стають здатними до транспозиції.

У *тварин* найкраще вивчені *мобільні дисперговані гени*, які складають приблизно 20 % усієї геномної ДНК. Їх можна вважати представниками "егоїстичної" ДНК.

У *людини* МГЕ не виявлені. Натомість є розсіяні по всьому геному блоки нуклеотидів, які багаторазово повторюються, наприклад *Alu-послідовності*, *Кри-родини*, *сателітні ДНК* тощо. Вважають, що вони мають таке ж саме походження, як і МГЕ. Ці послідовності входять до складу первинного транскрипту і видаляються під час процесингу. Вони можуть брати участь у регуляції експресії генів та у процесах рекомбінації як зародкових, так і соматичних клітин.

Усі члени *Alu 1-родини ДНК* ссавців і людини гомологічні на 75 – 85 % і можуть переміщуватися по геному. У них відсутні кінцеві повтори, які характерні для МГЕ бактерій, грибів і комах. Крім того, вони можуть транскрибуватися *in vitro* РНК-полімеразою III, причому транскрипція починається поблизу одного кінця МГЕ і закінчується на різних відстанях від іншого його кінця. РНК-полімераза III звичайно зчитує інформацію з генів аденовірусів, тРНК та 5S рРНК. Той факт, що МГЕ входять у число субстратів РНК-полімерази III, свідчить про наявність у них локусу для розпізнавання цього ферменту і його спільність з вірусами та тРНК.

Значний вклад у зміни генетичного матеріалу можуть вносити і переміщення сателітних ДНК. Вони утворюються внаслідок нерівного

кросинговеру і відтворюються при реплікації ДНК. Подібність таких повторів у безхребетних і ссавців (навіть приматів) дозволяє припустити, що сателітні ДНК можуть виникати і в процесах ампліфікації певних ланок хромосом. Довжина таких локусів відповідає ланкам ДНК у складі нуклеосом і входить до складу гетерохроматину. Вони здатні впливати на кон'югацію хромосом і процеси рекомбінації не тільки сусідніх, а й віддалених частин ДНК.

МГЕ можуть викликати дуже різноманітні зміни геному:

- *інактивація* одного або декількох розташованих поряд генів за рахунок того, що вставка МГЕ може містити кодони передчасної термінації;
- *підвищена експресія* розміщених поряд генів. Транскрипція індукується на МГЕ і продовжується на інші гени, що викликає зміни регуляції активності генів;
- МГЕ, що включаються до складу гена або поряд з ним, викликаючи *зростання мінливості генів* і хромосомні аберації всіх типів. Мутантний локус довго зберігає *нестабільність*. За рахунок цього створюється нерівномірність мутагенезу у часі та в різних популяціях;
- іноді МГЕ мають *промотори та рецептори для білків-регуляторів*, унаслідок чого цілі блоки генів починають підкорятися одному новому регуляторному сигналу.

Подібними до МГЕ є *ретровіруси ретровірусів* хребетних, у тому числі й *онковіруси*. Спільними ознаками є такі: всі вони починаються з послідовності Т-Г і закінчуються Ц-А; мають майже однакову довжину; з'єднуються прямими повторами з декількох сотень пар нуклеотидів. Кінцеві довгі прямі повтори ретровірусів утворюються внаслідок процесингу, котрий відбувається після інфікування: спочатку внаслідок зворотної транскрипції вірусної РНК утворюється лінійна дволанцюгова ДНК з довгими повторами на обох кінцях. Потім ця ДНК перетворюється на кільцеву з одним довгим кінцевим повтором або двома короткими, що розташовуються тандемно. За деякими даними, саме в такій формі відбувається експансія до ДНК хазяїна вірусної нуклеїнової кислоти. Її розмноження починається на лівому (довгому) кінцевому повторі, а закінчується на короткому (правому).

Хребетні набувають довгих кінцевих повторів і без вірусної інфекції, оскільки більшість з них (а можливо, що й усі) має ендегенні провіруси, що складають значну частину геному (наприклад, у геномі гризунів і приматів їх близько 0,1 %). Геном людини містить понад

2 000 відбитків генетичних програм вірусів і бактерій, що свідчить про реальність їх успадкування. Останнім часом поширюються повідомлення відносно того, що ці програми можуть виконувати певну роль в обміні речовин клітини-хазяїна завдяки формуванню інтеграційної системи з якісно новими властивостями. Число копій таких ланок ДНК може випадково змінюватися за рахунок рекомбінацій. Такі розмножені копії ДНК ретровірусів можуть переміщуватися

- самі по собі;
- внаслідок прямої або зворотної транскрипції;
- за рахунок утворення кільцевих структур і повторного їх вбудовування у нові місця на ДНК.

Таким чином, на сьогодні подібність провірусів і МГЕ не викликає сумнівів, дискусійним залишається лише питання про те, які з цих структур виникли першими в ході еволюції.

Специфічна генетична мінливість, яка викликається МГЕ протягом життя одного організму або декількох поколінь у якій-небудь популяції, легко може підтримуватися природним добром, який діє через фенотип. Нові ознаки можуть виникати внаслідок здатності МГЕ включати до свого складу і переносити між організмами гени хазяїна, викликати мутації, забезпечувати активність непрацюючих у нормі генів, створювати потік генів між особинами навіть різних видів. Крім того, переміщення "зайвого" генетичного матеріалу можуть спричинювати випадкове виникнення кодонів ініціації та термінації транскрипції у не типових для норми ланках ДНК. Унаслідок цього можуть утворюватися нові гени, експресія яких викличе появу нових білків.

Здатність МГЕ реорганізувати функціонування структурних генів і змінювати регуляцію їх експресії дозволяє організмам швидко адаптуватися до нових умов існування. Завдяки цьому переважна більшість таких перебудов генетичного матеріалу, які приховані від безпосереднього впливу еволюційних факторів, може брати участь в оптимізації швидкостей мутаційного і рекомбінаційного процесів, становленні статевого розмноження і навіть у видоутворенні.

2.6.3. Псевдогени та орфони

Псевдогени – це гени, які перестали зчитуватися і перейшли до складу "мовчазної" ДНК, але зберегли свою функцію. Деякі з них втрачають інтрони. Псевдогени відзначаються тим, що можуть переміщуватися

тися і, поряд із звичайними точковими мутаціями, у них можуть відбуватися делеції та вставки невеликих послідовностей нуклеотидів. Іноді вони після цього продовжують синтезувати білки, викликаючи рідкісні спадкові хвороби. У деяких випадках спостерігаються і корисні зміни псевдогенів, які супроводжуються модифікаціями функцій. Внаслідок таких особливостей вони можуть слугувати постачальниками генетичного матеріалу для еволюційних перетворень.

Орфони або гени – вигнанці, розташовані у геномі окремо від своїх родичів, які утворюють групи із послідовно (тандемно) розташованих генів. Наприклад, серед генів, які кодують гістони, є "ранні" та "пізні" варіанти, котрі послідовно запускаються в онтогенезі. "Ранні" гени утворюють родини, а "пізні" розташовані у геномі поодинокі і внаслідок мутацій мають дещо інші послідовності. Такі гени і назвали орфонами. Вони можуть утворюватися внаслідок порушення нормальної рекомбінації родин генів і у вигляді окремих поодиноких копій опиняються в незвичних ланках хромосом. Крім того, за допомогою вірусів і МГЕ такі гени можуть переміщуватися у межах геному однієї клітини і навіть між різними організмами (наприклад, у бактерій).

Гени, розташовані поряд з орфонами, починають швидко змінюватися. До того ж, орфони, на відміну від псевдогенів, які головним чином "мовчать", *працюють*. Специфіка їх експресії полягає в тому, що відповідні процеси можуть не підкорятися загальним регуляторним сигналам. Внаслідок такої зміни регуляції орфони здатні порушувати нормальне протікання онтогенезу і стимулювати нетиповий морфогенез. Це має досить велике значення, оскільки в ході еволюції може скластися ситуація, коли вихідна група генів з якихось причин (наприклад, унаслідок мутацій) втрачає своє значення. Тоді онтогенез здатні обслуговувати орфони, які розкидані по усьому геному і підкоряються іншим регуляторним сигналам. Такий розвиток подій може бути передумовою різних варіантів формоутворення.

2.6.4. Еволюція генних родин

Лише невелика кількість структурних генів представлена у геномі в однині, більшість з них утворює родини, які становлять собою множини тісно зчеплених і гомологічних за будовою послідовностей ДНК з подібними функціями, що не перекриваються. Докладніше еволюцію таких

генних родин можна розглянути на прикладі гемоглобінових та імуноглобінових генів.

Глобінові гени *гемоглобіну* складають мультигенну родину, яка має досить складне еволюційне минуле. А саме, мономерний леггемоглобін зустрічається у бульбочках, які утворюють бактерії – азотфіксатори, що живуть у симбіозі з бобовими рослинами. Мономерний гемоглобін функціонує у деяких безхребетних і первинних хордових. У вищих хребетних формується тетрамерний гемоглобін, до складу якого входять два α - і два β -ланцюги. Гени, необхідні для їх синтезу, виникли внаслідок дивергенції після попередньої дуплікації відповідних ланок ДНК. Родини α - і β -глобінових генів організовані у кластери, котрі також утворилися внаслідок ампліфікації або багаторазової дуплікації. Крім того, для них віднайдені і неактивні псевдогени, а між активними генами і псевдогенами можливі помилкові варіанти кон'югації та рекомбінації під час мейозу, що дає можливість узгодженої еволюції таких генів. До речі, узгодженість розвитку є характерною не тільки для глобінових генів. Вона може охоплювати будь-які повторювальні послідовності ДНК.

Еволюційні зміни генних родин, пов'язані із синтезом *антитіл*, ретельно вивчалися завдяки тій величезній ролі, яку вони відіграють у підтримці гомеостазу живих істот. Але для початку треба згадати, як саме організовані антитіла, та визначити їх роль в імунитеті. Так, усі клітини організму мають специфічний набір білків (ТСБ), які найчіткіше представлені на лімфоцитах, що і дозволяє їм ефективно розпізнавати антигени.

Складові компоненти ТСБ утворюють єдину систему HLA, котра розташована на *шостій хромосомі* і називається *головним комплексом гістонесумісності*. Припускають, що вона має спільне походження з реус-фактором. Імунна система реагує не на сам факт наявності чужорідного матеріалу, а на загрозу зміни власних ТСБ, тобто на комплекс "ТСБ + чужорідний агент".

Велику участь у цьому процесі беруть імуноглобуліни. Вони синтезуються багатьма клітинними клонами В-лімфоцитів. Розрізняють п'ять *класів імуноглобулінів* : А, D, E, G, M. Кожний з імуноглобулінів складається із *двох важких ланцюгів (H-) і двох легких (L-)*. Тип важкого ланцюга (α , β , ϵ , γ , μ) і визначає клас імуноглобулінів. Ці пептиди кодуються дев'ятьма генами. Усі ланцюги імуноглобулінів мають спільне походження і виникали внаслідок *дуплікацій*. Легкі ланцюги складають

ся з константної (С-) і мінливої (V) частин, кожна з яких має власні послідовності ДНК, котрі розділені у геномі. V-кінцева частина легких ланцюгів формує ланку, що відповідає за зв'язування антигенів.

Відомо два гени для С-області та 90 – 300 генів для V-області, а також чотири гени для з'єднувального сегменту. Кожен з генів має від п'яти до двадцяти алелів, що забезпечує велику різноманітність імуноглобулінів. Для утворення активного гена необхідна перебудова ДНК у лімфоцитах, яка спричинює об'єднання V- і С-частин генів. Це здійснюється за допомогою механізмів гомологічної рекомбінації і тандемної дуплікації, які забезпечують переключення із синтезу одного ланцюга на синтез іншого.

Утворення різних типів імуноглобулінів здійснюється у два етапи. А саме, на *першому, у внутрішньоклітинному етапі* формуються нестабільні зародки вторинних структур. Їх подальше укладання може супроводжуватися частковою або повною перебудовою деяких вторинних структур, що склалися раніше, внаслідок чого з'являються нові білки. Конкретніше це виглядає таким чином: пре-V-лімфоцити синтезують μ -ланцюги, котрі потім взаємодіють з легкими ланцюгами і виходять на поверхню клітини як імуноглобуліни М. Потім пре-V-лімфоцити диференціюються і синтезують одночасно імуноглобуліни М і Д.

На *другому етапі* відбувається подальша диференціація V-лімфоцитів, яка викликає синтез імуноглобулінів G, A або E внаслідок переключення класу H-ланцюга. Кінець кінцем клітини переходять від синтезу поверхових антитіл до синтезу антитіл, які виділяються до кровоносного руслу.

Внаслідок цього експресія генів імуноглобулінів є дуже лабільною й реалізується за рахунок таких еволюційних перебудов геному як:

- рекомбінації у genaх важких ланцюгів між різними елементами;
- варіації у точних місцях з'єднання легкого та важкого ланцюгів;
- перебудови при утворенні генів легких ланцюгів;
- точкові мутації та інші процеси, які сприяють швидкій оптимізації складних генетичних систем, що відповідають за підтримку гомеостазу.

Структурні перебудови будь-яких генних родин спричинюють відповідні перетворення білкових родин, які здійснюються за схемою: спочатку із коротких пептидів формується примітивний функціональний центр, на основі якого виникає білкова структура, що ефективно виконує певну функцію. Потім, унаслідок певних модифікацій, утворюється

родина ізоферментних білків, які забезпечують оптимальне виконання функції в досить широкому діапазоні умов середовища. Крім того, вони набувають нових системних властивостей, з якими й пов'язане їх еволюційне значення. Зокрема, незважаючи на постійний мутаційний тиск, окремі гени, що входять до складу мультигенних родин, зберігають значну кількість гомологічних послідовностей, відображаючи узгоджену (паралельну) еволюцію на молекулярному рівні. Число різних інформаційних мультигенних родин та їх розміри можуть слугувати мірою складності організмів, тобто набувають значення критеріїв. Моделювання відповідних коеволуційних процесів дозволило встановити, що в деяких випадках конверсія генів може гомогенізувати мультигенні родини не тільки на молекулярному, а й на популяційному рівні. Такий "молекулярний драйв" може надавати еволюції певної спрямованості.

2.6.5. Еволюція систем регуляції експресії генів

Становлення в еволюції будь-якої регуляторної системи тісним чином пов'язане із становленням ієрархічної системи організації. Для розуміння *розвитку* таких процесів треба спочатку згадати, яким саме чином вони здійснюються в різних за еволюційним статусом організмах.

Експресія генів у *прокаріотів* регулюється, головним чином, на рівні транскрипції. Це довели французькі мікробіологи Ф. Жакоб і Ж. Моно, які у 1961 р. запропонували модель для лактозного оперону кишкової палички. *Оперон* (транскриптон) – ділянка генетичного матеріалу, транскрипція якої здійснюється на одну молекулу іРНК під контролем *білка-репресора*. Оперон складається із декількох тісно зчеплених *структурних генів, оператора і промотора*.

У прокаріотів експресія контролюється геном-оператором і геном-регулятором, які називають *керуючими генами*. Існує декілька типів такої регуляції, наприклад, *негативна*. В цьому випадку продукт гена-регулятора (білок-репресор) приєднується до оператора і утруднює прикріплення РНК-полімерази до промотора. РНК-полімераза – фермент, який пізнає специфічну послідовність ДНК завдяки наявності петель, шпильок і приєднується до промотора за умови, що оператор не блокований репресором. Звичайний стан оператора – блокований, оскільки репресор синтезується безперервно. Поява у системі субстрату, що зв'язує репресор, включає оперон.

Можлива й зворотна ситуація: надлишковий продукт, з'єднуючись із репресором, переводить його в активний стан і тим самим блокує синтез іРНК.

Після приєднання ферменту до промотора на ділянці довжиною у 12 – 15 пар нуклеотидів утворюються більш значні контакти РНК-полімерази з одним із ланцюгів ДНК. Важливу роль відіграє приєднання метильних груп до аденіну, що робить неможливою його взаємодію з тиміном комплементарного ланцюжка. Як наслідок ДНК розплітається і починається синтез іРНК.

Окрім такої негативної регуляції існує ще і *позитивна*. Вона має дві основні форми:

1. Репресором служить один із ферментів, які виробляються даним опероном, але лише у поєднанні з кінцевим продуктом метаболічного процесу. Наприклад, у кишкової палички такими речовинами можуть бути ізолейцин, лейцин, гістидин, валін.

2. Регуляція цілого комплексу оперонів здійснюється за допомогою цАМФ. Комплекс цАМФ з рецепторним білком для цАМФ є універсальним активатором багатьох бактеріальних оперонів. Концентрація цАМФ регулюється *аденілатциклазою*, яка міститься у мембранах.

Регуляція синтезу білка у прокаріотів може здійснюватися і на рівні трансляції, головним чином на *стадії ініціації*, але іноді й на стадії *елонгації* за рахунок уповільнення руху рибосоми вздовж іРНК внаслідок наявності мінорних ізоакцепторних тРНК або різної стабільності вторинної і третинної структури різних іРНК. Тотальна регуляція біосинтезу білка у прокаріотів здійснюється різними токсинами.

Дуже важливим еволюційним наслідком існування такої різноманітності керуючих систем навіть у найпримітивніших живих істот є набуття невеликими молекулами здатності взаємодіяти з регуляторними білками, змінюючи стан усієї клітинної системи. Для багатоклітинних організмів подібна регуляція матиме найбільше значення на перших етапах розвитку зиготи. В цей час модифікація регуляторних систем може суттєво змінити онтогенез і створити можливість формування різних шляхів еволюції. Реалізація такого напрямку викликала появу досить розгалуженої системи регуляції експресії генів *еукаріотів*. Відповідна схема була розроблена трохи пізніше й передбачає існування чутливих до зовнішніх впливів ланок ДНК, що звичайно представлені помірно повторюваними послідовностями.

За рахунок адекватних взаємодій між різними підсистемами складного еукаріотичного організму регуляція експресії його генів може здійснюватися на кількох рівнях:

1. *Рецепторний* рівень можна розглянути на прикладі механізму дії стероїдних гормонів. У цитоплазмі відповідних клітин – мішеней є спеціальний рецепторний білок, який утворює з ними комплекс. Він може переміщуватися в ядро і зв'язуватися з хроматином, змінюючи його функціонування. Важливу роль у цих процесах відіграють кислі білки.

2. *цАМФ* у вищих еукаріотів, окрім загальної активації генів за допомогою зв'язування зі специфічною ланкою ДНК поблизу промотора, слугує ще й ефектором – посередником дії багатьох гормонів. Більшість з них у вищих організмів не може проникати всередину клітини. Такі гормони взаємодіють із відповідними рецепторами на мембрані, що активує аденілатциклазу. Вона синтезує цАМФ, який, у свою чергу, регулює транскрипцію за рахунок фосфорилування гістонів. Це спричинює зменшення їх зв'язку з ДНК і активацію відповідних генів. Аналогічний ефект має і цГМФ.

3. *Різні хімічні модулятори*, такі як, наприклад, іони натрію, кальцію, магнію, деяких низькомолекулярних органічних речовин можуть суттєво змінювати експресію генів. Так, зростання концентрації натрію викликає швидко деконденсацію хроматину і відщеплення гістонів. Фосфорилування частини негістонових білків веде до зміцнення їх зв'язку з ДНК і блокування транскрипції. Аналогічну функцію виконує метилування цитозинових основ, яке супроводжується інактивацією промоторів еукаріотичних генів. Приєднання ацетильної та фосфорної груп до гістонів, навпаки, активує цей процес. Крім того, еухроматин (активний) містить чутливі до ДНК-ази I (нуклеаза) сайти довжиною близько 100 000 п. н. Вони, у свою чергу, мають короткі (100 – 300 п. н.) гіперчутливі сайти. Їх локалізація може змінюватися протягом онтогенезу під впливом гормонів.

4. *Гормональний* рівень пов'язаний із здатністю деяких гормонів регулювати експресію генів. Наприклад, цукровий діабет може бути пов'язаним не з нестачею інсуліну, а з надлишком гормону амліну, котрий блокує синтез інсуліну. Інші гормони (прогестерон і естроген) можуть стимулювати трансляцію.

5. Регуляція на рівні *ініціації, елонгації і термінації транскрипції* протікає приблизно так само, як і у прокариотів.

6. *Процесинг* пре-мРНК також має декілька рівнів регуляції.
 7. *Стадії ініціації, елонгації та термінації трансляції* також мають свої регуляторні механізми.
 8. *Стабільність (обертання) мРНК* може регулювати кількість пептидів, які синтезуються на цій матриці.
 9. *Процесинг пептидів*, який відбувається в цитоплазмі, може суттєво змінити первинні продукти експресії генів. Наприклад:
 - розчинна та зв'язана з мембраною форми імуноглобулінів відрізняються додатковою послідовністю АК. Обидва білки кодується одним геном, але процесинг пептидів у цитоплазмі йде по-різному;
 - кальцитонін у щитовидній залозі і гіпоталамусі кодується одним геном, але у гіпоталамусі із мРНК вирізається велика ланка нуклеотидів і одночасно додається інша послідовність;
 - аналогічним чином виглядає і синтез гормонів та нейромедіаторів гіпофіза.
 - пептиди ГМ енкефаліни та ендорфіни синтезуються з одного попередника. Внаслідок процесингу з нього утворюються різні пептиди залежно від типу клітин і стадії розвитку організму;
 - у більшості хребетних синтез інсуліну контролюється одним геном, але у риб, пацюків, мишей та птахів існує два гени. Один з них має довгий інтрон у кодувальній частині, а другий втратив його. Саме він кодує синтез препроінсуліну. З нього потім вирізається послідовність у двадцять чотири амінокислоти, а відповідна структура вже називається проінсуліном. Шість молекул проінсуліну формують комплекс із цинком. Зрілий інсулін утворюється внаслідок того, що із середини кожної із шести послідовностей додатково вирізається невеликий С-пептид, а відповідні частини скріплюються дисульфідними зв'язками.
- Унаслідок подібних регуляторних процесів гени можуть використовуватися в різних сполученнях, які зумовлюють характерні тканоспецифічні комплекси активних генів. Вони є досить стабільними, що забезпечується наявністю петель зворотних зв'язків, у яких продукт одного активованого структурного гена може підтримувати активність інших генів. Ті, в свою чергу, регулюють діяльність ще якихось генів і т. д. Утворюється комплексна система регуляції експресії генів, яка й підтримує специфічність функціонування тих чи інших тканин. Для активації такої складної системи вистачає простих індукційних зовнішніх сигналів (гормони, медіатори тощо). Але для *формування нових ознак*

таких регуляторних процесів виявляється замало. Тут уже необхідна інтеграція на рівні організму за участю набагато складніших ієрархічних систем.

Завдяки особливостям становлення таких систем в еволюції швидкість морфологічних перебудов варіює від дуже повільної до лавиноподібної. Це зумовлюється, головним чином, тим, що різні частини геному накопичують еволюційні зміни з різною швидкістю. Еволюція структурних генів може бути мало пов'язаною з формуванням морфологічних відмінностей. Наприклад, у людини та шимпанзе, за різними оцінками, спільні 91 – 97 % геному, але зовнішній вигляд цих істот дуже різний. Це свідчить про те, що еволюційні перетворення морфологічних ознак суттєво залежать саме від регуляторних генів. Відповідні зміни таких керуючих елементів дозволяють швидко отримати оптимальну структуру з мінімальними наслідками для всього онтогенезу особини.

Додаткову регуляторну функцію здійснюють і гени, що визначають диференціацію зародкових листків або положення тієї чи іншої структури. Наприклад, на стадії бластодерми від них залежить розташування органів по передньо-задній та спинно-черевній осях зародка тощо. Потім, залежно від положення клітини, починають функціонувати інші групи генів, які можуть переключати морфологічні підпрограми. Відповідно до цього розрізняють різні типи онтогенетичних мутацій:

– *дизруптивні*, які можуть перервати розвиток тому, що білковий продукт відповідного гена є вузько специфічним для певної стадії онтогенезу. Внаслідок цього такий ген реально бере участь у регуляції того чи іншого морфогенетичного процесу. Крім того, якщо продукт гена, в якому відбулася мутація, є необхідним для одного з метаболічних шляхів, це також може спричинити припинення розвитку;

– *гомеозисні* мутації можуть переключати розвиток з одного специфічного шляху на інший. Така можливість підтримується існуванням онтогенетичних буферних механізмів, які полегшують протікання відповідних процесів і мінімізують наслідки певних модифікацій регуляторних систем.

Експресія структурних і регуляторних генів здійснюється в межах ієрархічних комплексів, які узгоджують своє функціонування з генами, що контролюють морфогенез. Існування таких координованих, але різних систем інтеграції легко викликає їх розмежування в часі. Це, у свою чергу, сприяє формуванню нових підпрограм і програм розвитку організмів.

мів протягом еволюції. Вдосконалення систем регуляції, дешеве з енергетичної точки зору, може забезпечити дорослим особинам суттєві переваги в боротьбі за існування.

2.6.6. Впорядкованість розташування хромосом у ядрі

Вміст ДНК та характер її компактизації у хромосомах відіграє важливу роль у визначенні максимальної швидкості метаболізму, росту та розвитку, що безпосередньо пов'язано з виживанням. Такі адаптивні ознаки неодмінно стають об'єктом дії природного добору, який, зберігаючи певні фенотипи, одночасно підтримує та зберігає відповідні генні комплекси.

Організація ДНК у межах хромосоми та розташування хромосом у ядрі належить до високовпорядкованих процесів. Відносне положення кожної хромосоми в гаплоїдному геномі визначається перш за все довжиною її плечей, а розмір хромосоми є пропорційним вмісту у ній ДНК. Із цього витікає, що розташування хромосом у ядрі впорядковується згідно з умістом ДНК. Гени у хромосомах внаслідок зчеплення також розміщені упорядковано. Така системність організації зумовлена дією природного добору, який через фенотип підтримував найбільш оптимальні (за будовою і функцією) генні та хромосомні комплекси.

Значні структурні зміни геному порушують організацію, яка вже сформувалася в ході еволюції. Тому вони будуть зменшувати ефективність роботи генів і добір почне діяти *проти* таких змін (відповідні організми виявляться менш пристосованими і загинуть). Але навіть фенотипічно корисні генетичні перебудови зовсім не обов'язково викличуть зміни вихідного порядку розташування хромосом у ядрі тобто на фоні формування нових ознак зовнішній вигляд каріотипу може залишитися стандартним для даного виду.

Це пов'язано з тим, що кількість можливих варіантів зміни будови хромосом буде обмежуватися необхідністю збереження їх упорядкованого розташування у ядрі (зумовлюється довжиною плечей). При збільшенні вмісту ДНК повинен відбуватися добір, спрямований на збалансоване зростання кількості ДНК у кожній хромосомі й у кожному з її плечей. Навряд чи добір діяв проти якихось певних послідовностей, але ті з них, які одночасно зі змінами вмісту ДНК були здатними зберігати ефективну форму організації каріотипу, підтримувалися ним. Під час еволюції в регуляції кількості ДНК брали участь ті її ланки, котрі менше порушували

розташування генів у хромосомі. Такі сайти локалізовані в теломерах, центромерах або поряд із ними. Розмір одних плечей міг вільно змінюватися без суттєвого порушення упорядкованості хромосом, а інших – ні.

Без суттєвих наслідків можуть відбуватися такі зміни розмірів хромосом: збільшення найдовших із довгих або коротких плечей; зменшення найкоротших з довгих або коротких плечей; у точці розриву обидва плеча можуть змінювати свою довжину без порушення порядку. Вони становлять собою джерело поліморфізму, забезпечуючи оптимальне співвідношення упорядкованості та мінливості. Певне просторове розташування хромосом, виникнувши одного разу, може підтримуватися в анафазі за допомогою мікротрубочок, а в інтерфазі – білковими елементами ядерного скелета або внутрішньоядерними пучками фібрилярних білків, які зв'язують теломери.

Схожий порядок хромосом у двох гаплоїдних геномах у межах ядра соматичної клітини є основною передумовою для кон'югації хромосом при мейозі. ДНК, що контролює перші стадії пізнавання у процесі кон'югації, має відношення і до механізмів, які забезпечують упорядкованість геному.

Таким чином, протягом еволюції *не можуть відбуватися які завгодно зміни геному*. Всі новоутворення підлягають цілій низці обмежень, пов'язаних із необхідністю збереження просторової організації генетичного матеріалу клітини. Реалізуватися будуть тільки цілком певні, найбільш оптимальні варіанти, які відповідатимуть умовам узгоджених змін генів і розташування хромосом у ядрі. Така тенденція до зростання надійності та підвищення цінності кодованої інформації знайшла своє відображення в тому, що нові перспективні види далеко не завжди мають більший абсолютний розмір геному, скоріше навпаки. Зменшення кількості ДНК автоматично означає, що потік інформації на одиницю генетичної структури збільшується, а з урахуванням подовження термінів життя складних організмів цей показник зростає ще більше. Це свідчить, що внаслідок розвитку системних зв'язків у межах цілісного організму безперервно вдосконалювалося його інформаційне забезпечення і загальна еволюція геному спрямовувалася не стільки в бік накопичення додаткової кількості нуклеотидів, скільки в бік зростання якісних показників його функціонування.

2.6.7. Генетична диференціація видів

Геном певною мірою можна розглядати як специфічну сукупність послідовностей, яка постійно змінюється внаслідок дуплікацій, ампліфікацій, мутацій, переносу сайтів між хромосомами, переходу одного хромосомного варіанта в інший у різних частинах генотипу тощо. Фіксація таких нових варіантів є причиною менделівського успадкування і розщеплення, а відповідні процеси одержали в англійській науковій літературі назву "молекулярний драйв".

Внутрішньогеномні механізми обміну і перерозподілу ДНК можуть позначатися на еволюційній долі родин множинних копій і викликати суттєві зміни генетичного матеріалу. З урахуванням величезної кількості генів, їхніх родин, повторів і наявності універсальних механізмів перетворення геномів, значення "молекулярного драйву" в еволюції виявляється досить великим. Значні перебудови генних комплексів можуть не тільки змінювати експресію генів, а й спричинювати виникнення репродуктивної ізоляції та формування нових програм розвитку.

Геном кожного виду містить кілька сотень різних родин, які специфічно розташовуються не тільки в хромосомі, а й відносно одна одної. Більшість з них спільна для кількох видів, тобто заново вони виникають досить рідко. Одночасно кожен вид накопичує в цих послідовностях незалежні заміни нуклеотидів. За умови, що вони виявляються селекційно важливими, на них починає діяти природний добір. Цей процес зумовлює виникнення внутрішньовидової гомогенності всіх членів родини генів й появи міжвидової гетерогенності. Абсолютну швидкість внутрішньовидової гомогенізації визначити неможливо без точного датування моменту розходження видів, а це поки що є проблематичним. Але відносну швидкість цього процесу можна вимірювати за допомогою порівняння варіацій мультигенних родин між різними видами. На сьогодні добре вивчено багато таких родин, у тому числі: генів рРНК, гістонів, глобінів, некодувальних послідовностей тощо. Виявилося, що число копій мультигенних родин є видоспецифічною ознакою, а кожен вид має декілька головних родин, які відрізняються складом ДНК. Це свідчить про можливість їх незалежної еволюції після розділення видів.

Зміни у межах родин генів викликають появу нових способів їх організації і часткової дивергенції послідовностей. Такий процес демонструє тенденцію до посилення внаслідок постійного обміну відповідни-

ми локусами між хромосомами. Послідовності, схильні до дуплікації та переміщення, будуть швидше розповсюджуватися у каріотипі, а потім й у популяції.

Конверсія генів (нереципроковий перенос генетичної інформації, який може здійснюватися в обох напрямках) здатна відбуватися внаслідок репарації недосконалих гетеродуплексів, які утворюються під час рекомбінації. Це викликає формування гомодуплексів. Напрямок репарації може зсуватися у бік послідовностей одного з ланцюгів ДНК (здебільшого неметильованого). Як наслідок спостерігається відхилення від рівності у пропорціях очікуваних продуктів таких ланцюгів удвічі. Одночасно відмічається величезна різниця (в 400 разів) у швидкостях конверсії генів при мітозі та мейозі. Відомо, що навіть невеликі стабільні зміни у напрямку конверсії в межах хромосоми можуть значно впливати на вірогідність гомогенізації сприятливого варіанта мультигенної родини на одній хромосомі. Фіксація оптимального варіанта впливає на еволюцію відповідного виду навіть більше, ніж варіації геному у мейозі, оскільки між гомологічними хромосомами накопичуються досить великі розбіжності молекулярної будови.

Внаслідок цього "молекулярний драйв" виявляється механізмом, який є здатним збільшити частоту мутацій з нульовим, малим або значним ефектом в онтогенезі. Крім того, він відіграє досить велику роль у репродуктивній сумісності організмів. Це досягається не збільшенням розмноження одних фенотипів за рахунок інших, а шляхом індукції узгоджених фенотипічних змін у популяціях особин.

Гомогенізація хромосом за мультигенними родинними внаслідок панміксії зумовлює формування генотипічно однорідних популяцій. Швидкість цього процесу залежить від біології розмноження особин і особливостей зміни поколінь у популяції. При їх оптимальному співвідношенні у всіх членів такої популяції середнє число старих і нових варіантів тих чи інших родин генів виявляється приблизно однаковим, а популяція стає гомогенною. Якщо такі мультигенні родини впливають на фенотип, то ступінь біологічної несумісності між відповідними фенотипами буде підтримуватися на мінімальному рівні. Так "молекулярний драйв" вирівнює генетичну структуру популяції (певною аналогією цього процесу може слугувати обмін старих грошових купюр на нові із збереженням загальної кількості грошей в обороті).

Ефект гомогенізації родин генів у популяції зумовлює те, що прогресивний розвиток забезпечується не самостійними перетвореннями окремих генетичних елементів, а узгодженою еволюцією усієї складної системи, до якої вони входять. Унаслідок цього на базі попередньої організації формуються все більш досконалі та ефективні структури. Поява таких розбіжностей з наступним вирівнюванням за новоутвореними генетичними ознаками різних популяцій сприяє становленню репродуктивної ізоляції та видоутворенню. Навіть невеликі зміни у генетичній програмі розвитку, посилюючись на подальших рівнях організації живого, можуть спричинювати значні морфологічні й функціональні перетворення відповідних систем.

Внутрішньовидова різноманітність забезпечується, головним чином, мутаціями різних типів, які відбуваються переважно в тій частині геному, що не експресується (некодувальних послідовностей значно більше, ніж генів).

Генетична диференціація міжвидового рівня пов'язана із так званим С-парадоксом, який полягає в тому, що навіть близькоспоріднені види мають досить суттєві відмінності в геномній ДНК. Це зумовлюється тим, що протягом відокремлення нових видів накопичуються такі структурні зміни геному як локалізація; характер упаковки; кількість ДНК на гаплоїдний геном; типи, співвідношення та особливості функціонування кодувальних і некодувальних нуклеотидних послідовностей; регуляція експресії генів; міжпопуляційна варіативність; філогенетичний консерватизм первинної структури тощо. Крім того, транспозиції МГЕ, генна конверсія, нерівний кросинговер й ампліфікація гетерохроматину в мультигенних родинках можуть спричинювати гібридний дизгенеза (геномний конфлікт), порушення синапсису гомологічних хромосом, негомологічні рекомбінації та інші явища, які зумовлюють репродуктивну ізоляцію. Відповідні генетичні процеси спричинюють розхитування геному, котре викликає необхідність переходу всієї системи через біфуркаційну точку з наступним формуванням якісно відмінної організації. Зміна інформаційної бази сприяє досягненню нового стаціонарного стану, тобто видоутворенню. Після цього в межах конкретного новоутвореного виду підтримується певний генетичний гомеостаз до того часу, як внутрішні або зовнішні фактори в черговий раз суттєво розбалансиують геном. Таким чином, навіть невеликі зміни генетичної програми розвитку, посилюючись на подальших рівнях організації живого, можуть викликати значні

перетворення відповідних груп живих організмів. Особливо великого значення це набуває при дослідженні найбільш прогресивної еволюційної гілки ссавців, розвиток якої спричинив появу розумної істоти.

2.6.8. Еволюція геному приматів

Завдяки численним модифікаціям і переміщенням різних послідовностей ДНК геном тварин постійно реорганізується, утворюються нові співвідношення між повторюваними та унікальними елементами, виникають нові особливості каріотипу і формуються нові генетичні програми онтогенезу. Такі значні перебудови геному відіграли чималу роль в еволюції багатьох таксонів, у тому числі і ряду Примати.

Існують дані, які свідчать, що в еволюції мавп відносно недавно відбулися суттєві зміни генетичного матеріалу. Велике значення при цьому, як і в інших каналах еволюції, мали зміни повторюваних послідовностей ДНК. Перш за все, було встановлено, що існує кореляція у часі між повторами, певними еволюційними подіями і видоутворенням. Механізми цих процесів пов'язані головним чином із трьома генними родинami: альфойдною (Alu-родина), довгими диспергованими послідовностями (Krp-родина) та сателітними ДНК.

1. *Alu-родина* становлять собою послідовності приблизно у 300 пар нуклеотидів, які найчастіше зустрічаються серед повторюваної ДНК. Усі вони мають сайт рестрикції для нуклеази Alu 1 і трапляються в ДНК людини з частотою 1 : 10 000 нуклеотидів. Аналогічні розсіяні послідовності є й у інших приматів, а також у гризунів. На цій підставі можна припустити існування двох можливих напрямків еволюції цих груп тварин:

– члени Alu-родина були у спільного для приматів та гризунів предка і кожен елемент цієї родини змінювався самостійно в обох еволюційних лініях. У такому випадку генетична відстань між ними повинна бути випадковою;

– члени Alu-родина потрапили до геномів гризунів і приматів уже після їх дивергенції і еволюціонували узгоджено.

Дані молекулярної гібридизації і визначення послідовностей ДНК дозволяють віддати перевагу останній версії.

2. *Krp-родина* утворюються внаслідок стрибкоподібної ампліфікації диспергованих, а не тандемних, послідовностей ДНК. Вони чутливі до дії ендонуклеази рестрикції Krp 1 і можуть містити 1 000, 1 400 та

1 600 пар нуклеотидів. У ДНК мавп Старого Світу (Євразія) зустрічаються Крп- родини довжиною 1 100 і 1 400 пар нуклеотидів, а у ДНК приматів Нового Світу (Америка) – тільки 1 100 пар нуклеотидів. ДНК людини має усі три такі послідовності. Поява нової Крп-родини у людини могла відбутися стрибкоподібно за допомогою трьох основних механізмів:

- ДНК Крп-родин, яка виникла внаслідок ампліфікації тандемних ланок, могла із часом змінитися під впливом мутацій. Але це потребує великої швидкості мутагенезу, що не узгоджується із результатами, одержаними при її клонуванні;

- ДНК Крп-родин виникла внаслідок ампліфікації тандемних ланок, але потім її окремі частини розсіялися серед унікальних послідовностей;

- ДНК Крп-родин утворилася при ампліфікації диспергованих (розсіяних) повторів. Унаслідок їх цілком можливого об'єднання відбувалася "катастрофічна" перебудова геному, яка торкалася взаємного розташування повторюваних та унікальних елементів ДНК.

3. *Ампліфікація сателітних ДНК* приматів, яка безпосередньо передувала видоутворенню у близьких за каріотипом груп. Найчастіше відбувалися невеликі ампліфікації, але їх еволюційні наслідки були мінімальними. Суттєві збільшення копій сателітних ДНК приматів викликали реорганізацію геному і стрибкоподібні зміни каріотипу. Це давало відповідним групам приматів досить значні біологічні переваги. Крім того, не тільки в приматів, а й у багатьох інших видів тварин деякі фракції сателітної ДНК виявляються зчепленими зі статтю і зустрічаються тільки у самців. Вони беруть участь у визначенні статі й зумовлюють певні морфологічні та поведінкові особливості, що мають відношення до особливостей спаровування. Внаслідок цього можуть виникати специфічні репродуктивні ізолювальні механізми, які з часом здатні спричинити дивергенцію вихідної групи. Таким чином, ампліфікації повторів ДНК за допомогою різних механізмів відігравали суттєву роль в еволюції приматів на різних етапах їх розвитку.

Виходячи з вищевикладеного, можна зробити висновок, що за рахунок навіть несуттєвих змін повторюваної ДНК, які включені в системний комплекс ієрархічних взаємозв'язків, досягається значний морфогенетичний ефект. Уся система перебудовується таким чином, що стає можливою реалізація принципово нових варіантів розвитку. Відповідні

процеси, що відбувалися в інформаційних макромолекулах предкової групи комахоїдних тварин, свого часу спричинили виникнення ряду приматів.

2.6.9. Генетичні особливості відокремлення людської гілки

Каріотип людини складається з 23 пар хромосом, а приматів – із 24 пар. Із них тринадцять пар хромосом є ідентичними, а решта відрізняються лише різним положенням деяких ланок (здебільшого внаслідок інверсій). Різниця у кількості хромосом виникла завдяки тому, що друга хромосома людини утворилася внаслідок злиття двох хромосом, які характерні для шимпанзе. Амінокислотний склад білків людини та шимпанзе збігається майже на 99 %, що свідчить про надзвичайно велику подібність. Для порівняння: у пацюків та мишей збігаються за будовою лише 60 % білків.

Оскільки людина суттєво відрізняється від приматів своїм зовнішнім виглядом, подібні результати говорять про те, що дивергенція цих еволюційних груп відбувалася не на основі формування нових структурних генів. Головну роль у цьому процесі відігравали зміни будови та особливості експресії *регуляторних* генів і відповідних програм розвитку.

Спроби відновлення еволюції приматів за допомогою методів молекулярної біології, головним чином генетичного аналізу мітохондріальної ДНК (мтДНК), привели до парадоксального висновку: у шимпанзе та горили був двоногий предок, який потім повернувся до чотириногій ходи. Для того, щоб розібратися з цією проблемою, треба звернутися до визначення адекватності самого методу, який використовувався для одержання такої "сенсаційної" інформації. Справа у тім, що мітохондрії передаються тільки по жіночій лінії, а кожна клітина має декілька тисяч мітохондрій. Це є причиною того, що вони повинні дуже швидко ділитися, а мтДНК, яка в людини налічує всього 16 500 пар нуклеотидів, досить швидко накопичує мутації. Іншими словами, незважаючи на деякі повідомлення про стабільність цієї ДНК, вона змінюється в еволюційному плані набагато швидше за ядерну. Інша справа, що дефектні (за тими чи іншими генами) мітохондрії виявляються нездатними виконувати свої безпосередні функції і швидко руйнуються. Внаслідок цього у клітині залишаються лише ті органоїди, котрі відзначаються стабільністю структурної та функціональної організації, і стосується це не тільки мтДНК, а й інших компонентів мітохондрій.

Відсутність у публікаціях, присвячених популяризації ідеї наявності "Сви", порівняльного аналізу мтДНК людини, мавп, вищих ссавців та інших тварин також не дозволяє зробити адекватний висновок відносно її коректності. Подібна інформація украй необхідна, оскільки еволюційне походження мітохондрій передбачає їх подібність у клітинах усіх живих істот, а не тільки в межах виду *Homo sapiens*.

До того ж, мутації в мітохондріях, як і будь-які інші, можуть виявитися спрямованими на досягнення оптимального рівня функціонування та збереження гомеостазу. Крім того, особливості мітохондріальних генів у багатьох відношеннях до сьогодні залишаються незрозумілими. Через це еволюційні наслідки перебудов у мтДНК взагалі залишаються дискусійними. Більше того, у тварин одного виду можуть бути різні мтДНК, тобто, незважаючи на те, що карти точок розщеплення мтДНК людиноподібних мавп і людини відомі ще з 1981 року, вони самі по собі мало чого додають у розуміння конкретних шляхів антропогенезу, тому що мають методичні вади. Тільки в комплексі з іншими способами дослідження процесів еволюції вони можуть допомогти відновити більш-менш реальну картину розмежування різних гілок приматів. Використання такого системного підходу дозволило встановити, що відокремлення людської гілки було нерівномірним і не одномоментним процесом, а генетична мінливість людства (біохімічний поліморфізм) зумовлюється багатьма чинниками і має складну ієрархічну структуру.

2.6.10. Еволюційна оптимізація інформаційних систем

Обмеження на конструкцію керуючих систем (зумовлені впливом лімітуючих факторів самоорганізації) спричиняють зворотні реакції для подолання відповідних перешкод. Основним принципом, який лежить в основі формування пристосувальних змін інформаційних систем живих істот, є блочний характер комбінування нуклеотидних підсистем. Блоками можуть слугувати різноманітні повтори, домени, групи екзонів - інтронів, тандемно розташовані гени, цілі фрагменти геномів, плазмід бактерій, мобільних генетичних елементів та інші, певною мірою автономні, генетичні структури. Оптимальність коеволюції просторово-часової організації будови та функції сприяє швидкому комплексуванню таких модифікованих генів у мінімальне число груп зчеплення. Вони можуть тривалий час зберігати свій гомеостаз лише за умови ієрархічної будови всієї генетичної системи.

У протобіонтів подібні структури руйнувалися, головним чином, через помилки поділу. Найпростішим способом їх зменшення є дублювання відповідних інформаційних одиниць. Але накопичення численних копій утруднює прояви рецесивних ознак і мутацій. Через це зберегтися для реалізації у фенотипі вони могли тільки за умови підтримки гаплоїдності геному. Його оптимальне функціонування забезпечується об'єднанням різних репліконів у групи зчеплення.

Наявність групи зчеплення суттєво зменшує число копій, необхідних для збереження гомеостазу. Досягнення нового рівня інтеграції супроводжується зменшенням ентропії, і вся система стає більш збалансованою. При цьому суттєво зростає узгодженість функціонування окремих інформаційних одиниць у межах геному як системи.

Основним недоліком таких складних систем тепер стає високий рівень можливості втратити необхідну інформацію внаслідок мутацій. Оптимальний механізм зменшення такої небезпеки – позбутися зайвої кількості знаків реплікації, тобто продовжувати збільшення впорядкованості геному. При цьому межові варіанти груп зчеплення (єдиний реплікон і два реплікони з протилежною орієнтацією) взагалі не мають абераційних втрат. Саме такі групи зчеплення характерні для прокариотів.

Реалізація подібного варіанта збереження стабільності генетичного матеріалу сприяла відокремленню прокариотичної гілки еволюції від інших організмів. Системність процесів, які відбувалися в таких інформаційних конгломератах, спричинювала вдосконалення внутрішніх ієрархічних відносин: розділилися функції ДНК і РНК, сформувалися основні мультигенні родини, розвинулася система репарації ДНК тощо.

Таким чином, у прокариотів реалізувалися всі можливі для цього системного рівня організації способи тривалого збереження інформаційного гомеостазу. Вони зосередилися в одній величезній групі зчеплення (кільцева хромосома).

Досить швидко вичерпання ресурсів органічних речовин довкілля прокариотами викликало зростання конкуренції за субстрат. Це спричинювало суттєве відхилення живих систем від стаціонарного стану й зумовлювало інтенсивний пошук нових системних варіантів зменшення ентропії. Проблема вирішилася радикально завдяки симбіозу з утворенням якісно нових ієрархічно збудованих складних систем еукаріотичних клітин. Підтримка їх існування потребувала значно більшої кількості інформації, що зумовило перехід до постійно організованої диплоїдності.

Це, у свою чергу, супроводжувалося виникненням мітозу, лінійно організованих хромосом, теломер і центромер.

Компактизація системи інформаційного забезпечення клітин, пов'язана з формуванням груп зчеплення, викликала появу мейозу та кросинговеру. З часом це стало базою для виникнення у черговій біфуркаційній точці статевого розмноження. Але суттєве зростання кількості ДНК при постійному числі репліконів зробило актуальною проблему подовження часу реплікації. Найпростіше вирішення цієї проблеми полягає у зменшенні числа репліконів.

Серед полірепліконних систем перевагу завжди мають геноми з почерговою орієнтацією репліконів, що є альтернативним (порівняно з прокаріотичними) вирішенням проблеми оптимізації інформаційного забезпечення клітини. Почергова орієнтація репліконів полягає в тому, що кожний реплікон індукує двосторонній (симетричний) процес реплікації. Термінатори також симетричні. Окремий реплікон має орієнтацію від реплікатора до термінатора.

Скоріш за все, прокаріотичний та еукаріотичний способи інформаційної підтримки гомеостазу сформувались як різні гілки розвитку, що розійшлися ще на рівні першоклітин.

У полірепліконних системах зникають переваги кільцевої форми груп зчеплення, вони перестають бути оптимальними. Найпростіше рішення – розмежувати зчеплені між собою інформаційні одиниці (лінійні хромосоми). Одночасно досягається можливість удосконалення системи, що регулює відтворення інформації. Вона стає більш локальною та точною: експресуються тільки ті ланки геному, що необхідні для синтезу того чи іншого конкретного білкового продукту. Нічого зайвого.

Так на рівні еукаріотів реалізувався оптимальний (для ядерної клітини) варіант інформаційного забезпечення більш складного метаболізму. Але навіть така вдосконала система має своє обмеження, що спричинює високу функціональну навантаженість геному одноклітинних організмів. Зокрема, несумісність нормальної синтетичної активності генів із протіканням мітозу та мейозу тощо. Це суттєво зменшує пристосувальні можливості таких систем.

Екстремальні умови біфуркаційних точок, що потребували якісних перетворень організації, вимагали знаходження принципово нових способів інформаційного забезпечення таких інновацій. Для еукаріотів реальними були тільки два способи:

1) подальше зростання функціональної активності автономної клітини-організму за рахунок виокремлення різних підсистем (на цьому рівні перебувають сучасні одноклітинні еукаріоти);

2) формування нового, вищого системного рівня організації, до складу якого як підсистеми входили б окремі еукаріотичні клітини. Цей шлях давав незрівнянно більше можливостей для гнучких перетворень складних ієрархічно впорядкованих систем – багатоклітинних організмів.

Розгортання відповідних процесів на рівні геному мало надзвичайно важливі та численні наслідки. Зокрема, енергійне становлення найбільш ефективних для збереження гнучкого гомеостазу ієрархічних відносин спричинило виникнення генетичної програми онтогенезу та спеціалізації.

Можливість подальшої самоорганізації та переваги багатоклітинності тільки тоді стають явними, коли забезпечується узгодженість взаємних зв'язків між різними підсистемами живого організму. Оптимальність відповідних процесів досягається лише за умови становлення просторово-часової асиметрії окремих складових ланок цілісної системи. Така асиметрія виникає тільки в тих випадках, коли ці складові компоненти мають різну будову та функції, тобто спеціалізовані. Вирішення проблеми спеціалізації в живих системах пов'язане з послідовною реалізацією специфічних стадій індивідуального розвитку. Це забезпечує ієрархічну організованість функціонування окремих підсистем у часі та просторі.

3.1. Загальні напрями еволюції онтогенезу

Онтогенез – це розвиток особини від утворення зиготи до природного завершення її життєвого циклу. Процеси онтогенезу генетично детерміновані й реалізуються за відповідною програмою, що забезпечує певну послідовність формування структур, необхідних для нормального протікання подальших стадій розвитку. Внаслідок цього певним еволюційним змінам дорослих особин завжди передують адекватні новоутворення на попередніх стадіях онтогенезу.

Запліднена яйцеклітина має три ІНФОРМАЦІЙНІ СИСТЕМИ:

- 1) ДНК ядерного геному;
- 2) інформаційні молекули, що певним чином розподіляються між окремими ланками цитоплазми;
- 3) цитоплазматичний скелет із мікротрубочок (тубуліни) і мікрофіламентів (актин), який разом з ооплазматичною сегрегацією (цитоплазматична локалізація) регулює місце розгортання конкретних молекулярних подій.

Такі інформаційні системи забезпечують адекватне протікання ранніх стадій розвитку. Внаслідок того, що їх оптимальність склалася досить рано в еволюції, вони відзначаються особливою стійкістю до екстремальних перебудов. Будь-які процеси, котрі відбуваються в цей час, мають надзвичайно глибокий вплив на весь подальший онтогенез. До найбільш консервативних ознак належать: тип (план) дроблення. У первинноводних (безхребетні) переважає спіральний, а у вторинноводних (хребетні) – радіальний. Із планом дроблення тісно корелює розподіл інформаційних макромолекул за окремими ділянками цитоплазми. Це явище одержало назву регіоналізація.

Внаслідок взаємодії ядерного геному з цитоплазматичними процесами відбувається диференціальна експресія генів у різних клітинних лініях зародка. Причиною цього слугує неоднорідність хімічного складу цитоплазми. Як наслідок – різні бластомери забезпечуються різними інформаційними молекулами. Вони за допомогою регуляторних впливів на рівні транскрипції (синтез пре-мРНК) та процесингу (формування справжніх мРНК) запускають специфічні варіанти генної експресії. Це й зумовлює біохімічну та морфологічну диференціацію зародка.

До цього додаються численні регуляторні впливи з боку *індукторів*, які, у свою чергу, можуть суттєво змінювати напрями *диференціації* сусідніх груп клітин. Білки-рецептори до індукторів з'являються на поверхні клітин-мішеней ненадовго, створюючи просторово-часову ієрархію процесів розвитку. Загальна узгодженість відповідних взаємодій регулюється так званими *гомеотичними генами*, що запускають ланцюгові реакції, включаючи експресію сусідніх генів, ті, у свою чергу, активують інші гени і т. д. Таким чином вони визначають, де і що має відбуватися. Синхронізований у часі послідовний перехід до диференціації забезпечує нормальне протікання всього онтогенезу. Недиференційовані клітини, локалізовані в атипичних місцях, можуть спричинювати пухлинний ріст.

Терміни утворення та місця локалізації інформаційних молекул цитоплазми, а також особливості цитоскелета регулюються генетично і мутації у відповідних генах створюють чималий еволюційний потенціал. Його реалізація протягом системного розвитку тієї чи іншої клітинної лінії може змінювати співвідношення процесів самодиференціації та індукції і давати початок різним варіантам *провізорних адаптацій*, які мають пристосувальне значення лише на певних етапах розвитку і зникають у подальшому онтогенезі.

Можливі два шляхи формування провізорних адаптацій: максимальне пристосування кожної стадії до конкретних умов середовища і виключення окремих етапів з онтогенезу, що припиняє елімінацію на цих стадіях.

У першому випадку неминучим стає МЕТАМОРФОЗ, за допомогою якого переключаються шляхи розвитку в різних середовищах існування. В цей час старий комплекс провізорних адаптацій *вже* не діє, а нові пристосування ще не сформувалися. Внаслідок цього така стадія стає *критичною*, що й спричинює високий рівень смертності.

Часткове вирішення проблеми в ході еволюції досягалося спрощенням і прискоренням метаморфозу за допомогою розвитку системи *гормональної регуляції*. Наприклад, у амфібій перетворення пуголка на жабу регулюється тироксином, рівень якого, у свою чергу, контролюється тиреотропним гормоном гіпофіза. Інтенсивність відповідних процесів зумовлюється двома алелями одного гена, різні модифікації яких викликали появу трьох різних груп видів хвостатих земноводних.

Одночасно з удосконаленням гормональної регуляції, як паралельна адаптація, відбувалося зростання кількості жовтка. Це дозволило забезпечити можливість тривалішого розвитку організму до початку самостійного живлення й активних контактів із середовищем існування.

Але найрадикальнішим способом уникнення елімінації є ВИКЛЮЧЕННЯ критичних стадій із онтогенезу. Протягом еволюції такий напрямок розвитку реалізувався двома шляхами.

1. ГЕТЕРОХРОНІЯ – зміни відносних термінів розвитку. Вона звичайно пов'язана з неруйнівними модифікаціями онтогенезу, оскільки усі необхідні для цього процеси лише зсуваються у часі, а загальна інтегрованість розвитку зберігається. Існують спеціальні регуляторні гени, що специфічно змінюють терміни різних онтогенетичних подій, визначаючи подальший розвиток організму. Таких генів небагато, вони мають ключове значення й тому будь-які зміни їх структури та функції можуть мати надзвичайно важливі наслідки. Зокрема, зміни термінів розвитку можуть викликати ПЕДОМОРФОЗ, тобто появу у дорослих форм нащадків ознак, які у предків були характерними для ювенільної стадії. Це досягається двома різними способами:

а) *прогенез*: статева зрілість досягається у маленькому ювенільному тілі. Це типова реакція на такі умови середовища, в яких найвигіднішими пристосуваннями є високий рівень розмноження або малі розміри. Наприклад, походження комах від педоморфних багатоніжок;

б) *неотенія* – затримка онтогенезу з набуттям здатності до розмноження на більш ранніх стадіях, тобто гальмування соматичного розвитку відносно розвитку гонад, швидкість розвитку яких залишається на рівні, властивому спорідненим видам. Неотенія характерна для пристосування організмів до екстремальних умов існування.

У рослин неотенія відома серед мохів, плаунів, папоротей, голонасінних і покритонасінних. Наприклад, походження жіночого гаметофіту (зародкового мішка) квіткових рослин.

У тварин повна неотенія (лише статева система личинок досягає розвитку дорослого організму, а всі інші системи органів залишаються личинковими) спостерігається у деяких червів, ракоподібних, павукоподібних, комах, земноводних. При неповній неотенії личинки тривалий час ростуть без метаморфозу, але здатності до розмноження не набувають. Це властиве, наприклад, деяким тритонам. Збереження у дорослих особин неотенічних ознак, які були характерними для зародкових стадій предкових форм, є звичайним явищем серед багатьох птахів і ссавців із високорозвиненим суспільним життям, в тому числі й для людини.

Гетерохронічні зміни є найлегшою в генетичному відношенні еволюційною реакцією на тиск середовища, оскільки для них може бути використана стара морфогенетична система. Відносні терміни розвитку різних процесів можуть змінюватися незалежно один від одного, приводячи до суттєвих морфологічних перетворень і не викликаючи різких порушень каналізації онтогенезу.

Неотенічні особини внаслідок розмежування біохімічних та морфогенетичних процесів стають носіями унікального комплексу ювенільних та характерних для дорослих організмів ознак, що відкриває перед ними принципово нові еволюційні можливості.

2. Другий еволюційний шлях виключення критичних фаз розвитку для підвищення адаптивності онтогенезу з часом спричинив формування його ПОВНОЇ НЕЗАЛЕЖНОСТІ від середовища за рахунок внутрішньо-яйцевого та внутрішньоутробного розвитку. Цей головний напрям еволюції онтогенезу від безпосереднього розвитку у середовищі до повної незалежності від нього одержав назву ЕМБРІОНАЛІЗАЦІЇ або АВТОНОМІЗАЦІЇ онтогенезу.

Одночасно провідними стають індукційні внутрішні взаємодії між різними частинами зародка і зростає їх інтеграція (взаємозумовленість). Формуються каскадні взаємодії, які тісно переплітаються між собою. То-

му навіть незначні зміни у регуляторних генах легко можуть викликати ланцюгові морфогенетичні реакції, зумовлюючи суттєве зростання різноманітних новоутворень. Крім того, у таких організмів пізніше починається гастрюляція. Внаслідок цього число клітин, що беруть участь у гістогенезі, значно зростає. Це створює додаткову можливість формування все досконаліших систем органів і сприяє збільшенню розмірів тіла.

Еволюція регуляторних механізмів онтогенезу відбувалася у напрямі від жорстко запрограмованої системи прямих і зворотних зв'язків між ядром та цитоплазмою до формування інтегральної гнучкої системи індукційних залежностей між різними частинами зародка за допомогою зміни термінів розвитку і перебудови регуляторних генів. Такі зміни в еволюції стають типовими для індивідуального розвитку організмів. Це спричинюється тим, що після досягнення певного рівня складності (багатоклітинної організації) будь-які зміни на рівні принципово іншої організації структури генів здебільшого виявляються фатальними. Тому найлегший шлях до еволюційних змін полягає у модифікації контролю експресії тих генів, що вже існують.

Дуже важливі для онтогенезу регуляторні гени відзначаються консервативністю і можуть зберігати практично однакову послідовність нуклеотидів у дуже різних видів протягом тривалого часу. Це так звані НОХ-гени, які контролюють схожі аспекти диференціації тіла ембріонів усіх тварин. Наприклад, хребетні мають 13 підгруп НОХ-генів, що не змінювалися протягом сотень мільйонів років. Деякі з них контролювали певні ланки онтогенезу навіть у спільних предків членистоногих і хребетних, що жили понад 500 млн. років тому. Через це навіть незначні мутації регуляторних генів можуть викликати повну реорганізацію не тільки метаболізму, а й зовнішнього вигляду різних організмів. Для їх суттєвої трансформації достатньо однієї домінантної мутації. Внаслідок цього змінюються будова і функції відповідного білкового продукту такого гена. Відповідний аномальний білок може нетипово включати або виключати інші гени, які відповідають за формування певних конкретних морфологічних структур в ембріогенезі. Через це під контролем регуляторних генів опиняються загальні принципи керування формотворенням, яке могли спричинювати зовсім незначні зміни білкового біосинтезу.

Регуляція синтезу білка може здійснюватися на різних рівнях:

– транскрипційному (шляхом зміни активності генів через модифікацію синтезу мРНК, сплайсингу, процесингу тощо);

- трансляційному (зміни у процесах індукції, елонгації та термінації, пов'язані з роботою рибосоми);

- посттрансляційному (модифікації білка після його виходу з рибосоми залежно від особливостей метаболізму відповідних клітин).

Унікальним механізмом цілеспрямованого розширення біологічних функцій організму є екзон-інтронна організація геному еукаріотів, яка зумовлює необхідність сплайсингу мРНК. Будь-яке відхилення від нормального протікання цього процесу може суттєво змінити системні взаємодії між різними клітинами та частинами зародка і викликати формотворення. Ніяких змін у геномі для цього не потрібно.

Неабияке значення для регуляції біосинтезу білка має також і хімічний склад клітини, наприклад:

- оптимальне співвідношення концентрацій марганцю та магнію. Його порушення змінює активність РНК-полімерази і відповідно пізнання нею промоторів (стартові ланки транскрипції на ДНК);

- нетипова хімічна модифікація нуклеотидів мРНК звичайно супроводжується синтезом білків з новими властивостями, у будові яких окремі амінокислоти будуть визначатися тими триплетами мРНК, які відсутні у нуклеотидній послідовності матриці ДНК. Це один з регуляторних механізмів компенсаторно-приспосувальних реакцій організму, що індукуються змінами умов довкілля;

- у специфічному клітинному середовищі змінюватиметься й просторова організація мРНК. Її конформаційна унікальність відкриває для трансляції лише певні ланки, що зумовлює синтез білка з певними (новими, зміненими) властивостями або взагалі блокує цей процес.

Повне пригнічення транскрипції будь-якої мРНК може відбуватися в умовах фосфорилування специфічними фосфокіназами фактора ініціації, тобто для тотального припинення синтезу відповідного білка достатньо активуватися цим ферментам. Внаслідок цього будь-які зміни у мРНК, що накопичуються яйцеклітиною протягом оогенезу й активуються після запліднення, визначаючи найперші етапи перетворення зиготи на ембріональні стовбурові клітини, можуть суттєво змінити всі подальші морфогенетичні процеси. Стовбурові клітини (у рослин – меристематичні) живуть недовго, швидко переходячи до диференціації. У дорослих вони зберігаються в тих тканинах (кров, лімфа, епідерміс тощо), які відзначаються можливістю суттєвої втрати спеціалізованих клітин. Якщо їх дефіцит спричинює незначне відхилення всієї системи від стаціонарного ста-

ну, то він досить швидко ліквідується за допомогою адаптаційних механізмів: стовбурові клітини, що відзначаються тотипотентністю, починають перетворюватися на втрачені клітини відповідного типу. Тканина відновлює необхідну для нормального функціонування кількість елементів і зберігає свій гомеостаз. Але диференційована клітина може підтримувати необхідний рівень метаболізму тільки протягом певного часу, після чого має загинути, збільшуючи ентропію. Для стабілізації системи та запобігання незворотній руйнації сусідніх клітин протягом еволюції виробився особливий механізм АПОПТОЗУ. Це безконфліктна самоліквідація, своєрідний суїцид клітин. Його роль в еволюції онтогенезу пов'язана з тим, що розвиток багатоклітинного організму, формування тканин та їх функціонування є своєрідним балансом між клітинною проліферацією, диференціацією та загибеллю клітин, які не знайшли свого місця у системі цілісного організму.

Апоптоз є необхідним компонентом захисту організму від патогенів і токсинів, бере активну участь в онтогенезі (наприклад, масовий апоптоз зумовлює редукцію хвоста у пуголовків та зародків людини), імунній відповіді тощо.

Генетична програма смерті клітини запускається у таких випадках: клітини виконали свою функцію внаслідок старіння, що необхідно для нормального протікання гістогенезу та органогенезу; відбулися мутації, пов'язані з генами, які відповідають за реалізацію програми клітинної загибелі; на клітину впливають специфічні індуктори внутрішньоклітинного або зовнішнього походження.

На відміну від некрозу, який характеризується розвитком запалювальних процесів і реалізується за участю макрофагів, апоптоз здійснюється за механізмом самодеструкції. При цьому не пошкоджуються сусідні клітини і не розвивається запалення.

Некроз	Апоптоз
Є зовнішній вплив, що пошкоджує клітину	Відбувається без зовнішнього впливу
Назовні виділяються речовини, що спричинюють запалення	Запалення не розвивається
Загибла клітина заміщується клітиною сполучної тканини	Заміщення на сполучну тканину не відбувається

Виділяють три основні фази апоптозу:

1) *Початкова* – клітина одержує стимули, що запускають процес. Для розпізнавання подібних сигналів клітина має спеціальні рецептори.

Сигналом може бути відсутність необхідної речовини у міжклітинній рідині, певна деформація мембранних ферментів, зміни концентрації іонів кальцію та деяких фосфорорганічних речовин, активні сполуки, що з'являються внаслідок гідролізу ліпідів клітинної мембрани тощо. Все це може викликати приєднання або відщеплення залишків фосфорної кислоти від молекул білкових регуляторів, здатних впливати на генетичний апарат клітини. До числа таких білкових регуляторів належить білок BAX, молекули якого можуть утворювати димери і запускати апоптоз.

Інший білок, BCL-2, відзначається здатністю до формування гетеродимерів типу BAX / BCL-2, які нейтралізують активність білка BAX. Походження генів, що контролюють синтез апоптозних білків, дуже давнє. Так, ген людини, який визначає синтез білка BCL-2, подібний структурою до гена нематої *Caenorhabditis elegans*, що кодує апоптозний білок CED-9. Порушення його функції спричинює те, що гине не 131 клітина, як звичайно, а набагато більше.

Еволюційно давнє походження також мають інші апоптозні білки, але відповідна система у ссавців усе ж таки складніша й має більше компонентів. Деякі білки одночасно регулюють як апоптоз, так і звичайний поділ клітини. Це свідчить, що системи регуляції клітинного поділу та клітинної смерті тісно переплетені між собою, що має дуже важливі біологічні наслідки.

2) *Ефекторна* фаза – активуються механізми апоптозу, але процес ще залишається оборотним. Він полягає в тому, що внутрішньоклітинні регулятори, одержавши нові інструкції, змінюють роботу окремих генів. Відповідно змінюється набір мРНК і білків. З'являються або активуються ферменти, що можуть руйнувати білки та нуклеїнові кислоти – протеази та нуклеази.

3) *Деградація* – зміни стають незворотними і клітина руйнується внаслідок ущільнення хроматину, розпаду ядра і цитоплазми на окремі фрагменти. Такий перебіг подій спричинив і появу самого терміна "апоптоз", що в перекладі з грецької означає "опадання листя".

До *індукторів* апоптозу належать, головним чином, фактори, що суттєво відхиляють клітинну систему від стаціонарного стану, унеможливаючи подальшу підтримку нормального гомеостазу. До них, зокрема, належать речовини, що стимулюють вхід кальцію до клітини, іони кальцію, аспаргат, глутамат, ДЮФАмін, вірус імунодефіциту людини, глюкокорти-

коїди, фактор некрозу пухлин, білки теплового шоку, іонізуюче опромінення (УФ та γ -промені), вільні радикали, оксиданти, етанол тощо.

Порушення рівноваги між новоутворенням клітин унаслідок мітозу та їх руйнуванням викликає атрофію, а в деяких випадках – гіперапоптичний стан, несумісний із життям. До станів із посиленим апоптозом належать синдром набутого імунodefіциту, апластична анемія, блискавичний гепатит, інфаркт міокарда, інсульт, септичний шок, нейродегенеративні процеси (хвороби Альцгеймера, Паркінсона, мозочкові дегенерації тощо). Крім того, багато вірусів викликають такі глибокі порушення обміну речовин зараженої клітини, що вона сприймає їх як сигнал до термінового включення програми загибелі ще до того, як у ній сформується нове покоління вірусних часток. Це перешкоджає поширенню інфекції в організмі. Для запобігання цим процесам у деяких вірусів виробилися спеціальні пристосування: гени, що кодують речовини, схожі будовою та функціями на клітинні апоптозні білки-регулятори; стимуляція синтезу у клітині її власних антиапоптозних білків тощо.

Інгібіторами апоптозу слугують фактори, що спрямовують свою дію у протилежний індукторам бік. Це речовини, які блокують вхід кальцію до клітини, фактор росту нервів, нейтральні амінокислоти, інгібітори протеаз, естрогени, андрогени, деякі віруси тощо. Гальмування апоптозу, або гіпоапоптичний стан, супроводжується гіперплазією (аномальним розростанням) і може призвести до розростання злоякісних пухлин (фолікулярна лімфома, карциноми, рак молочної залози, яєчників, простати тощо), розвитку аутоімунних захворювань (системна червона вовчанка, гломерулонефрит тощо), вірусних інфекцій (віруси герпесу, аденовіруси тощо). Зокрема, серед антионкогенів важливе місце займає ген, що кодує білок p53. Він контролює гени, які можуть викликати несвоєчасний поділ клітин, а також слідкує за будь-якими дефектами ДНК. У разі необхідності p53 зсуває рівновагу на користь апоптозних білків і потенційно небезпечна клітина гине. Порушення структури самого білка p53 зумовлює те, що система регуляції клітинного поділу залишається без належного догляду. Внаслідок цього можуть виникати різні пухлини, в тому числі злоякісні.

Таким чином, унаслідок апоптозу організм безконфліктно (без запалення) знешкоджує зайві клітини. Це набуває надзвичайного значення в ембріогенезі, оскільки дозволяє поступово звільнитися від клітин, які вже виконали свою функцію, а їх знищення за допомогою імунної системи,

що супроводжується запаленням, може зашкодити зародку. Внаслідок цього становлення будь-якої морфофункціональної системи організму протягом онтогенезу стає неможливим без апоптозу.

Самоочищення може спостерігатися й на більш високому системному рівні популяцій. У таких випадках воно зумовлюється "запрограмованою" смертю окремих організмів унаслідок септичного шоку, різних хвороб, старіння тощо. Це явище називається ФЕНОПТОЗ. Популяція зберігає системний гомеостаз, рятуючись від незбалансованих за певними ознаками компонентів. Нехтування такою можливістю призвело б до їх накопичення в системі та її руйнації. Подальший еволюційний розвиток подібної тенденції системної оптимізації процесів онтогенезу реалізувався в тому, що на рівні вищих за популяцію таксонів сформувалися дві стратегії виживання, пов'язані з різними способами організації життєвого циклу.

Г-стратегія реалізується на ранніх етапах еволюції, при колонізації островів, засвоєнні нових ареалів за умови відсутності хижаків і ослабленої конкуренції. Вона характерна для популяцій жертв і відзначається бурхливим розмноженням при короткій тривалості життя. Коеволюція численних видів сприяла тривалому збереженню таких систем за рахунок забезпечення їх існування величезною кількістю необхідного матеріалу (потомства). Втрата одних елементів швидко компенсувалася надходженням інших. Формувався життєвий цикл, який підтримувався за допомогою адаптаційних механізмів. Але у міру насичення екологічних ніш і зростання конкуренції ця стратегія виявилася неефективною. Система знову опинилась у біфуркаційній точці.

К-стратегія демонструє принципово інший спосіб збереження системного гомеостазу саме в умовах високого тиску життя, що характерний для хижаків. Відбувся перерозподіл пріоритетних напрямів онтогенезу: першочергового значення набув прискорений розвиток нервової системи. Він супроводжувався становленням РЕЦЕПТОРНИХ систем. Їх удосконалення зумовило те, що різні клітини почали по-різному реагувати навіть на однакові регуляторні впливи. Висока ефективність збереження гомеостазу за допомогою нервової системи спричинювала необхідність узгоджених перетворень у гормональній сфері. Формувалася все більш інтегрована система дистанційної регуляції, ставав можливим пріоритетний розвиток поведінки, що мала велике значення для подальшої прогресивної еволюції вищих тварин. Був віднайдений якісно новий стан системи, що забезпечував переважне виживання тим істотам, які могли

швидше виробляти умовні рефлекси (навчатися) й мали добре розвинену пам'ять. Тривалість процесу потребувала чималих зусиль для здійснення догляду за потомством. Отже, неминуче зменшилася його кількість, але зросло виживання. Підтримка необхідної складності системи (чисельність популяцій) зумовила суттєве зростання термінів життя, сумісних із можливістю залишення необхідної кількості нащадків. Коеволюційні зміни відповідних систем започаткували новий виток еволюційного розвитку, що забезпечував усе більш ефективне використання різноманітних потоків речовини, енергії та інформації.

Таким чином, системний розвиток онтогенезу створював численні можливості для найрізноманітнішого комбінування досить складних систем нижчого ієрархічного рівня, що виникли на попередніх етапах еволюції. На кожному її витку реалізувалися тільки оптимальні варіанти, що супроводжувалося суттєвим зменшенням ентропії та зростанням загальної впорядкованості. Підмурівком ефективного розгортання відповідних процесів була ієрархія потенційних можливостей кожної із стадій онтогенезу.

3.2. Філембріогенез

Результати досліджень еволюційних перетворень онтогенезу знайшли своє відображення в теорії філембріогенезу. ФІЛЕМБРІОГЕНЕЗ (ФЕГ) – це комплекс морфологічних змін онтогенезу, що слугують матеріалом для нових напрямків еволюційного процесу. Залежно від стадії онтогенезу виділяють три способи (форми, модуси) ФЕГ: архалаксис, девіація та анаболія.

АРХАЛАКСИС – зміни на початкових стадіях онтогенезу. Вони можуть викликати значні перебудови і навіть змінити всю морфогенетичну програму подальшого розвитку. При цьому різко зростає ймовірність того, що такі перетворення викличуть різкі порушення онтогенезу й загибель зародка. Але в тих рідких випадках, коли особини виживають, створюється основа для макроеволюційних змін. Наприклад, унаслідок архалаксису виник волосяний покрив ссавців, а в рослин відбулося перетворення дводольного зародка на однодольний.

Рекапітуляції при архалаксисах суттєво порушуються.

ДЕВІАЦІЇ – еволюційні відхилення у розвитку на більш пізніх стадіях онтогенезу. Вони ведуть до перебудови органів, які вже існують у

предків. Наприклад, розвиток луски у хрящових риб і плазунів, бульби й цибулин у рослин тощо.

АНАБОЛІЯ – еволюційні відхилення формотворення на пізніх стадіях онтогенезу, що викликають подовження розвитку будь-якої структури. Наприклад, виникнення чотирикамерного серця. Подібні зміни мають глибокий вплив на фізіологічні і поведінкові адаптації, торкаються зміни покриву тіла. Шляхом анаболії йшло перетворення кінцівки коня. Внаслідок анаболії виявляється дія біогенетичного закону. Особливо характерно це для органів, котрі тривалий час еволюціонують шляхом анаболії. Саме вони рекапітулюють в онтогенезі сучасних форм.

Кінцева стадія онтогенезу може випадати. В цих випадках говорять про негативну анаболію або *АБРЕВІАЦІЮ*.

Унаслідок ФЕГ не тільки виникали нові органи, а й відбувалася РЕДУКЦІЯ тих, що вже вичерпали свої можливості системних перебудов і у нащадків почали перешкоджати подальшим онтогенетичним перетворенням. Розрізняють два основні типи редукції: рудиментація та афанізія.

РУДИМЕНТАЦІЯ – повільне зникнення органів, що втратили своє значення і стали непотрібними. Такий орган в онтогенезі недорозвивається і перетворюється на рудимент, який ще довго зберігається у філогенезі. Рудиментація може здійснюватися двома способами:

– онтогенез органа до якоїсь стадії триває таким же чином, як і у предків, а потім припиняється. Наприклад, розвиток очей у печерної амфібії протєя;

– сама закладка органа виявляється меншою, ніж у предків, виникає пізніше і внаслідок цього орган не встигає розвинутися. Наприклад, розвиток кінцівок у ящірок, коли замість п'ятих пальців розвиваються три.

АФАНІЗІЯ характерна для тих випадків, коли орган, який нормально розвинений і добре функціонує у предків, виявляється шкідливим для нащадків. Тоді він може закладатися в онтогенезі, але із часом повністю резорбується. Наприклад, редукція хвоста пуголовків.

Гнучкість системних модифікацій онтогенезу дозволила суттєво розширити діапазон можливих пристосувальних напрямів індивідуального розвитку, започаткувавши чимало нових варіантів будови та функції.

3.3. Кореляції та координації

Взаємна зумовленість онтогенетичних процесів у межах складної системи рівня організму підтримується розгалуженою мережею відповідних зворотних зв'язків. У першому наближенні їх можна поділити на кореляції та координації.

Кореляції відображають наявність функціональної та структурної взаємозалежності між структурами організму в онтогенезі, за яких зміни в одних органах викликають зміни в інших. Відповідні зв'язки називаються корелятивними. Розрізняють кілька різновидів кореляцій:

- *геномні* – засновані на взаємодіях та зчепленні генів у генотипі. Наприклад, горох з пурпуровими квітками має червоні плями у пазухах листків та сіру насінну шкірку, короткий дзьоб голубів супроводжується розвитком пір'я на ногах, руді люди мають ластовиння тощо;

- *морфогенетичні* – базуються на взаємодіях клітин між собою протягом диференціації в онтогенезі. Наприклад, розвиток центральної нервової системи у хребетних відбувається тільки при взаємодії хорди та мезодерми;

- *ергонтичні* – сприяють установленню функціональних зв'язків між уже сформованими структурами організму. Наприклад, нормальний розвиток нервових центрів і нервів позитивно позначається на розвитку периферичних органів і навпаки.

Кореляції здійснюють взаємний контроль за результатами розвитку і забезпечують нормальне протікання формотворення в онтогенезі. Сама система кореляцій визначає і долю мутацій. Тому протягом онтогенезу зможуть реалізуватися тільки ті з них, що викликають лише незначні зміни у кореляціях.

Кореляції слугують основою для *координацій*, які відображають узгодженість онтогенетичних змін протягом тривалого часу загальної еволюції тієї чи іншої великої таксономічної групи, тобто стосуються філогенетичних процесів. Координації поділяються на:

- *топографічні* – просторові зв'язки органів, що змінюються узгоджено протягом філогенезу, але не є об'єднаними єдиною функцією. Наприклад, співвідношення розмірів і розташування органів у порожнині тіла;

– *динамічні* – зміни протягом філогенезу функціонально пов'язаних між собою органів та їх систем. Наприклад, так розвивалися зв'язки між рецепторами і відповідними центрами нервової системи;

– *біологічні* – еволюційні зміни в органах, що є важливими для забезпечення життєдіяльності, але безпосередньо не пов'язані між собою кореляціями. Наприклад, розвиток іклів та зубів у хижаків координований із розвитком скроневого м'яза і формуванням щелепного суглоба. У чотириногих тварин спостерігається відповідність довжини передніх кінцівок довжині задніх, довжини кінцівок – розмірам шії, що є важливим для пересування та добування їжі тощо.

Системний розвиток кореляцій і координацій забезпечив ієрархічно узгоджене функціонування цілісного організму протягом не тільки його індивідуального існування, а й історичного розвитку життя. Одного разу віднайдені оптимальні співвідношення між різними підсистемами організму турботливо зберігались адаптаційними механізмами і відтворювалися в кожному наступному поколінні.

3.4. Рекапітуляції та біогенетичний закон

На рівні онтогенезу реалізувалася системна єдність індивідуального та історичного розвитку будь-яких груп організмів. Особливо чітко вона відображається подібністю початкових стадій розвитку предкових форм і нащадків. Ця залежність одержала назву ЗАКОН ЗАРОДКОВОЇ ПОДІБНОСТІ. З нього витікає, що онтогенез певною мірою повторює певні риси предкових форм. А саме, на ранніх стадіях повторюються (РЕКАПІТУЛЮЮТЬ) ознаки більш віддалених предків, а на пізніших – ближчих за походженням організмів або тих, що є більш спорідненими із сучасними формами. Так, зародок людини на ранніх стадіях розвитку схожий на зародок риб (розвиваються структури, що нагадують зяброві щілини) та амфібій, пізніше він стає подібним до зародків інших ссавців, а наприкінці ембріонального розвитку спостерігається його подібність до зародків мавп. Ця закономірність була покладена в основу вчення про рекапітуляцію. При цьому розуміється, що в онтогенезі рекапітулюють ознаки не дорослих предкових форм, а їх зародків. Ранні стадії ембріогенезу мають найсуттєвіше значення для подальшого розвитку організму і внаслідок цього відзначаються консервативністю, а це, у свою чергу, за-

безпечує збереження значної подібності зародків навіть у філогенетично досить далеких форм, що мали спільних прашурів.

У концепції **БІОГЕНЕТИЧНОГО ЗАКОНУ** рекапітуляції розглядались як безпосередній результат еволюційного формування онтогенезу. Вперше він був сформульований Е. Геккелем (1866) у такому вигляді: онтогенез – це стисле повторення філогенезу певного виду (рис. 3.3).

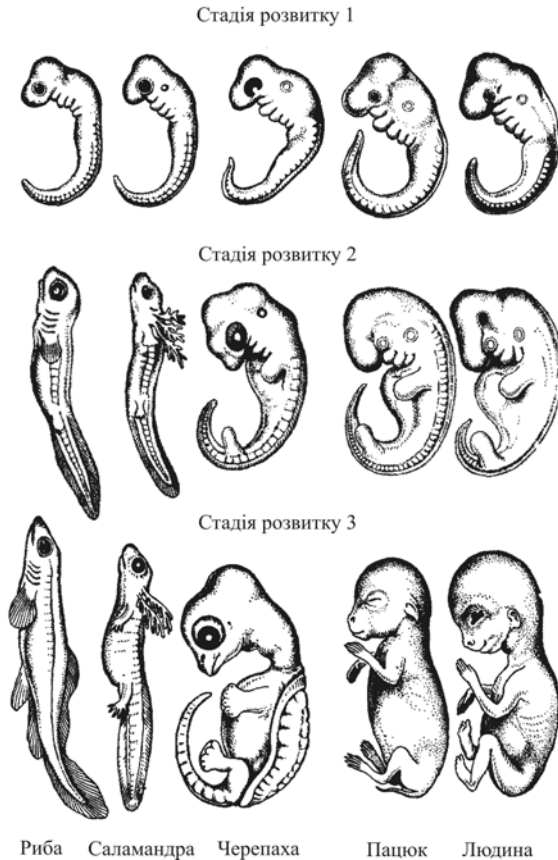


Рис. 3.3. Ембріони хребтних тварин на різних стадіях розвитку

На початку XX ст. до цього закону було внесене суттєве доповнення: рекапітулюють не всі стадії розвитку, а лише деякі органи чи ознаки (О. М. Северцов). Філогенез справді становить собою низку онтогенезів, але біогенетичний закон тільки частково відображає загальний системний процес. Він справедливий лише для тих ситуацій, коли еволюційні зміни органа відбувалися на пізніх етапах онтогенезу (анаболія). Саме вони відзначаються лабільністю й зумовлюються змінами незначної частини всього каскадного комплексу індукційних процесів.

Натомість, будь-які видозміни ранніх стадій онтогенезу супроводжуються радикальними перебудовами всієї розгалуженої системи переплетених індукційних взаємодій і звичайно мають трагічні наслідки для організму. Рідкісні винятки спричинюються новоутворенням якісно іншої системи взаємозумовлених процесів онтогенезу, що мають мало спільного з попередніми. Складається новий план будови. Рекапітуляції стають неможливими.

Таким чином, видозміни онтогенезу з різними наслідками можуть відбуватися на всіх його стадіях, створюючи безліч можливостей для формотворення. Внаслідок цього, незважаючи на певну подібність індивідуального розвитку багатьох таксономічних груп організмів, неможливо знайти навіть двох видів із повністю однаковим протіканням онтогенезу, а розбіжність будови зародків посилюється в часі. Тому, наприклад, ембріони ссавців ніколи не будуть повністю ідентичними зародкам риб або ящірок, тому що за будовою свого геному та характером розвитку вони дуже далеко відійшли від своїх предків, але певна подібність вихідного плану морфогенезу зберігається. Існування такого загального консервативного плану розвитку дозволяє вважати, що певні ембріональні структури можуть зберігатися навіть після того, як утратили свою попередню основну функцію. Це зумовлюється тим, що вони слугують єднальними ланками у каскаді морфогенетичних взаємодій, властивих колишній функції. Подібним чином можуть зберігатися й регуляторні системи. На користь такого перебігу подій свідчить відновлення минулого шляху розвитку внаслідок мутацій або експериментальних впливів. Наприклад, *у курки можна викликати формування зубів замість дзьоба*. Причина такої можливості полягає у тому, що для нормального розвитку необхідні реципрокні індукційні взаємодії між ротовим епітелієм і оральною мезенхімою, що розташовується під ним. У птахів унаслідок таких взаємодій розвивається дзьоб, форма якого зу-

мовлюється видовою специфічністю мезенхіми. Якщо скомбінувати оральний епітелій курки з оральною мезенхімою ссавців, то розвинуться зуби. Це свідчить про те, що в геномі птахів зберігається генетична інформація, котра дозволяє ротовому епітелію успішно брати участь у послідовних взаємодіях, необхідних для морфогенезу зубів та синтезу емалі. Тому втрату зубів птахами можна розглядати як результат змін у програмі розвитку мезенхіми, що спричинило випадіння початкових стадій цього процесу.

Редуція малої гомілкової кістки птахів також відбулася внаслідок зміни програми розвитку, а не через втрату генетичної інформації, необхідної для її формування. А саме, в онтогенезі формується скупчення мезенхімних клітин, призначене для утворення стегнової, великої та малої гомілкової кістки, кісток стопи. У птахів область розвитку великої гомілкової кістки захоплює область малої, котра внаслідок цього редукується у кістковий відросток, що лежить вздовж великої гомілкової кістки і зростається з нею. Експериментуючи з додаванням або видаленням мезенхімних клітин, можна одержати різні варіанти великої та малої гомілкових кісток. Це свідчить, що між проєктивними областями двох гомілкових кісток існує певна конкуренція, а розділення їх зумовлює відновлення давнього типу розвитку та будови, тобто відповідні гени зберігаються в онтогенезі, але (внаслідок модифікацій морфогенетичних взаємодій) втратили здатність до експресії з колишньою інтенсивністю.

Зміни покривів у класах рептилій, птахів і ссавців зумовлюються переключенням експресії генів, які кодують кератини, з одного режиму функціонування на інший. Внаслідок цього синтезуються білки різного типу. Індукційні сигнали для вибіркової реалізації генетичної інформації надходять із дерми.

Подібні зміни регуляції онтогенетичних процесів відомі й для багатьох інших морфологічних ознак.

Еволюційна роль морфогенетичних взаємодій зумовлюється тим, що зміни на *пізніх* етапах онтогенезу викликають модифікацію того плану будови, що вже склався протягом попередньої еволюції. Вони не спричинюють формування нового еволюційного напрямку розвитку і стосуються, головним чином, покривів тіла, фізіологічних та поведінкових адаптацій. Суттєві видозміни у процесах, що відбуваються на *ранніх* етапах онтогенезу, можуть спричинити появу нового плану будови. При цьому зростає ймовірність того, що такі перетворення стануть смертельними для

зародка. Але в тих рідкісних випадках, коли ембріони виявляються життєздатними, створюється основа для макроеволюційних процесів. Унаслідок цього генетична мінливість, яка спричинює суттєві зміни каскаду індукційних онтогенетичних взаємодій, посідає центральне місце у формотворенні.

Макроеволюційні зміни зовсім не обов'язково мають бути екстремальними. Перші кроки для швидких і суттєвих змін можуть спричинюватися нелетальними генетичними порушеннями функції невеликої кількості регуляторних генів, які можуть викликати суттєві перетворення організмів і закріплюватися в невеликих популяціях. Поява життєздатних організмів із якісно новими ознаками відкриває найрізноманітніші можливості для добору послідовних генетичних змін, тобто маленьким ключиком можна відкрити великі двері.

Такі системні перетворення спричинюють чергові витки еволюційного процесу з мінімальними витратами речовини, енергії та інформації. Їх оптимальність сприяє тривалому збереженню нових варіантів організації та функціонування. Гомеостаз починає підтримуватися за рахунок інноваційних зворотних зв'язків між різними частинами зародка. Це, у свою чергу, може спричинювати зростання різноманітності за допомогою двох основних способів: відновлення старих типів інтеграції в атипових місцях і якісної модифікації самих зв'язків. Наприклад, у найдавніших головоногих були зовнішні раковини, втрату яких компенсувалася поведінковими адаптаціями, в тому числі досконалішою локомоцією, прогресивнішими органами чуттів тощо. У кальмарів і каракатиць протягом еволюції збереглася внутрішня раковина (або її зачаток), восьминоги втратили її повністю, а в невеликій групі пелагічних головоногих Argonauta самиці мають раковину, що своїм зовнішнім виглядом дуже нагадує мушлю амонітів або наутілусів. Це конвергентна, а не гомологічна структура, котру можна вважати новоутворенням. Вона виникла з оболонки для збереження яєць завдяки секретії залоз, розташованих на двох перетинчастих "руках". Для зміцнення такої оболонки необхідні мінеральні речовини. Забезпечення ними здійснюють спеціальні залози, що виділяють вуглекислий кальцій. Вони виникли внаслідок реактивації давно загальмованої генетичної морфогенетичної програми диференціації залоз раковини. У предкових форм вони містяться в мантиї, а в аргонавтів – на щупальцях – "руках". Відповідні гени могли зберегтися лише за умови, що продукти їх експресії були необхідними для реалізації якихось інших

онтогенетичних процесів. Повторна активація таких генів може зумовлюватися переміщенням індукційної системи на ранніх стадіях розвитку. Такі процеси звичайно супроводжуються змінами розташування та відносних розмірів інших структур, збільшенням або зменшенням числа метамерів у них тощо.

Виникнення нових взаємодій можна продемонструвати на прикладі формування п'ятипроменевої симетрії голкошкірих. Їхні личинки мають двобічну симетрію. Це вказує на те, що предки голкошкірих були двобічносиметричними, а п'ятибічна симетрія виникла пізніше внаслідок порушення індукційних взаємодій між гідроцелем та епідермісом. Цей процес контролюється декількома генами, а у мутантів може з'являтися дво-, три-, чотири-, п'яти- та шестипроменева симетрія, але життєздатними будуть лише особини з чотирипроменевою симетрією.

Таким чином, регуляторні механізми, що впливають на міжклітинні взаємодії протягом індивідуального розвитку, можуть спричинювати суттєві еволюційні перетворення. Вони зберігаються в нескінченній низці поколінь і рекапітулюють, відтворюючи оптимальні варіанти будови та функції, віднайдені предковими формами. Така тенденція зберігається й протягом еволюції окремих систем органів.

3.5. Філогенез систем органів

Загальні напрямки еволюційних перетворень онтогенезу значною мірою зумовлюються відповідними змінами будови та функції його складових частин, які представлені різними системами органів. Філогенез будь-яких таксономічних груп певною мірою відображає послідовність становлення ієрархічних взаємовідносин у різноманітних тенденціях коеволюційних змін індивідуального розвитку. Великого значення, перш за все, набувало збереження цілісності внутрішнього середовища, його відокремлення від довкілля. Це спричинювало необхідність енергійного вдосконалення покривів тіла.

3.5.1. Покриви тіла

Покриви тіла виконують функції рецепції зовнішніх подразників та захисту внутрішніх органів. Еволюція *рецепторної* функції пов'язана із розвитком нервової системи та органів чуттів. Функція *захисту* внутрішніх органів протягом еволюції розширилася за рахунок

участі покривів тіла в теплообміні, газообміні, виділенні, вигодовуванні малечі. БЕЗХРЕБЕТНІ мають покрив, утворений ектодермою. Він може модифікуватись у міцну кутикулу, захисні можливості якої забезпечуються включенням до її складу хітину та вапна. ХОРДОВІ відзначаються наявністю двох шарів, із яких верхній – *епідерміс* – утворюється з ектодерми, а нижній – *дерма* (власне шкіра) – із *мезодерми*.

– БЕЗЧЕРЕПНІ: *епідерміс* одношаровий, складається із циліндричних клітин і містить одноклітинні залози. Дерма пухка, сполучної тканини мало.

– ХРЕБЕТНІ відзначаються багатоклітинним епідермісом, верхні шари якого злущуються, а нижні – діляться. Дерма зміцнена волокнами сполучної тканини і має різноманітні залози.

– РИБИ мають чимало одноклітинних слизових залоз. Луска ХРЯЦОВИХ риб – плакоїдна й складається з дентину (утворюється в онтогенезі з *мезодерми*, це різновид сполучної тканини) та *емалі* (неклітинна речовина). У КІСТКОВИХ риб луска утворюється за рахунок дерми.

– СТЕГОЦЕФАЛИ (перехідна форма між рибами та амфібіями), як і риби, мають луску.

– ЗЕМНОВОДНІ використовують шкіру для газообміну. Внаслідок цього вона має велику кількість залоз (захист від висихання), серед яких можуть бути й отруйні.

– ПЛАЗУНИ внаслідок виходу на сушу відзначаються сухою шкірою, яка не має залоз і не бере участі в диханні. Верхній шар епідермісу роговіє, лусочки тонкі й можуть зливатися в панцир.

– ССАВЦІ відрізняються наявністю різноманітних похідних епідермісу: волосся, китовий вус, кігті, нігті, роги, копита. Шкірні залози – потові, сальні, молочні. Ступінь їх розвитку залежить від конкретного середовища існування тварин. Рогові лусочки на хвості залишаються в комахоїдних та гризунів. Число молочних залоз корельє із плодючістю.

Еволюція покривів тіла відбувалася внаслідок АРХАЛАКСИСУ.

АТАВІЗМИ людини представлені *гіпертрихозом* (надмірна волосатість), *політелією* (надмірна кількість сосків) та *полімастією* (розвиток зайвих молочних залоз).

3.5.2. Опорно-м'язова система

Рівень організації тварин суттєво залежить від характеру їх рухової активності, яка значною мірою залежить від наявності опорно-рухового

апарату та його специфіки. Еволюція кістяка відбувалася залежно від середовища існування та типу локомоції тварин.

Осьовий скелет

Еволюційні перетворення осьового скелета започаткувала хорда. Функція хорди надзвичайно важлива – вона забезпечує морфогенетичну індукцію багатьох системних перетворень в онтогенезі. Вона зберігається протягом усього життя в БЕЗЧЕРЕПНИХ, КРУГЛОРОТИХ і деяких РИБ. Атипове розростання хорди може спричинити розвиток пухлин, які називаються хордами. У більшості ХРЕБЕТНИХ хорда виокремлюється лише на ранніх стадіях онтогенезу, перетворюючись із часом на хребет. Наявність такої внутрішньої опори дозволила тваринам протягом еволюції суттєво збільшити розміри та активність. При цьому хрящова тканина поступово заміщувалася кістковою. Хребці утворюються із склеротомів сомітів (парні сегменти тіла, на які розділяється мезодерма). У РИБ хребет складається всього з двох відділів: тулубового та хвостового. На додаток до них у ЗЕМНОВОДНИХ з'являються шийний та крижовий, а в РЕПТИЛІЙ – поперековий. Тулубові хребці у всіх тварин (окрім амфібій) з'єднуються з ребрами, утворюючи *грудну клітку*, що захищає легені. У ССАВЦІВ 12 – 13 пар ребер зростаються з грудиною, криж утворюють зрослі хребці, хвостовий відділ має нестабільне число хребців, яке зумовлюється особливостями онтогенезу та способу життя конкретного виду тварин.

Особливості еволюції осьового скелета зумовили те, що в людини можуть проявлятися такі АТАВІЗМИ: незарощування остистих відростків, яке проявляється у вигляді спинномозкової грижі; наявність шийних і поперекових ребер, а також хвостових хребців (у 1,5 – 2-місячного ембріона є хвостовий відділ із 8 – 11 хребців, який у нормі редукується ще до народження).

Скелет голови

Скелет голови складається з двох відділів: *осьового* (мозкового) та *лицьового* (вісцерального). Скелет МОЗКОВОГО відділу формується внаслідок злиття закладок передніх хребців. Навколо органів слуху, нюху та зору спочатку утворювалися хрящові капсули із мезенхіми. Філогенетично їх розвиток здійснювався в три стадії: перетинчаста, хрящова, кісткова. *Олігомеризація* протягом еволюції спричинила злиття зон окосте-

ніння, що відбувалося в напрямку від основи догори. АНОМАЛІЇ онтогенетичного розвитку мозкового відділу черепа людини: дві тим'яні, дві лобні кістки з *мезотопічним швом* між ними.

Скелет ЛИЦЬОВОГО відділу розвивався із мезенхіми ектодерми, яка розташовувалася між зябровими щілинами глотки і виконувала функцію підтримки передньої частини травної трубки. Протягом еволюції перші дві дужки зябер започаткували щелепну та під'язикову кістки. Суттєвих перетворень зазнали й інші структурні елементи зябрового апарату. АНОМАЛІЇ розвитку лицьового відділу черепа людини можуть проявлятися у вигляді наявності тільки однієї слухової кісточки (*стопчик*), як у амфібій .

Скелет кінцівок

Еволюція кінцівок почалася з формування ПЛАВЦІВ. Вони можуть бути непарними (спинний, хвостовий, анальний) та парними (грудні, черевні).

НЕПАРНІ плавці характерні для безчерепних, риб та хвостатих амфібій.

ПАРНІ плавці у безчерепних та риб утворилися внаслідок того, що бічні метаплевральні складки набули рухомості і почали виконувати функцію рулів глибини. Їх подальша еволюція відбувалася шляхом *інтенсифікації функцій* передніх і задніх відділів разом із послабленням центральної частини, що було необхідним для гнучкої зміни положення тіла у просторі. Відбувалося злиття основи відповідних хрящових променів плавців. Формувалися плечовий і тазовий пояси, в яких кістки з'єднані малорухомо. Дистальні (кінцеві) ланки цих поясів із часом перетворилися на скелет вільних кінцівок.

Девонські КИСТЕПЕРІ РИБИ відзначалися меншим числом та більшими розмірами кісткових елементів плавців, які стали більш рухомими. Це дозволило використовувати їх для пересування на суходолі. Паралельно з'явилися додаткові органи дихання (примітивні легені). Такі адаптації до сухопутного життя сприяли виживанню цих тварин у нових умовах довкілля. Перші тетраподи – СТЕГОЦЕФАЛИ – вже мали п'ять пальців на кінцівках.

Подальша еволюція кінцівок відбувалася у напрямку зростання рухомості з'єднань кісток, зменшення кількості рядів кісток у зап'ястках (*спочатку до трьох у амфібій, а потім до двох у рептилій і ссавців*) та

числа фаланг, зміни розташування кінцівок. У людини верхні кінцівки закладаються на рівні третього – четвертого шийних хребців, а нижні – на рівні поперекових хребців. Їх іннервація здійснюється відповідними відділами спинного мозку. Паралельно формуються шийне, поперекове та крижове нервові сплетіння.

АНОМАЛІЇ розвитку кінцівок: *полидактилія* (аутосомно-домінантна ознака) – додатковий розвиток закладок пальців; *полифалангія* (аутосомно-домінантна ознака) – звичайно спостерігається у великого пальця, як у амфібій та рептилій; *порушення гетеротонії* пояса верхніх кінцівок (аномальне розташування).

М'язова система

Еволюціонує згідно з розвитком опорної системи. У ХОРДОВИХ вона (за характером розвитку та особливостями іннервації) поділяється на соматичну та вісцеральну. *Соматична мускулатура* утворюється з міотомів і представлена тільки поперечносмугастими м'язами. Відповідні нерви виходять із спинного мозку у складі черевних корінців.

М'язи голови. Нижні кінці міотомів утворюють вирости, що охоплюють тіло, а відповідні закладки стають сегментами мускулатури. На головному кінці вони розпадаються на мезенхіму і стають зачатками окремих м'язів. Наприклад, із другого міотома формується верхній косий м'яз, а з третього – зовнішній прямиий. Задні мітоми голови перетворюються на під'язикову мускулатуру та язик.

Тулуб і кінцівки. У *безчерепних і риб* із міомерів правого та лівого боків тіла утворюються бічні м'язи. Кожен міомер складається з одного соміта міосепти, яка являє собою перетинку із сполучної тканини між міомерами. У *наземних* тварин відбувається відокремлення різних шарів черевних та спинних м'язів, виникають їх складні групи. Значення спинних м'язів зменшується. Зачатки м'язів, що відводять плавці у риб, перетворюються на розгиначі у наземних тварин, а ті, що підводять плавці – на згиначі. Ці м'язи становлять собою первинну мускулатуру кінцівок наземних тварин. Вторинна мускулатура кінцівок, що формується з міотомів грудної клітки, перетворюється на плечовий пояс.

3.5.3. Кровоносна система

Кровоносна система забезпечує інтеграцію організму завдяки реалізації транспортної функції. Перетворення незамкненої кровоносної сис-

теми багатьох безхребетних на замкнену хордових суттєво прискорило всі процеси метаболізму. Це, у свою чергу, спричинило оптимізацію різноманітних потоків речовини, енергії та інформації. Виникла майже досконала система життєзабезпечення основних підсистем організму.

– БЕЗЧЕРЕПНІ (ланцетник): основні артеріальні судини представлені червеною аортою (несе венозну кров від заднього кінця тіла до переднього) та спинною аортою (реалізує зворотний напрямок течії збагаченої киснем крові). На основі цих судин виникло єдине коло кровообігу. *Червона аорта* розгалужується на зяброві артерії (150 пар), які приносять кров до зябер. Зяброві артерії, які виносять кров від зябер, об'єднуються у корені спинної аорти, а потім – у спинну аорту і спрямовуються до голови. *Спинна аорта* розпадається на численні артерії, які переходять у парні передні та задні кардинальні вени і через кюв'єрову протоку впадають у червону аорту. Протягом подальшої еволюції червона аорта перетворилася на серце, дугу аорти й корінь легеневої артерії, а спинна – на власне аорту; передні кардинальні вени – на яремні вени (відводять венозну кров від голови); права кюв'єрова протока – на верхню порожнисту вену, а ліва – на коронарний синус серця.

– РИБИ порівняно з ланцетником відзначаються дещо більшою інтенсивністю метаболізму й такими еволюційними перетвореннями: *олігомеризація* (число зябрових дуг зменшується до чотирьох пар), *диференціація* (зяброві судини галузяться на капіляри) та *інтенсифікація скоротливої функції* аорти – утворюється двокамерне серце.

– АМФІБІЇ вирішили одну з проблем комплексної адаптації до життя на суші за рахунок формування двох кіл кровообігу. Відбулося часткове розділення артеріальної та венозної крові, виникло трикамерне серце. Із правої частини шлуночка виходить одна судина – артеріальний конус, який галузиться на три пари судин – шкірно-легеневі, дуги аорти та сонні артерії. У праве передсердя впадають вени великого кола кровообігу з венозною кров'ю, а в ліве – вени малого кола кровообігу з артеріальною кров'ю. Одночасно скорочуються обидва передсердя і кров надходить у шлуночок із численними м'язовими перетинками. Завдяки цьому кров не змішується повністю. Із правої частини шлуночка венозна кров надходить в артеріальний конус і спрямовується до шкірно-легеневої артерії. Із середньої частини шлуночка змішана кров надходить у дуги аорти, а з лівої – артеріальна кров спрямовується до сонних артерій.

– У РЕПТИЛІЙ прогресивні еволюційні зміни у системі кровообігу пов'язані з виникненням у шлуночку серця неповної перетинки. Від серця відходить уже не одна, а три судини, що утворюються внаслідок розділення артеріального стовбура. З лівої частини шлуночка відходить права дуга аорти (артеріальна кров), із правої – легенева артерія (венозна кров), а із середньої – ліва дуга аорти (змішана кров). Обидві дуги аорти за серцем зростаються в одну спинну аорту, що розносить змішану кров з дещо більшим вмістом кисню по усьому тілу. Сонні та підключичні артерії починаються від правої дуги аорти і постачають кров'ю голову та передні кінцівки. Венозна система плазунів суттєво не відрізняється від тієї, що мають земноводні. Вона представлена задньою порожнистою веною (несе кров від задніх кінцівок), у яку впадає печінкова вена. Передні кардинальні вени (яремні) відводять кров від голови. У кюв'єрові протоки впадають яремні та підключичні (передні порожнисті) вени.

– У ССАВЦІВ відбувається повне розділення венозної та артеріальної крові, а серце стає повністю чотирикамерним. Унаслідок редукції правої дуги аорти (залишається тільки ліва, що відводить кров від лівої частини шлуночка) усі органи, окрім печінки, постачаються артеріальною кров'ю. Венозна система зазнала таких перетворень: виникає безіменна вена, що об'єднує ліву яремну та підключичну вени з правими, внаслідок чого залишається тільки одна передня порожниста вена з правого боку. Ліва кюв'єрова протока стає рудиментарною і збирає венозну кров тільки від міокарда. Задні кардинальні вени також перетворюються на рудимент, представлений непарною та напівнепарною венами.

В онтогенезі людини *реканітулюють* закладки серця та основних кровоносних судин предкових класів тварин.

СЕРЦЕ. Закладається в ембріогенезі на двадцятій добі у вигляді недиференційованої черевної аорти, яка викривляється з утворенням перетинок і клапанів. Послідовно формується двокамерне, трикамерне та чотирикамерне серце. Утворення перетинки між шлуночками відносять до новоутворень унаслідок *девіації*. Важливу роль у розвитку серця відіграють онтогенетичні кореляції. До аномалій розвитку серця належать: двокамерне серце – аномалія, не сумісна з життям; дефекти перетинки між передсердями – утворюється трикамерне серце із спільним шлуночком; шийна ектопія серця – аномалія, несумісна з життям, та інші аномалії серця та судин.

СУДИНИ. В онтогенезі більшості хребетних закладаються шість пар зябрових дуг. Дві перші пари редукуються. У риб залишається чотири пари зябрових артерій. У наземних тварин третя пара перетворюється на сонні артерії, четверта – на дуги аорти (велике коло кровообігу), п'ята редукується, тому що функціонально дублює четверту, а шоста пара стає легеневою артерією. В онтогенезі людини усі шість пар ніколи не рекапітулюють одночасно.

АТАВІЗМИ: обидві дуги аорти зростаються зі стравоходом, що спричинює порушення ковтання та задишку; редукція обох дуг аорти; отвір в артеріальній (боталовій) протоці, що зумовлює викид крові із великого кола кровообігу у мале; отвір у первинному ембріональному стовбурі, через що від серця відходить лише одна судина, що призводить до смерті; транспозиція судин – аорта відходить від правої частини шлуночка, а легенева артерія – від лівої; отвори в обох порожнистих венах тощо.

3.5.4. Травна система

Основна частина травного каналу всіх багатоклітинних організмів розвивається з ентодерми. Вона розвивалась у **БЕЗХРЕБЕТНИХ** у напрямку диференціації окремих відділів, що виконували специфічні функції. Разом вони створювали єдину ієрархічно організовану систему, що могла тривалий час підтримувати свій гомеостаз.

Особливістю **ХОРДОВИХ** є наявність філогенетичного, ембріонального та функціонального зв'язку травної і дихальної систем. У філогенезі цей зв'язок установлювався завдяки топографічним і динамічним координаціям, а в онтогенезі його підтримують морфологічні та ергонічні кореляції. В ембріогенезі травна система закладається у вигляді прямої трубки, що поділяється на три частини: передня починається ротовим отвором і закінчується переходом у глотку, її слизова оболонка утворюється з ектодерми. Середня частина травної трубки закінчується в місці контакту власної ентодермальної слизової оболонки з ентодермальною оболонкою задньої кишки.

РОТОВА ПОРОЖНИНА протягом еволюції підлягала суттєвим видозмінам у різних таксономічних груп тварин. Зокрема, *безчерепні* мають ротову порожнину, що частково вистелена миготливим епітелієм і оточена передротовою лійкою із щупальцями; *хребетні* відзначаються появою губ, які тільки з часом стають рухливими у сумчастих та плацентарних тварин. Це пов'язано з необхідністю годувати дитинчат молоком. Скле-

піння ротової порожнини *риб* та *амфібії* утворюється основою черепа, яка формує тверде піднебіння. *рептилії* мають збільшений об'єм ротової порожнини, а на верхньощелепних та піднебінних кістках виникають горизонтальні складки, що поділяють її на верхньодихальний відділ та вторинну ротову порожнину. У *ссавців* горизонтальні складки зростаються, утворюючи суцільне вторинне тверде піднебіння, яке відокремлює ротову порожнину від носової. В онтогенезі (8-й тиждень) може відбуватися незрощення цих складок. Це спричинює прояв такого атавізму як "вовча паща".

ЗУБИ хребетних походять від плакоїдної луски. У *риб* вони розташовані у багато рядів, навіть на язика. *Амфібії* мають зуби не тільки на альвеолярній дузі, а й на інших кістках. У *рептилій* зуби вже розташовані в один ряд. У *риб*, *амфібії* та *рептилій* диференціації зубів іще немає (*гомодонтна* зубна система). Крім того, зуби цих тварин можуть *багаторазово* змінюватись. У *ссавців* зуби диференційовані, а зубна система *гетеродонтна*. Число зубів у філогенезі зменшується й у вищих приматів становить 32. Зуби цих тварин мають дві генерації (молочні та постійні). АНОМАЛІЇ зубної системи людини: гомодонтія, зайві зуби, зуби мудрості (*рудимент*).

ЯЗИК у *риб* представлений складкою слизової оболонки без м'язів, які з'являються тільки у наземних тварин. У *рептилій* та *ссавців* язик утворюється з трьох зачатків (1 парний і 2 непарні), які формують тіло язика. До АНОМАЛІЇ розвитку можна віднести роздвоєний язик, як у плазунів (утворюється через незрощення парних зачатків).

СЛИННІ ЗАЛОЗИ відсутні у *риб*, у *амфібії* вони виділяють тільки слиз, у *рептилій* вже можуть продукувати деякі травні ферменти та отруту, для *ссавців* характерні численні малі слинні залози. Деякі з них (зубні, защічні, піднебінні, язикові) гомологічні *рептильним*. Такі крупні залози як під'язикова та підщелепна походять від під'язикової залози *рептилій*, а привушна характерна тільки для *ссавців*.

ГЛОТКА виконує функції дихання та травлення. У *ланцетника* вона має понад 150 пар зябрових щілин. У *риб* є п'ять – сім зябрових мішків (вирости) із шкіри назовні, що утворюють зяброві кишени. В місці їх з'єднання ектодерма шкіри та глотки проривається, формуючи зяброві щілини. В *амфібії* личинки мають чотири пари зябрових щілин. В індивідуальному розвитку *рептилій* вони зберігаються тільки в ембріогенезі, а потім заростають. У *ссавців* починається закладка зябрових мішків та

кишень, але вони не прориваються і справжніх щілин немає. Перша зяброва щілина, починаючи з амфібій, перетворюється на євстахієву трубу та зовнішній слуховий прохід. АНОМАЛІЇ розвитку глотки у людини пов'язані з тим, що зяброві щілини в онтогенезі прориваються й зберігаються протягом постнатального розвитку, маючи вигляд латеральних свищів або кісти шиї. На їх основі може відбуватися малігнізація з наступним злоякісним перетворенням відповідних аномальних клітин.

СЕРЕДНЯ та ЗАДНЯ КИШКИ. Середня частина травної трубки у філогенезі зазнала таких перетворень: зросла її довжина, диференціювалися відділи, сформувалися великі травні залози, збільшилася всисна поверхня за рахунок складок, ворсинок, крипт.

– ЛАНЦЕТНИК – у середній частині відокремився печінковий виріст;

– РИБИ – виділяються глотка, стравохід, шлунок, тонкий і товстий кишечник, печінка та підшлункова залоза;

– АМФІБІЇ – товстий кишечник відкривається в клоаку;

– РЕПТИЛІЇ – розвивається сліпа кишка внаслідок розширення раціону й включення до нього продуктів рослинного походження, що, у свою чергу, потребувало наявності симбіотичної мікрофлори.

– ССАВЦІ відзначаються подальшою диференціацією середньої кишки й збільшенням її сліпого виросту. *Задня* частина кишечника плацентарних представлена прямою кишкою, що закінчується анусом. АНОМАЛІЇ розвитку середньої та задньої кишок можуть бути представлені гіпоплазією всієї травної системи, персистуванням клоаки (сечостатевої шляхи та пряма кишка не розділяються на восьмому тижні, а залишаються разом), гетеротопія тканин підшлункової залози у стінці тонкого кишечника або шлунка через порушення клітинної міграції (відбувається малігнізація слизової тканини).

3.5.5. Дихальна система

У хребетних дихальна система у вигляді зябер вперше з'являється у РИБ і становить собою складки слизової оболонки глотки, що лежать на зябрових дугах. Тут проходить зяброва артерія, яка несе венозну кров.

– КИСТЕПЕРІ – опуклість вентральної стінки глотки спричинює утворення плавального міхура, що виконує гідростатичну функцію. Зв'язок із глоткою при цьому не втрачається і на цій основі формуються легені.

– АМФБІЇ – личинки мають зябра, яка в дорослих особин замінюються на легені. Відсутність грудної клітки спричинює специфічну організацію процесу дихання: повітря заходить до легенів завдяки ковтальним рухам за участі підборідно-під'язикового м'яза. Матеріал зябрових дуг, які розташовуються за під'язиковою дугою, перетворюється на хрящі гортані, яка вперше з'являється у земноводних.

– ПЛАЗУНИ – верхні дихальні шляхи складаються з гортані, трахеї та бронхів, які не повністю відокремлюються від ротової порожнини. Формується носова порожнина. Вперше з'являється діафрагма, але без м'язових елементів. Вона виконує пасивну роль і не повністю відокремлює грудну та черевну порожнини. Дихання здійснюється за рахунок скорочення міжреберних м'язів.

– ССАВЦІ – дихальна система вистилається миготливим епітелієм і повністю відокремлюється від травної системи (сходяться тільки в глотці). Бронхи розгалужуються. Основний м'яз, що змінює об'єм грудної клітки, – діафрагма.

АНОМАЛІЇ розвитку дихальної системи: езофаготрахеальні свищі (зберігається єдність дихальної і травної систем), дизонтогенетичні бронхолегеневі кісти (порожнини, що спричинюють порушення альвеолярної диференціації легеневої тканини), кістозна гіпоплазія легень (недорозвиток), гіпоплазія діафрагми (невеликі дефекти її купола), повна аплазія, що несумісно з життям.

3.5.6. Статевовидільна система

Видільна та статева системи відзначаються єдністю ембріонального розвитку первинним функціональним зв'язком із целомом. В ембріогенезі для цих систем в області ніжки соміта в контакт із вторинною порожниною тіла утворюється спільна закладка – нефрогонотом. Статеві залози розташовані в целомі. Сюди ж спрямовуються продукти дисиміляції, що виводяться через спільний канал, який починається лійкою у целомі і закінчується видільною порою на покривах тіла.

Видільна система

Видільна система, виконуючи функцію видалення з організму продуктів обміну, започатковується мезодермою. Еволюційні перетворення цієї системи відображають перехід від мало диференційованих протонефридів плоских червів до складної будови вторинних нирок рептилій,

птахів і ссавців. Відповідні оптимізаційні процеси потребували багаторазових переходів через численні біфуркаційні точки. Це сприяло формуванню все досконаліших способів підтримки гомеостазу за рахунок виділення відкритою системою назовні залишків своєї життєдіяльності. Внаслідок серії послідовних перетворень утворилися *НИРКИ*. Вони являють собою парний орган, елементарною структурною одиницею якого є нефрон. Протягом еволюції формувалися спочатку передниркові структури (протонефрос), розташовані в області голови, а потім відповідно первинні (тулубові, мезонефрос, вольфові тіло) та вторинні (тазові, метанефрос) нирки.

– **ПРОТОНЕФРОС** має сегментарну будову і характерний для личинок риб та земноводних. Він складається з 2 – 12 нефронів у вигляді лійок, що відкриваються в порожнину тіла. Кровоносні судини поблизу нефронів утворюють клубочки. Від лійок відходить прямий видільний пронефричний канал, який впадає у клоаку. Протонефрос мають дорослі особини тільки деяких круглоротих, у інших хребетних вона являє собою зародковий орган.

– **ПЕРВИННІ НИРКИ** зберігають ознаки метамерної будови й характерні для дорослих риб та амфібій. Вони розташовуються у тулубних сегментах тіла і складаються з декількох сотень нефронів, що утворюються за рахунок пупкування з подальшою диференціацією. Взаємодія нефронів із кровоносною системою здійснюється за допомогою капсул ниркових клубочків. Війчасті лійки нефронів можуть зберігати зв'язок із целомом, а можуть і втрачати його. Канальці, що відходять від лійок, спрямовуються в головний бік до протонефроса й відкриваються у його протоки, створюючи новий мезонефричний канал. Він збільшується й згодом розщеплюється на два: мезонефральний (вольфів) і парамезонефральний (мюллерів). У них відбувається зворотне всмоктування деяких речовин у кров. При такій будові нирок втрачається багато води, тому вони характерні саме для водних організмів. У сухопутних організмів первинні нирки зберігаються тільки в ембріогенезі.

– **ВТОРИННІ НИРКИ** закладаються в тазовій області позаду тулубової і складаються із сотень тисяч нефронів. Вони не мають лійок і повністю втрачають зв'язок із целомом. У ссавців каналець утворює петлю Генле. Тут відбувається зворотне всмоктування, що зумовлює збільшення концентрації сечі та зменшення її кількості. Вторинні нирки розташовуються в тазовій області у плазунів і в поперековій у ссавців.

Чіткої різниці будови різних з еволюційної точки зору типів нирок немає, редукція лійки та вдосконалення каналця відбувається поступово.

В онтогенезі людини рекапітулюють усі різновиди нирок, а до АНОМАЛІЙ їх розвитку належать: сегментована вторинна нирка з одним або кількома сечоводами, тазове положення нирок (не переміщуються на 2–4 місяці вагітності), подвоєння вторинної нирки.

Репродуктивна система

Органи розмноження всіх тварин утворюються з мезодерми. Але первинна диференціація клітин на статеві та соматичні відбувається раніше за відокремлення третього зародкового листка. Це свідчить, що протягом філогенезу становлення репродуктивної сфери певною мірою передувало складній системі розвитку різних тканин із відповідних зародкових листків.

Нижчі БЕЗХРЕБЕТНІ, такі як губки та кишковопорожнинні, не мають сформованих статевих органів і сперматозоїди та яйцеклітини дозрівають серед клітин ектодерми чи ентодерми, виходячи назовні через розриви стінок тіла. Подальший системний розвиток відповідних процесів зумовив перехід від зовнішнього до внутрішнього запліднення і формування не тільки різних статей, а й необхідних органів, які виявилися тісно пов'язаними з видільною системою.

СТАТЕВІ ЗАЛОЗИ ссавців розвиваються спереду від закладки нирок й утворюються у вигляді парних складок нефрогонотома в області ніжки соміта, вдаються в порожнину тіла й опиняються підвішеними на брижі. Первинні статеві клітини відокремлюються на стадії гастрული: спочатку в ектодермі головного кінця тіла, потім вони потрапляють до ентодерми й активно переміщуються у статеві складки. Виникає гонада, котра може з часом перетворитися на сім'яник або яєчник. Напрямок розвитку визначається генетичними та епігенетичними факторами диференціації статі.

СТАТЕВІ ПРОТОКИ перетворюються таким чином: протонейфричний канал, що розділився на мюллерів та вольфів канали, починає видозмінюватися різними шляхами. А саме, мюллерів канал зростається переднім кінцем з одним із нефронів переднирки й утворює яйцепровід, передній кінець якого сполучається з лієюю і відкривається до целома, а задній відкривається в клоаку. Вольфів канал залишається зв'язаним із нефронами первинної нирки. У чоловіків він перетворюється на канал для сім'явиверження, а мюллерів канал редукується. У жінок, навпаки,

редукується вольфів канал, а мюллерів перетворюється на яйцепровід, матку та піхву. Мюллерів канал у сумчастих парній, тобто складається із двох яйцепроводів, двох маток і двох піхв. Протягом філогенезу ці парні утвори зростаються й залишається одна піхва та одна матка. Вона може бути подвійною (гризуни), двороздільною (хижаки), дворогою (комахоїдні, кити), простою (примати, людина).

АНОМАЛІЇ розвитку статевої системи людини: первинний гермафродитизм (сполучення елементів сім'яника та яєчника у однієї людини); крипторхізм (неопущення сім'яників у мошонку) тощо.

3.5.7. Ендокринна система

Гормональна регуляція численних процесів організму одна з найдавніших. Вона забезпечує узгодженість функціонування всіх інших систем органів і сприяє досить гнучкій підтримці гомеостазу системи в змінних умовах середовища. Реалізація регуляторних впливів здійснюється за допомогою гормонів, які продукуються залозами внутрішньої секреції. Внутрішні органи мають відповідні клітини-мішені та рецептори до тих чи інших ГОРМОНІВ. Вони можуть бути представлені білками (інсулін, нейрогормони), стероїдами (статеві) або продуктами метаболізму амінокислот (тироксин, адреналін). Спільною для них є здатність специфічно змінювати клітинний метаболізм завдяки контакту із цитоплазматичною мембраною. Припускають, що давні одноклітинні організми використовували певні біологічно активні речовини для здійснення міжклітинних контактів. Успішність подібної стратегії з часом призвела до того, що ці речовини набули функції гормонів і почали відігравати регуляторну роль у багатоклітинному організмі. Доречність цього міркування підтверджується встановленням подібності багатьох речовин, які належать до біологічно активних у різних великих таксонах. Зокрема, аналоги інсуліну є в бактерій, грибів і найпростіших; білок релаксин зустрічається у кишковопорожнинних, черв'як, ссавців; соматостатин мають найпростіші та хребетні, а лізоцим – фаги, рослини, комахи й хребетні; гемоглобін – дріжджі, комахи й у модифікованому вигляді – навіть бульбочкові бактерії; міоглобін є в інфузорії-туфельки тощо.

Така універсальність добре пояснюється з позицій самоорганізації складних систем: будь-яка структурована система дуже економно реалізує свої можливості. Вони мають обов'язково зменшувати, а не збільшувати ентропію. Завдяки цьому всі оптимальні варіанти, що сприяють збе-

реженню гомеостазу, будуть запам'ятовуватися розгалуженою мережею зворотних зв'язків і відтворюватися при кожній зручній нагоді. Потоки речовини, енергії та інформації переплітаються в дуже винахідливий спосіб регуляції функціонування навіть найскладніших систем.

Різноманітність можливих варіантів просто вражає. Вона ще більше зростає завдяки тому, що одні й ті самі біологічно активні речовини можуть здійснювати різні регульовальні впливи у різних груп організмів. Наприклад, у вищих рослин та найпростіших адреналін і норадреналін регулюють поділ клітин та рухи війок. В ембріогенезі гормони регулюють клітинний цикл. Тільки у тришарових тварин з'являється дистантна регуляція, яка формується на стадії первинного органогенезу.

У різних тварин одні й ті самі гормони можуть виконувати різні функції. Так, пролактин (гормон гіпофіза) контролює у риб процес виділення слизу для живлення мальків, у амфібій – утворення оболонки ікринок у яйцепроводах, у птахів – елементи шлюбної поведінки та виділення "волового молока", у ссавців – секрецію молока. Але в усіх випадках цей гормон має відношення до успішності розмноження.

Функції інших гормонів можуть не змінюватися протягом усього філогенезу, наприклад, адреналін регулює енергетичний обмін у представників дуже різних таксономічних груп, але якщо у найпростіших він тільки забезпечує перехід до мітозу, то у вищих тварин до цієї функції додається чимало інших і вона з основної стає другорядною.

ЗАЛОЗИ внутрішньої секреції мають різне походження. Так, з епітеліальної тканини глотки утворюються *щитовидні* та *паращитовидні* залози, із виросту мозку – *епіфіз*, складне походження мають *гіпофіз*, *надниркові* та *підшлункові залози*.

У БЕЗЧЕРЕПНИХ ендокринна система представлена окремими клітинами або клітинними комплексами й може здійснювати лише досить прості регуляторні впливи.

У ХРЕБЕТНИХ формується складна гіпоталамо-гіпофізарна система, яка підпорядковує собі всі залози внутрішньої секреції й забезпечує більшість адекватних реакцій на зміни внутрішнього та зовнішнього середовища.

ГІПОТАЛАМУС утворюється з інфундибулярного виросту ланцетника і складається із нейросекреторних клітин, що містяться на вентральному боці переднього кінця нервової трубки. Починаючи з риб, гіпоталамус диференціюється на ядра, що зберігають зв'язок із головним мозком

та гіпофізом. Гіпоталамус виділяє пептидні та моноамінові гормони. До пептидних гормонів належать окситоцин (діє на мускулатуру яйцепроводів та матки) і вазопресин (регулює артеріальний тиск), а до моноамінових – норадреналін, ДОФАмін і серотонін, які регулюють діяльність передньої частки гіпофізу. Гіпоталамус з'єднується з гіпофізом через спеціальний виріст – ліжку.

У складі *ГПОФІЗА* вирізняють три частки: передню (аденогіпофіз), середню (проміжний) та задню (нейрогіпофіз). Аденогіпофіз утворюється з випинань ектодермального епітелію склепіння ротової порожнини (кишеня Ратке), які ростуть у бік проміжного мозку. *Нейрогіпофіз* формується із задньої стінки ліжки, а його клітини за походженням відносять до гліальних.

У дорослих *хрящових риб* зберігається зв'язок передньої частки гіпофіза з епітелієм ротової порожнини, відокремлюється й середня частка. Вони продукують гонадотропні гормони. У *кісткових риб* та *личинок амфібій* є тільки передня (продукує гонадотропні гормони) та середня (продукує пролактин) частки гіпофіза, але дорослі земноводні відзначаються наявністю ще й задньої частки, котра бере участь у регуляції водного обміну. У *плазунів* і *ссавців* гіпофіз досягає найбільшого розвитку, а його складові частини виконують такі функції: задня стимулює водний обмін, середня виділяє пролактин, а передня продукує соматотропний гормон та гормони, що регулюють діяльність інших ендокринних залоз. Активация гіпофіза стимулює діяльність гіпоталамуса.

АТАВІЗМИ, пов'язані з гіпофізом, у людини можуть бути представлені такими аномаліями: ектотопія аденогіпофіза (порушення переміщення клітин під час закладки гіпофіза); кіста кишені Ратке (зберігається порожнина між передньою та проміжною частками) тощо.

ЩИТОВИДНА ЗАЛОЗА продукує гормон тироксин, який регулює енергетичний обмін. У *ланцетника* вона представлена окремими клітинами у жолобку на вентральній стінці глотки. Вперше як самостійна структура щитовидна залоза з'являється у *риб*. Її зачаток утворюється між першою та другою зябровими щілинами, а потім занурюється під слизову оболонку. В *амфібій* це відбувається в області під'язикової кістки, а у *плазунів* та *ссавців* – у шийній області.

У людини можуть рекапітулювати такі предкові стани: гетеротопія (міграція клітин у вигляді порожнистого тяжа з формуванням щитозикової протоки, рудиментом якої є сліпий отвір на кінчику язика); персисту-

вання під'язикової протоки в постнатальному періоді розвитку (накопичується рідина й утворюються кісти шиї в будь-якому місці від кореня язика до верхньої межі щитовидного хряща); серединні свищі шиї, що можуть утворюватися через прорив кісти; ектотопія щитовидної залози внаслідок порушення клітинної міграції в онтогенезі тощо.

ПАРАЩИТОВИДНА ЗАЛОЗА як самостійна структура з'являється лише у наземних тварин. Вона утворюється з епітелію глотки й виділяє гормон паратиреоїдин, який збільшує вміст кальцію у крові та зменшує цього вміст у кістках. Ультибронхіальні тільця парашитовидної залози виділяють гормон кальцитонін, що діє як антагоніст паратиреоїдину. У ссавців такі тільця мігрують між клітинами щитовидної залози і зберігаються під назвою парафолікулярних клітин.

НАДНИРКОВІ ЗАЛОЗИ мають подвійне походження. У *риб* та *амфібій* тканини, що відповідають мозковій та корковій речовині, відокремлені одна від одної, а відповідні зачатки формуються із симпатичних нервових вузлів і потовщень епітелію очеревини. У *наземних хребетних* мозкова та коркова речовини об'єднуються, але зберігають специфічні функції: мозкова виділяє адреналін, який регулює кровообіг та енергетичний обмін, а коркова – стероїди, що контролюють мінеральний та вуглеводний обміни, забезпечуючи нормальне функціонування нирок.

Таким чином, ендокринна система за допомогою гормонів здійснює надзвичайно складну регуляцію всіх процесів у багатоклітинних організмах, але її можливості вичерпуються на рівні метаболічних реакцій, а швидкість відповідних процесів у численних ситуаціях не відповідає вимогам довкілля. Ця екологічна проблема була радикально вирішена з появою нервової системи, розвиток якої став пріоритетним напрямом розвитку всіх вищих тварин.

Розділ 4 | ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ ТА ПСИХІКИ

Виживання будь-яких тварин у жорстких умовах довкілля суттєво залежить від адекватності та швидкості реагування на зміни в оточенні, котрі можуть бути як сприятливими, так і загрозливими. Узгодженість відповідних процесів забезпечується регуляторними системами, а ступінь їх досконалості забезпечує різні варіанти збереження гомеостазу і можливість залишення нащадків. На кожному етапі еволюції формувалися власні способи керування загальною життєздатністю, але всі вони були обмежені рівнем організації відповідних організмів і могли здійснювати лише локальну регуляцію. Зростання складності живих систем вимагало формування все досконалішої регуляції не тільки внутрішніх процесів, а й контактів із факторами зовнішнього середовища. Ця проблема була вирішена в черговій біфуркаційній точці – виникла нервова система. Її найпростіші варіанти слугували атрактором, що мав локальний характер (тільки одна з багатьох систем органів) і спричинював подальші, все більш ефективні перетворення відповідних структур і функцій. На рівні організму складалася принципово нова регуляторна формація з високою пластичністю відповідних зворотних реакцій, яка відповідала системним перетворенням екосистем.

4.1. Основні напрями еволюції нервової системи

Живій речовині властива здатність сприймати зміни навколишнього середовища і відповідати на них пристосувальними реакціями. У тварин і людей вона реалізується завдяки нервовій системі.

Найпростіший тип нервової системи (НС) характерний для КИШКОВОПОРОЖНИННИХ і називається *дифузним або сітчастим*. Проведення збудження здійснюється від місця подразнення в усіх напрямках. Така НС забезпечує лише прості безумовні рефлексії. Нейрони розсіяні по тілу тварини, але є і незначні ознаки централізації. Про це

свідчить, наприклад, певна концентрація нервових елементів в області підшви та орального полюса поліпів.

Подальше ускладнення НС пов'язане з розвитком органів руху та відособленням нейронів. Вони занурюються в тіло особини з утворенням скупчень. Формується *дифузно-вузлувата НС* вільно існуючих кишковопорожнинних (медузи). На поверхні тіла формуються специфічні рецептори, здатні вибірково реагувати на механічні, хімічні та світлові подразники. Збільшується кількість нейронів, їх різноманітність, розвиваються синапси, двополюсні нейрони і нейроглія. *Проведення збудження стає спрямованим.*

Прогресивна еволюція НС пов'язана з подальшою централізацією нервових елементів і формуванням *вузлового типу НС*. В організмів із двобічною симетрією тіла нейрони скупчуються на передньому кінці тіла. У ПЛОСКИХ ЧЕРВІВ утворюються парні головні вузли, від яких відходять нервові волокна та парні нервові стовбури, що спрямовуються вздовж тіла. З'являються *інтернейрони*, за допомогою яких ускладнюються взаємодії між нервовими елементами. У КРУГЛИХ ЧЕРВІВ головні вузли із черевного та спинного боків зливаються, утворюючи біля глотки кільце. У КІЛЬЧАКІВ формується черевний нервовий ланцюжок. У ЧЛЕНИСТОНОГИХ усе більшого значення набуває розвиток переднього мозку, який вже складається з трьох відділів.

Виникнення хордових пов'язане з формуванням *прозенцефального типу* головного мозку (ГМ), характерного для БЕЗЧЕРЕПНИХ (ланцетник). Такий мозок відзначається поєднанням функцій центра та периферії, тобто відсутністю єдиного осередку інтеграції. Рефлекторні функції характеризуються генералізацією та примітивною локалізацією у сфері внутрішніх органів. Симпатична НС має дифузну будову.

Сумісна еволюція ГМ і органів чуттів зумовила виникнення динамічних координацій між нюховими рецепторами і переднім мозком, зоровими рецепторами і середнім мозком, слуховими рецепторами і заднім мозком. Як відбиток цих філогенетичних процесів в ембріогенезі вищих хребетних також спочатку утворюються три мозкові пухирі, які відповідають передньому, середньому і задньому мозку. Такий тип будови ГМ характерний для КРУГЛОРОТИХ і належить до *габенулярно-гіпоталамічного*. У міног ГМ займає не всю черепну коробку, а всі відділи розташовані в одній площині. *Передній* складається, головним чином, із нюхових цибулин і часток. *Задній мозок* поділяється на *довгас-*

тий мозок і мозочок. Середній мозок містить вищі зорові центри і є регулятором зовнішніх і внутрішніх реакцій організму на впливи довкілля. Відповідні центри зосереджені у передній частині ретикулярної формації середнього мозку та у підбугорній області – гіпоталамусі.

РИБИ, які виникли у силурійському періоді палеозойської ери (400 – 500 млн. років тому), мають подібний план будови ГМ. Розміри ГМ риб перевищують аналогічний показник у круглоротих у 10 – 40 разів. Спалах формотворення, пов'язаний із широким засвоєнням середовища існування, спричинив різні напрями еволюції їх ГМ:

– КИСТЕПЕРІ РИБИ відзначаються рівномірним розвитком усіх відділів, які зберігають ознаки примітивності, мають вигляд опуклостей і характеризуються малими розмірами (0,007 % від маси тіла);

– ХРЯЦОВІ ТА КІСТКОВІ РИБИ мають розвинені середній та задній мозок, диференційований мозочок і відносно мало розвинений передній мозок;

– ДВОДИШНІ РИБИ характеризуються значним розвитком переднього мозку, появою самостійних першого та другого шлуночків і незначним розвитком інших відділів ГМ. Цей тип будови за цитоархітектонікою та гістологією близький для хвостатих амфібій.

ГМ риб відзначається подальшою диференціацією і складається вже з п'яти чітко відокремлених відділів. Зверху переднього мозку йде поздовжня борозна, яка нібито поділяє його на дві півкулі. Але внутрішньої відповідності такому поділу ще немає. Нюхові частки добре розвинені і весь *передній мозок* фактично є нюховим. Масивний *проміжний мозок* має добре розвинені зорові бугри, на його спинному боці розташований епіфіз, а на черевному – гіпофіз. Утворюється хіазма, тобто перехрест зорових нервів. *Середній мозок* поділений на дві частки, в яких закінчуються провідні тракти зорового аналізатора. Із середнім мозком пов'язане виникнення у риб *давньої кори* (палеокортекс = палеопаліум). Формуються досить розгалужені зв'язки середнього мозку з мозочком, довгастим і проміжним мозком. *Мозочок* великий і частково вкриває середній та довгастий мозок. Він підтримує рівновагу, здійснює загальну координацію рухів. Тут закінчуються нервові шляхи від рецепторів бічної лінії. У *довгастому мозку* містяться центри регуляції рецепторної діяльності СМ і вегетативної НС. *Периферична НС* містить 10 пар черепно-мозкових нервів.

У поведінці риб переважають безумовно рефлексорні дії, які набувають форми складних інстинктів. Кісткові риби здатні виробляти умовні рефлекси на колір та розмір предметів, на звуки та інші подразники. Це пов'язано з функціями довгастого і середнього мозку, а також із смугастими тілами переднього мозку.

Перехід до наземного існування (від анамній до амніот) пов'язаний із розширенням екологічних умов. Для їх ефективного засвоєння потребувалася більш складна рецепція і досконаліші способи переробки інформації. Це спричинило перерозподіл ролі різних відділів НС. Відповідні процеси відбувалися за допомогою різних ароморфозів та ідіоадаптацій.

До ароморфозів ГМ можна віднести такі:

- зміни загальної морфології, просторових та внутрішньоструктурних взаємовідносин між його частинами, які виникали внаслідок формування нових видів рецепції;
- переміщення нервових центрів нових видів рецепції у вищі відділи мозку.

Ідіоадаптації ГМ пов'язані з конкретними умовами існування видів. До них належать такі:

- зміни макро- і мікрморфології ГМ на фоні збереження незмінного типу його будови;
- зміни функціонального значення і темпів розвитку окремих дистанційних рецепторів;
- відмінності в пошуках і схоплюванні їжі;
- специфічність моторики та її інтенсивність.

Унаслідок подібних еволюційних перетворень починають формуватися різні типи ГМ наземних хребетних.

В АМФІБІЙ (*архіпаліально-таламічний тип будови ГМ*), пристосованих до напівводного існування, не відмічається суттєвих змін розмірів ГМ, але збільшується *середній мозок*, у складі якого добре відрізняються два бугри. *Передній мозок* диференціюється на *проміжний* і дві півкулі кінцевого мозку, кожна з яких має самостійну порожнину – шлуночок. *Передній мозок* залишається головним чином нюховим, але вже починає виконувати функції сенсомоторної координації. Формується зародок *старої кори* (архікортекс = архіпаліум = первинне мозкове склепіння). Від ГМ амфібій, як і в риб, відходить 10 пар черепно-мозкових нервів. Це свідчить про відсутність суттєвих змін у системі

зв'язків між ГМ і периферією, оскільки земноводні значну частину часу проводять у воді, з якою пов'язане і їх розмноження.

Основою *поведінки* амфібій є відносно прості системи безумовних рефлексів, які регулюються комплексно у вигляді інстинктів. Умовні рефлексивні виробляються повільно і швидко згасають.

Засвоєння суходолу як єдиного середовища існування зумовило формування *стріаторного типу будови ГМ*, який розвивався у двох різних напрямках:

- розвиток глибоких відділів переднього мозку (базальні ядра) і мозочка, що властиво для плазунів і птахів;
- розвиток кори переднього мозку та диференціація заднього мозку на вароліїв міст і мозочок, що характерно для ссавців. Поступово сформувалася вища форма теленцефалізації – *кортикалізація* ГМ, пов'язана з виникненням нової кори.

У ПЛАЗУНІВ головним аналізатором залишається *нюховий*, але він уже функціонує сумісно з *алокортексом* (давня + стара + проміжна кора). Алокортекс займає майже всі півкулі і має відношення до регуляції:

- станів сну та неспання;
- рухової активності;
- обміну речовин, а в патології – до судомних нападів епілепсії;
- мнестичної функції (пам'ять при використанні минулого досвіду в актуальній діяльності);
- статевих рефлексів.

Слуховий і зоровий аналізатори відіграють значно меншу роль у виживанні рептилій і тому майже не представлені в півкулях як чітко диференційовані зони кори. У плазунів з'являється *зародок нової кори* (неопаліум = неокортекс).

Перехід до існування винятково на суходолі викликав суттєві зміни НС, особливо цитоархітектоніки великих півкуль. У сучасних рептилій роль основного асоціативного центра відіграють *передній мозок і кора середнього мозку*, які пов'язані між собою через нервові центри проміжного мозку. При цьому первинна функція переднього мозку (обробка нюхової інформації) зберігається, але стає другорядною. Він починає виконувати головним чином функцію сенсомоторної координації. У ньому виникають *екранні структури* (шари кори), що свідчить про суттєве ускладнення нервової діяльності.

Півкулі кінцевого мозку стають найбільшим відділом і вкривають зверху *проміжний мозок*. Покривля проміжного мозку містить *епіфіз* або тім'яний орган, передня частина якого щільна та прозора і подібна до кришталіка ока, а задня келихоподібна, має пігменти та світлочутливі клітини. Цей орган у гатерії (реліктовий плазун) та деяких інших ящірок слугує додатковим фоторецептором. Він здатний сприймати швидке затінення і реєструє сезонні зміни світлового режиму.

Зорова кора *середнього мозку* розвинена більше, ніж в амфібій, і бере участь у формуванні актів складної поведінки. У складі середнього мозку добре вирізняється *чотиригорбкове тіло* (підкіркові центри зорових і слухових орієнтовних рефлексів).

Довгастий мозок зберігає значення центра автоматичної регуляції рухової активності та вегетативних функцій, але перебуває під більшим контролем передніх відділів головного мозку.

Різноманітність умов існування плазунів зумовлює прогресивний розвиток зв'язків ГМ з периферією, що зумовлює формування вже *11 пар черепно-мозкових нервів*. Одночасно посилюється контроль центрів ГМ над рецепторними механізмами СМ і ускладнюється вегетативна НС.

Як наслідок прогресивних змін у будові ГМ, більш складною стає і *поведінка* рептилій, з'являється елементарна розумова діяльність, але навчання ще відіграє незначну роль у житті окремих особин.

Будова мозку сучасних черепах найбільше з усіх рептилій нагадує структуру ГМ викопних рептилій, від яких походять ссавці. Морфологічна організація ГМ крокодилів еволюційно найближча до будови мозку птахів.

У ПТАХІВ найважливішу роль у регуляції функцій організму відіграють механізми, що координують автоматичні рухи у стовбуровій частині мозку та мозочка, а також *зоровий аналізатор*. Основу *півкулі переднього мозку* складають *смугасті тіла* – розростання дна переднього мозку. *Нюхові частки* малі, домінують *середній і проміжний мозок*. *Мозочок* добре розвинений і має складну будову.

Засвоєння принципово нового середовища існування птахами потребує і більш досконалої координації між різними відділами НС, що зумовлює формування вже *12 пар черепно-мозкових нервів*.

Таким чином, якщо у риб і амфібій головним інтеграційним органом був середній мозок, у рептилій – проміжний, то у птахів цю функцію починають виконувати великі базальні ядра переднього мозку.

Прогресивний розвиток ЦНС забезпечував і більш високий, порівняно з плазунами, рівень нервової діяльності. *Поведінка* ускладнюється та вдосконалюється за рахунок індивідуального досвіду (утворення умовних рефлексів). Велику роль починає відігравати наслідувальна поведінка. У птахів спостерігаються екстраполяційні реакції, які можна розглядати як прояв елементарної розумової діяльності. Птахам властиві такі афекти як страх, радість тощо. Цим психічним станам відповідає і певний зовнішній вираз: поза, положення пір'я, адекватні звуки тощо. Не викликає сумніву наявність у птахів довгочасної пам'яті, здатності до асоціацій. Популяційна поведінка також складніша та різноманітніша, ніж у плазунів, і змінюється залежно від пори року.

Якісний стрибок в еволюції НС пов'язаний із формуванням у ССАВЦВ провідної ролі *дистанційних аналізаторів* (слухових, зорових, рухових). Формується ГМ *кортикального типу*. *Смугасті тіла* вже мають невеликі розміри, а центральна регуляція життєво важливих функцій організму переміщується в неокортекс (вторинне мозкове склепіння).

Початкові стадії еволюційного розвитку морфологічної будови великих півкуль у різних рядів ссавців дуже подібні. Усі вони проходять фазу *лісенцефалізації*, тобто мають незначну відмежованість часток мозку та його звивин. Борозни майже повністю відсутні. Однак навіть у лісенцефалів деякі відділи півкуль вже починають випинатися. Ці ланки мають свої епіцентри росту, що виглядають як підвищення, заглиблення та вузькі щілини. Неокортекс у примітивних ссавців містить лише поля первинного коркового аналізу.

Залежно від специфіки ареалів існування різних видів ссавців подальша еволюція ГМ розгорталася в декількох напрямках:

- збереження незначної диференціації;
- повільна, поступова еволюція;
- спеціалізація ГМ.

Останній шлях зумовив можливість швидких змін поведінки, яка стає більш гнучкою. Для забезпечення її ефективності повинен діяти не один аналізатор, а декілька. Крім того, функціонування цих аналізаторів мусить бути взаємно узгодженим. Унаслідок цього кора великих півкуль набуває властивості реагувати навіть на ті фактори середовища, значення яких стане життєво важливим лише у майбутньому. Склада-

ється основа індивідуального досвіду, розвивається пам'ять. Це суттєво збільшує пристосованість за рахунок активних форм поведінки.

Для *нижчих ссавців* (гризуни) характерна слабка диференціація нової кори на окремі поля і зони аналізаторів, але в різних видів цієї групи тварин спостерігається неоднакова будова окремих ділянок кори. Причиною такої еволюційної спеціалізації є адаптація до специфічних умов існування. Наприклад, у ссавців, які ведуть денний спосіб життя, більш розвиненими є рухові та зорові зони, а в нічних – нюхові та слухові. *Особливою складністю відзначається нова кора ссавців, які були змушені змінити спосіб життя і засвоїти нові, незвичні для них умови середовища.* Прикладом можуть слугувати вторинноводні форми. Так, у дельфінів площа неокортексу відносно всієї кори становить 97,8 %. У них редується більша частина нюхового мозку, але значного розвитку набувають тім'яно-скронева і нижньолобна області кори.

Аналогічним чином відбувалося і засвоєння принципово нового для ссавців існування – життя на деревах. У цю екологічну нішу були витиснуті гризунами перші примати. Їх виживання також забезпечувалося пріоритетним розвитком нової кори. Сформувалися поля вторинного коркового аналізу, суттєвої перебудови зазнала вся макроструктура ГМ:

- різко зменшилася площа палеокортексу і нюхового мозку;
- розрісся неокортекс, у якому внаслідок утискування оболонок мозку з'явилися звивини і борозни (значно більша площа нової кори займає майже той самий об'єм);
- циркулярні (дугові) борозни вищих ссавців замінилися радіальними.

Темпи утворення борозен в еволюції ссавців були дуже нерівномірними, їх кількість то зростала, то зменшувалася. В одну й ту ж історичну епоху існували ссавці з дуже різним розвитком мозку навіть серед філогенетично близьких еволюцій

их ліній. Це, безумовно, позначалося і на процесі їх виживання. Найсуттєвіших змін зазнала будова ГМ приматів, усі етапи еволюції яких віднайдені на ендокранах мозку різних викопних груп.

4.2. Еволюція головного мозку

Поява трубчастої НС у первинних безчерепних була пов'язана з викиненням міохордального комплексу. Спочатку суцільний шкірно-м'язовий мішок стінки тіла черв'яків замінився осью мускулатурою

ланцетника. Відповідно до цього іннервація почала здійснюватися за рахунок найближчих ділянок нервових сплетінь покривного епітелію. Середня частина спинного покриву відособилася у вигляді угнутостей і дала початок нервовій трубці спинного стовбура. Так заново виник тубульний відділ ЦНС у перших хордових. У ланцетника він унаслідок пасивного захисту і харчування майже не диференційований і характеризується поєднанням функцій центральних і периферичних відділів.

Таким чином, НС хребетних виникла завдяки модифікаціям чутливих ектодермальних клітин, які відмежувалися від покривної ектодерми.

У головному відділі безчерепних відокремлюються особливі гангліозні клітини, які починають здійснювати регуляторний вплив на всю рефлекторну діяльність організму. На їх основі в ході еволюції формується ГМ усіх інших тварин. Його появу відносять до ароморфозів, тому що внаслідок цього відбулися корінні зміни всього філогенезу хордових.

Довгастий мозок

Диференціація ГМ хребетних у ході еволюції зумовила, перш за все, відокремлення довгастого мозку (*цибулина мозку*). Його передня частина переходить у вароліїв міст, а задня – у спинний мозок (СМ).

КРУГЛОРОТІ відзначаються тим, що в них довгастий мозок займає приблизно половину їх ГМ. Його функції пов'язані з системою сьомої пари черепно-мозкових нервів (ЧМН) і полягають у контролі за положенням тіла у просторі та регуляції діяльності зябрового апарата. *Покрівля* довгастого мозку складається з епітеліальної плівки, що містить велике сплетіння кровоносних судин. *Дно та бічні шлуночки* вже утворені нервовою тканиною. Порожнина довгастого мозку (*ромбоподібна ямка або четвертий шлуночок*) сполучається з водопроводом середнього мозку і спинномозковим каналом.

У ХРЯЦОВИХ РИБ девонського періоду довгастий мозок розміром перевищує всі інші відділи і містить ядра U-X пар ЧМН. У сучасних акул довгастий мозок ще має тонкий дах без нейронів і вміщує заднє судинне сплетіння, за рахунок якого і живиться весь мозок. Під ним розташований великий четвертий шлуночок. Функція довгастого мозку полягає в регуляції рефлекторної діяльності СМ, вегетативної НС, ядер вестибулярного апарату і бічної лінії.

У КІСТКОВИХ РИБ на основі нейронів довгастого мозку формуються центри керування диханням, кровообігом і травленням. Відокремлюються ядра нюхових центрів.

Подальший розвиток довгастого мозку пов'язаний із системою *слухового аналізатора* внаслідок виходу амфібій на сушу і зростанням ролі дистанційних аналізаторів у виживанні. Предки земноводних – СТЕГОЦЕФАЛИ – з'явилися у верхньому девоні і майже відразу розділилися на дві гілки, які дали початок амфібіям і плазунам. Довгастий мозок АМФІБІЙ укритий зверху плівкою, що містить задне судинне сплетіння. Закінчується диференціація відповідних сенсорних ядер і спеціалізація їх рецепторів. Від довгастого мозку земноводних відходять V – VIII пари ЧМН, а його порожниною є четвертий шлуночок.

У РЕПТИЛІЙ, на додаток до цього, подальшого розвитку набувають вестибулярні ядра і *ретикулярна формація*. Довгастий мозок плазунів має різкий вигин у вертикальній площині, який потім зберігається у всіх вищих хребетних. Від довгастого мозку, який стає центром регуляції безумовно-рефлекторних рухів і основних вегетативних функцій, відходять IV-X пари ЧМН, а його діяльність починає здійснюватися під контролем переднього мозку.

Для довгастого мозку ПТАХІВ характерним є зростання зв'язків його ретикулярної формації і вестибулярної системи із СМ, а також *наявність* важливих *акустичних центрів*. Від нього відходять V – VII пари ЧМН.

У ССАВЦІВ довгастий мозок збільшується в об'ємі завдяки розвитку ретикулярної формації і довгих нервових шляхів. Він є продовженням СМ і зберігає характерну для нього форму. Порожниною довгастого мозку залишається четвертий шлуночок.

Мозочок

У КРУГЛОРОТИХ мозочок слабо розвинений і розташовується за середнім мозком у вигляді невеликого валика. Він обмежує спереду та зверху ромбоподібну ямку – порожнину довгастого мозку. У РИБ мозочок має овальну форму, укриває значну поверхню зорових часток середнього мозку і передню частину довгастого мозку. Він виконує функції координації рівноваги і м'язового тону, контролює рецепцію бічної лінії.

Мозочок АМФІБІЙ розташовується у вигляді невеликого валика на передньому краю четвертого шлуночка. Він розвинений гірше, ніж у риб, через одноманітність рухів земноводних.

РЕПТИЛІЇ мають значно більший мозочок, який у різних видів плазунів має різні форму і ступінь розвитку.

У ПТАХІВ, завдяки складній руховій активності, мозочок добре розвинений. Його центральна частина (*черв'як*) має поперечні борозни та складчасту будову. Парні бічні вирости утворюють так звані *півкулі мозочка*.

ССАВЦІ мають мозочок, розташований зверху довгастого мозку. Передня частина мозочка межує з великими півкулями кінцевого мозку і складається з черв'яка та півкуль, має борозни та звивини. У складі мозочка вирізняють сіру речовину (кору) та білу речовину (нервові волокна), котра здійснює контакти з корою великих півкуль та іншими відділами ГМ. Мозочок у ссавців продовжує виконувати функцію координації локомоції.

Середній мозок

Для нижчих хребетних середній мозок є вищим центром керування адаптивною поведінкою за допомогою *зорового аналізатора*.

У КРУГЛОРОТИХ передня частина ретикулярної формації середнього мозку разом із підбугір'ям проміжного мозку (гіпоталамус) виконує функцію центра регуляції внутрішніх і зовнішніх реакцій організму на вплив факторів довкілля. Бічні стінки середнього мозку утворюють яйцеподібні парні *зорові частки*. Між ними є отвір, закритий середнім мозковим сплетінням. Передні стінки середнього мозку утворені *спайкою (комісурою)*, що з'єднує праву та ліву зорові частки. Порожнина середнього мозку – *водопровід*. За його рахунок третій шлуночок сполучається з четвертим.

Середній мозок девонських ХРЯЩОВИХ РИБ майже вдвічі перевищує розміри переднього мозку і має дволопатеву форму. У КІСТКОВИХ РИБ середній мозок залишається найбільш розвиненим відділом ГМ і зверху поділяється на дві зорові частки (*двобугір'я*, півкулі). Тут закінчуються провідні шляхи зорового аналізатора. Під двобугір'ям розташований водопровід. *Дно* середнього мозку (стовбурова частина ГМ, *ніжки мозку*) бере участь у формуванні потужних зв'язків із мозочком і довгастим мозком. Основна вихідна система середнього мозку – руброспинальний тракт – дозволяє мозочку здійснювати контроль за функціонуванням СМ. Завдяки цьому у філогенезі хребетних суттєво зростає координованість і адаптивність рухів у відповідь на вестибулярні, зоро-

ві та слухові сигнали, тобто збільшується роль дистантних аналізаторів. У функціональному комплексі мозкових структур, який стає життєво важливим у боротьбі за існування (середній, довгастий, спинний мозок і мозочок), провідну роль вже відіграє середній мозок. Саме він становить собою вищий інтеграційний центр усіх функцій організму риби. Передній мозок має невелике значення для формування цілісних реакцій особин на зміни зовнішнього середовища. ГМ такого типу називається *іхтіопсидним*.

Середній мозок АМФІБІЙ, як і риби, великий. Він складається з двох зорових часток, зв'язаних поперечною задньою комісурою (спайкою). Його склепіння сприймає головним чином оптичні імпульси. Під склепінням розташований водопровід, дно якого називається покришкою. Вона сприймає акустичні, температурні та больові подразнення. Тут містяться ядра ретикулярної формації. Основу середнього мозку утворюють ніжки великого мозку, що являють собою пучки поздовжніх нервових волокон, які з'єднують передній мозок із довгастим і спинним. За рахунок цього зростає зв'язок середнього мозку із зоровим бугром (таламусом) проміжного мозку та архікортексом. Унаслідок розвитку такої розгалуженої системи зв'язків середній мозок і виконує функції вищого інтеграційного центру земноводних.

У ПЛАЗУНІВ середній мозок має великі зорові частки, зверху вкриті сірою речовиною, а їх поперечник перевищує ширину великих півкуль. Такий значний розвиток середнього мозку зумовлений тим, що він є не тільки основним центром обробки зорової інформації, а й бере участь у здійсненні рухової координації та у формуванні різних поведінкових реакцій.

ПТАХИ відзначаються тим, що їх середній мозок уже частково вкритий великими півкулями і мозочком, а великі зорові частки витиснуті півкулями у боки. Його функції залишаються приблизно такими ж, як і у плазунів.

Середній мозок ССАВЦІВ повністю вкритий півкулями і мозочком. Його покрівля поділяється взаємно перпендикулярними борознами з утворенням *чотирибугір'я*. Передні два бугри менші задніх і містять зорову кору. Два задні бугри слугують центрами слухового аналізатора. Усі чотири бугри вже перебувають під контролем переднього мозку. До складу середнього мозку ссавців входять також ніжки великого мозку, які являють собою два товсті валики, розташовані на основі мосту за

зоровими трактами. Водопровід міститься в центральній частині середнього мозку між чотирибугір'ям і ніжками. Середній мозок у ссавців зберігає всі функції, які мають аналогічні структури інших тварин, але їх властивості суттєво модифікуються за рахунок розгалужених зв'язків із проміжним і переднім мозком.

Проміжний мозок

Диференціація ГМ на окремі структури, у тому числі і відокремлення проміжного мозку, уперше з'являється у КРУГЛОРОТИХ. Одночасно формуються основні аналізаторні системи (нюху, зору, слуху), що дає змогу цим тваринам краще засвоїти середовище існування. *Покрівля* проміжного мозку круглоротих має трикутний отвір, який веде до порожнини третього шлуночка. Задні стінки цього отвору містять первинні зорові центри (габенулярні ганглії). Вони становлять собою найбільший відділ їх ГМ і контактують із переднім та середнім мозком. Функціонально габенулярні ганглії тісно пов'язані з нюховими центрами. На покрівлі проміжного мозку є два вирости, які у деяких видів круглоротих містять світлочутливі клітини. До них належать:

- *тім'яний (парієтальний) орган*, нервові волокна якого закінчуються в габенулярних гангліях;
 - *пінєальний (епіфізарний орган)*, розташований під тім'яним.
- У представників інших класів хребетних він перетворюється на епіфіз.

Від передньої частини нижньої стінки проміжного мозку круглоротих відходить пара зорових нервів, які ще не утворюють хіазми (перехрестя). На його задній частині розташована лійка, а на ній лежить плоска підмозкова залоза – гіпофіз.

Проміжний мозок РИБ являє собою вузьку смугу за переднім мозком. Його *покрівля* тонка, перетинчаста. На ній розташована верхня мозкова залоза (епіфіз). Знизу проміжний мозок добре розвинений і має вигляд лійки. Попереду від неї відходять зорові нерви, які вже утворюють перехрестя. Бічні частини лійки, відразу за хіазмою, утворюють нижні частки (парні округлі тіла). Виріст *дна* проміжного мозку утворює тонкостінний судинний мішок, за яким розміщений гіпофіз (нижня мозкова залоза). У проміжному мозку риб уперше виокремлюються три відділи, які в сукупності називають *зоровим мозком*:

- верхній (задній) відділ – епіталамус (надбугір'я);

– середній – таламус (зорові бугри). Його подальша еволюція пов'язана з розвитком еферентних структур дорсальної частини з виходом на неокортекс;

– нижній (передній) – гіпоталамус (підбугір'я). На його базі формується первинна нюхово-вісцеральна регуляція. Еволюція гіпоталамо-кортикальних відносин виглядає таким чином: філогенетично давні структури кори надбудовувалися над давніми утворами переднього гіпоталамуса і зберігали функцію нюхової рецепції, яка відігравала велику роль у підтримці гомеостазу організму та формуванні адаптацій. Філогенетично молодші задні відділи гіпоталамуса об'єднувалися з новими формаціями кори і разом з ними брали участь у загальній інтеграційній діяльності ЦНС.

У проміжному мозку риб містяться первинні зорові центри, обробляється інформація від інших органів, а також здійснюється гормональна регуляція обміну речовин.

Перехід АМФІБІЙ до напівназемного існування викликав корінні структурні та функціональні зміни у багатьох системах життєзабезпечення. Змінилася локомоція, дихання, кровообіг, водно-сольовий обмін тощо. Суттєвих перетворень зазнала і НС, у тому числі і проміжний мозок. У середній частині його *покрівлі* міститься невеликий *епіфіз*, який уже майже винятково виконує функцію верхньої мозкової залози, хоч і зберігає деякі риси будови тім'яного органа зору. *Дно* проміжного мозку утворює *лійку*. Перед нею розташована хіазма – перехрестя зорових нервів, які становлять собою пучки нервових волокон від зорових часток середнього мозку. Правий пучок входить до лівого зорового нерва, а лівий – до правого. Нижні частки і судинний мішок відсутні. З лійкою безпосередньо контактує гіпофіз, який у амфібій вже складається з двох частин: великої задньої (нейрогіпофіз) і передньої (аденогіпофіз, виділяє гормони).

У проміжному мозку земноводних, як і у риб, виділяються епіталамус, таламус і гіпоталамус. Нюхова аферентація зосереджується в передньому та задньому гіпоталамусі. Посилнюються та ускладнюються зв'язки проміжного мозку з переднім. Одночасно слабшають його контакти з нюховою цибулиною. Починає формуватися провідна роль дистанційних аналізаторів.

Проміжний мозок РЕПТИЛІЙ з дорсального боку вже не видно, оскільки він укритий півкулями. Тім'яне око ще може виконувати

функцію додаткового світлочутливого органа, реагуючи на зміни освітлення. Його передній відділ нагадує кришталік ока, а задній – містить пігментні та світлочутливі клітини. Тім'яний орган досить розвинений у пустельних круглоголовок та гатерій (реліктова ящірка). Він допомагає знаходити затінені місця, що захищають цих тварин від смертельного перегріву, оскільки внаслідок того, що плазуни не здатні до терморегуляції, інтенсивне сонячне опромінення вбиває їх за декілька хвилин. Під парієтальним органом та епіфізом є отвір, який веде до третього шлуночка. *Дно* проміжного мозку у рептилій представлено *лійкою* з гіпофізом, що лежить на ній. Попереду від лійки, як і в амфібій, розташована *хіазма зорових нервів*. У передньому мозку плазунів з'являється *тришарова кора* і формуються стійкі зв'язки між нею та проміжним мозком.

У ПТАХІВ проміжний мозок міститься під півкулями і мозочком, а його *покрівля* тонка епітеліальна. *Епіфіз* є слабо розвиненим. *Гіпофіз* великий. Бічні стінки проміжного мозку потовщені і складаються із зорових бугрів (таламус). Така перебудова ГМ птахів свідчить, що зір починає відігравати відносно велику роль у їх виживанні. Примітивне тім'яне око ніяким чином не може забезпечити відповідні функції і починає редукуватися. Зоровий аналізатор повністю переміщується у філогенетично новіші структури ГМ.

Проміжний мозок ССАВЦІВ укритий зверху великими півкулями, а ззаду – середнім мозком. Його видно тільки знизу (з вентрального боку). До складу проміжного мозку ссавців входять:

– епіфіз, розташований між чотирибугір'ям і зоровими буграми, що з'єднуються повідцями;

– третій шлуночок між епіфізом і таламусом;

– таламус (зорові бугри із сірої речовини);

– епіталамус (надбугір'я);

– гіпоталамус (підбугір'я). Його передня частина представлена *сірим бугром* (розташований безпосередньо за хіазмою зорових нервів) і *лійкою*, яка з'єднується з гіпофізом. Задня частина гіпоталамуса сполучається із *соскоподібними тілами* (парні структури, які лежать за лійкою та гіпофізом) і стінками третього шлуночка.

Передній мозок

Передній мозок (ПМ) КРУГЛОРОТИХ зверху виглядає розділеним на дві *півкулі*, але внутрішньої відповідності такому поділу немає. Попереду від них розташовані великі нюхові частки, а нюховий аналізатор відіграє провідну роль у життєзабезпеченні. Нюхові нейрони є не тільки у нюховій цибуліні, а і в лобній області. У виконанні нюхової функції беруть участь також пірамідні клітини, розташовані біля верхнього краю кінцевої пластинки. Потім із них сформується гіпокамп (амонів ріг). *Дно* ПМ представлене смугастими тілами, *покрівля* – епітеліальною плівкою, а його порожнина характеризується ознаками поділу на два бічні шлуночки. Із дорсальної частини лобного відділу ПМ круглоротих у ході еволюції сформується нюхова кора, а з вентральної – підкіркові вузли (стріатум).

Передній мозок ХРЯЦОВИХ РИБ слабко розвинений (порівняно з вищими тваринами), а справжні півкулі відсутні, хоча зовні вони й розрізняються, є навіть повздовжня борозна. *Покрівля* (мантія, плащ) ПМ тонка і складається тільки з епітелію, нервової тканини немає. Її зародки зустрічаються лише в структурах, які вкривають порожнину непарного шлуночка. *Дно* (основу) ПМ акул утворюють смугасті тіла (стріатум). Від них відходять нюхові частки, які становлять собою первинний нюховий центр. Формуються вторинні нюхові центри у корі амонієвого рога. Таким чином, ПМ хрящових риб, як і круглоротих, є головним чином нюховим мозком. Він посилає перероблені нюхові імпульси до вентральної частини середнього мозку і до підбугір'я проміжного мозку. Центром видової поведінки є стріатум. Індивідуальний досвід хрящових риб (тимчасові умовно-рефлекторні зв'язки) зосереджується в нюхових центрах давньої кори.

У КІСТКОВИХ РИБ зростають відносні розміри ПМ, який залишається центром нюхового аналізатора і деяких реакцій поведінки. Центри рефлекторних дуг усіх інших систем рецепції зосереджені у середньому мозку та мозочку. Вони і становлять собою центри інтеграції.

Залежно від умов існування і способів харчування, у риб формуються різні морфологічні модифікації ГМ, перебудовуються його центри, пов'язані з різними видами рецепції та координації моторики. В еволюційному плані ще на рівні риб почалася дивергенція, яка зумовила відокремлення двох потужних гілок розвитку, котрі з часом започаткували амфібій і рептилій. Їх спільні предки – *стегоцефали* – більше

подібні до ХВОСТАТИХ ЗЕМНОВОДНИХ, які становлять собою групу з вузькою спеціалізацією і примітивною будовою ГМ.

Передній мозок БЕЗХВОСТИХ АМФІБІЙ залишається іхтіопсидним, але внаслідок пристосування до різноманітних умов суходолу збільшується у розмірах, повністю відокремлюються півкулі та бічні шлуночки, хоча такий поділ з нижнього боку мозку не має чіткого вираження. *Покрівля* ПМ уже *складається з нейронів*, відростки яких розташовуються на поверхні. З боків ПМ *проходить нюхова борозна*, яка відокремлює черевну (вентральну) частину із смугастими тілами (стріатум) від покрівлі півкуль. ПМ земноводних перестає бути переважно нюховим.

Суттєво розгалужується система зв'язків ПМ уже не з нюховою цибулиною, а з проміжним мозком, тобто зоровий аналізатор починає відігравати більш суттєву роль, ніж нюховий, у життєзабезпеченні земноводних. Функції інтеграції зосереджуються в архікортексі. Така спеціалізація характерна *тільки для наземних* хребетних. Півкулі починають брати участь в асоціативній діяльності та регуляції поведінки. Але в амфібій ще зберігається велике значення передньої частини зорового бугра (таламуса), який у круглоротих та риб відіграє роль вищого центру інтеграції. Від таламуса до архікортексу надходять імпульси декількох видів рецепції, у тому числі і зорової.

Таким чином, у земноводних у зв'язку з виходом на суходіл складається якісно новий принцип морфофункціональної організації мозку.

Повне засвоєння суходолу пов'язане з подальшим розвитком смугастих тіл і формуванням *зауропсидного мозку*. Першими з хребетних позбулися зв'язку з водою навіть під час розмноження рептилій. Численність і різноманітність вільних екологічних ніш на суші спричинила спалах формоутворення серед цієї групи тварин. Реалізувалася і розповсюджувалася безліч варіантів будови ГМ, але перспективними виявилися лише два з них:

1) *стріаторний* тип ГМ через розвиток базальних ядер при одночасній затримці розвитку коркових формацій. У стріаторному типі будови ГМ розрізняють два підтипи:

- *ольфакто-стріаторний* у рептилій. Його особливістю є те, що до смугастих тіл входять тільки нюхові волокна;
- *оптико-стріаторний* тип характерний для птахів і відзначається тим, що до смугастих тіл входять не тільки нюхові, а й зорові волокна

від покрівлі зорових часток. Його модифікації зумовили становлення структури ГМ плазунів і формування НС птахів;

2) *кортикальний* тип ГМ утворився через відокремлення кори від неостріатума і її подальше розростання та диференціацію. Одночасно гальмувався розвиток стріаторних підкіркових центрів. Такі еволюційні перебудови з часом викликали формування класу ссавців.

РЕПТИЛІЇ мають досить розвинений ПМ і добре сформовані півкулі, які мають форму, подібну до колби. Вони повністю вкривають проміжний мозок і частково – середній. Чітко відокремлений зачаток неопаліума (вторинний плащ), який в амфібій має досить невизначений вигляд, є однією з прогресивних ознак ПМ плазунів.

Із стріаторних структур у рептилій найбільшого розвитку досягає архістріатум. Тут закінчуються нервові волокна із нюхових формацій давньої та старої кори, а також із перетинки мозку.

Перед півкулями розміщені великі нюхові цибулини, які мають витягнуту форму і порожнину, що сполучається із шлуночками півкуль. Загалом прогресивні зміни у розвитку ПМ рептилій, порівняно з рибами та земноводними, сталися у формаціях амонового рога, нюхових формаціях палеопаліума та базальних ядрах. Залежно від умов існування плазунів формуються декілька їх еколого-морфологічних груп, які відзначаються різними варіантами структурної та функціональної організації мозку. Крокодили найбільше з усіх рептилій зберегли ознаки давніх плазунів і за планом будови НС зближуються з птахами. До будови ГМ ссавців, які також походять від рептилій, найбільш подібний за морфологічними ознаками мозок ящірок, а за архітектонікою коркових формацій – ГМ черепахи.

ПТАХИ відзначаються дуже високими показниками відносних розмірів ГМ. Повздовжня борозна ділить їх передній мозок на дві півкулі, які масою перевищують усі інші відділи разом. Півкулі гладенькі. Невеликі борозни властиві лише хижим птахам, які характеризуються більш складною поведінкою.

Верхні стінки півкуль утворюють тонкий шар сірої речовини – *новий плащ*. Він розташований на поверхні великих смугастих тіл, які мають складну будову і поділяються на декілька відділів. Усі відділи стріатума рептилій і птахів *не мають гомологів* у стріатумі ссавців, незважаючи на те, що виконують функції, подібні до кори ГМ. *Це лише аналогічні структури*. Базальна поверхня переднього мозку птахів із

великими труднощами поділяється на палеопаліум, архіпаліум та періпалеопаліум. Їх гомологами у ссавців є давня, стара і проміжна кора.

Засвоєння птахами нового для хребетних середовища викликало формування різних модифікацій будови їх ГМ, утворення декількох еколого-морфологічних груп і понад 50 рядів. Певною мірою така різноманітність забезпечилася пріоритетним розвитком *дистанційних* аналізаторів (зір, слух). Нюх відігравав усе меншу роль у пристосувальній активності птахів, оскільки під час польоту одержання інформації про зовнішнє середовище через нюховий аналізатор утруднюється або стає взагалі неможливим.

Викопні плазуни, що започаткували *кортикальний* тип ГМ, відзначалися добре розвиненими зв'язками між ядрами зорового бугра та смугастим тілом (задня частина основи переднього мозку). Укорочення цих зв'язків зумовило зближення відповідних структур і формування таламо-стріаторної основи ПМ ссавців із зоровим бугром у центрі. Навкруги цього комплексу почала розростатися нова кора. Основою такого процесу був функціональний зв'язок неокортексу із таламусом. Складався новий *мамалійний* тип будови ГМ, пов'язаний із пріоритетним розвитком ПМ і перенесенням інтеграційної функції у його кору. Сюди ж переміщувалися і вищі центри аналізаторів, а також вищої нервової діяльності (ВНД).

Глибока поздовжня борозна ділить ПМ ссавців на дві півкулі, які з'єднуються поперечним шаром білої речовини (мозолистим тілом). В *основі* великих півкуль міститься *нюховий мозок*, до складу якого входять *нюхові цибулини і трикутники, амонів роги*, а також *хвостаті ядра*. Порожнина нюхової цибулини представлена *нюховими шлуночками*, які сполучаються з бічними шлуночками, а через них – із третім шлуночком проміжного мозку. Від нюхової цибулини до вищих відділів ПМ спрямовується *нюховий тракт*. *Покрівля ПМ* ссавців сформована неокортексом складної будови: нейрони та їх відростки розташовані шарами, утворюючи екранні структури. Це забезпечує ефективнішу обробку інформації від рецепторів. Під корою міститься біла речовина провідних шляхів. Покрівля бічних шлуночків утворює *мозолисте тіло*, а їх *дно (основу)* – *гіпокамп* (архікортекс, стара кора), *склепіння* та смугасте тіло, до складу якого входить багато *ядер* (хвостате, сочевицеподібне, мигдалеподібне тощо).

Такий загальний план будови кінцевого мозку ссавців протягом їх еволюції реалізувався у декількох варіантах. Перш за все, для *нижчих* ссав-

ців (гризуни, комахоїдні), які відзначаються малою тривалістю життя і великою плодючістю, характерними були головним чином *кількісні зміни*. Збереження примітивної будови мозку було зумовлене тим, що виживання цих тварин у філогенезі забезпечувалося переважно великою кількістю потомства. Поведінка не відіграла суттєвої ролі у боротьбі за існування.

Зовсім інакше відбувалася еволюція *вищих* ссавців із низькою потенцією розмноження і досить великим терміном життя. Їх виживання в першу чергу залежало від особливостей їх психічного відображення і поведінки, тобто від *якісних змін* будови ГМ. Це дозволило їм успішно конкурувати з іншими видами і засвоїти широкий діапазон умов зовнішнього середовища за рахунок пристосувальної поведінки. *Вищі темпи прогресивного розвитку НС частіше спостерігаються у філогенезі тих груп, які були вимушеними засвоювати нове середовище існування*. Для них характерним є максимальний *коефіцієнт цефалізації* (відношення маси ГМ до маси тіла). За 60 млн. років (з еволюційного погляду – порівняно невеликий термін) ГМ ссавців збільшився у 30 – 35 разів. Показником розвитку переднього мозку є відношення маси ПМ до маси ГМ (%) – *коефіцієнт теленцефалізації* (табл.4.1).

Таблиця 4.1

Коефіцієнт теленцефалізації у різних рядів тварин

<i>Ряд ссавців</i>	<i>Коефіцієнт теленцефалізації, %</i>
Комахоїдні	53 – 59
Рукокрилі	51 – 52
Зайцеподібні	52 – 61
Гризуни	50 – 64
Китоподібні	68 – 75
Хижі	51 – 75
Ластоногі	64 – 72
Копитні	62 – 74
Примати	76 – 80
Людина	86

Головний напрям прогресивної еволюції мозку зумовлювався не тільки зростанням його об'єму. Основну роль відіграла усе ж таки подальша диференціація неокортексу. У ньому формувалися численні звивини, борозни та щілини, ускладнювалися екранні структури та системи зв'язків між різними відділами ГМ.

Відповідні процеси знаходять своє відображення і в онтогенезі, формуючи дивовижну систему узгодженого функціонування еволюційно старих добутоків із молодими інноваційними структурами. При цьому дбайливо зберігалися попередні способи оптимізації різних варіантів збереження гомеостазу систем будь-якого рівня організації. Формації, що виникали на їх основі, мали значно більше можливостей подальшого розвитку, ніж предкові форми, й повністю використовували це. З кожним витком еволюції складалися все досконаліші регуляторні системи, які відкривали якісно нові можливості засвоєння довкілля. Послідовність відповідних еволюційних перетворень, відбита в індивідуальному розвитку, виглядає так.

У всіх хребетних НС утворюється із ектодерми на дорсальній стінці зародка. Її чутливі клітини занурюються під покриви і формують *нервову пластинку*. Вона з боків переходить у шкірний епітелій і складається з одного ряду витягнутих епітеліальних клітин. Посередині нервової пластинки формується заглиблення – *нервова борозна*. Її краї зближуються, утворюючи *нервову трубку*, яка повністю відокремлюється від шкіри і занурюється під неї. В цей час нервова трубка стає тришаровою, а її порожнина називається *нервоцеле*. Із клітин внутрішнього шару формується *епендима* (різновид глії), яка вистилає шлуночки і канали. По її відростках клітини піднімаються у зовнішні шари нервової трубки й беруть участь у подальшій міграції. Середній шар формує сіру речовину (нейробласти) СМ, а зовнішній – білу речовину. Частина нервової трубки, яка має рівномірну ширину, започатковує СМ.

Органи зору, нюху та слуху утворюються як вирости передньої частини нервової трубки. Відповідно до них розвиваються і три основні складові частини ГМ у вигляді первинних мозкових пухирів, з яких потім розвиваються передній, середній і задній мозок. У кожному з них виділяють формацію, яка розташовується над шлуночками, і називається *покрівля (мантія, плащ)*, а під ними розміщується *дно (основа)*. У подальшому онтогенезі передній і задній пухирі діляться на дві частини й утворюються п'ять мозкових пухирів. Причина – адгезія (злипання) клітин відповідно до речовин, які містяться в мембрані нейронів. Із стінок першого пухиря розвиваються дві півкулі кінцевого мозку, а з його порожнини – перший і другий бічні шлуночки. Із другого, третього, четвертого і п'ятого пухирів утворюється стовбур ГМ. Він складається з таких структур: *проміжний мозок* (із другого мозкового пухиря, а із його поро-

жнини – третій шлуночок), *середній мозок* (із стінок третього пухиря, порожнина – водопровід), *міст і мозочок* (із стінок четвертого пухиря, порожнина – четвертий шлуночок, який сполучається через водопровід мозку із третім), *довгастиий мозок* (із стінок п'ятого пухиря, його порожнина частково редукується, а частково бере участь у формуванні четвертого шлуночка). Утвори четвертого і п'ятого мозкових пухирів об'єднуються під загальною назвою *задній мозок*.

Кінцевий мозок формується спереду інших відділів і спочатку суттєво поступається їм розмірами. Але потім темпи його розвитку значно прискорюються і передній мозок розростається, вкриваючи проміжний і середній. Оскільки мозкова речовина росте нерівномірно, утворюються складки (звивини), які відокремлюються одна від одної борознами та щілинами. Великі борозни поділяють півкулі на частки: лобну, тім'яну, потиличну і скроневу, що своїми краями вкривають острівкову (інсулярну) частку.

На всій поверхні переднього мозкового пухиря прискорено розростаються клітинні елементи, які започатковують нову кору кінцевого мозку. Вони формуються внаслідок мітотичного поділу нейроепітеліальних клітин кожної з півкуль. Час останнього мітозу такої клітини є часом народження нейрона. Потім відбувається їх диференціація, що починається в області стовбурових ядер і поширюється вперед і в сторони. Для первинної диференціації нейронів існує ефект мінімальної маси, вона становить близько 1/8 маси зародка головного мозку. При цьому розвиток усіх структур відбувається за загальним правилом: спочатку розвиваються філогенетично давні структури, а потім – більш молоді. Це здійснюється внаслідок певної послідовності онтогенетичних процесів, до яких, перш за все, слід віднести такі:

- специфічність клітинної міграції;
- особливості росту аксонів і дендритів, який прискорюється завдяки зростанню концентрацій калію, ацетилхоліну, цАМФ і гальмується норадреналіном і речовинами, що містять SH-групи;
- специфічність хемотаксису за участю "маркерів місця" тих чи інших мозкових формацій.

Клітинна міграція зумовлюється надходженням із глії специфічної речовини, котра виконує функції індуктора і слугує сигналом для початку амебоїдного руху нейронів. Клітини-мігранти спочатку викидають ведучий відросток, який прикріплюється до відповідного субстрату завдяки

наявності особливих хімічних речовин, що виконують роль "маркерів місця". До них, зокрема, належать глікозаміноглікани, гангліозиди та ін. Пізнавання клітин, з якими контактує ведучий відросток нейрона, може здійснюватися декількома шляхами, у тому числі і контактним. При цьому велике значення мають такі глікопротеїди мембран нейронів як фібронектин і ламінін. Процес пізнавання завершується утворенням синапсу. Ядро нейрона перетікає або втягується у ведучий відросток, після чого підтягується й другий відросток. Середня швидкість міграції нервових клітин становить близько 0,1 мм за добу. У деяких випадках нейрони відхиляються від свого шляху, не знаходять відповідного місця і дегенерують (гине близько 85 % вихідного числа нейронів). Атипівість відповідних нейронів розпізнається системою тканиноспецифічних білків, які запускають механізм апоптозу.

Синаптогенез в ембріональному періоді відбувається досить повільно і суттєво прискорюється тільки після народження, коли утворюється близько півмільйона синапсів щосекунди. Це свідчить про велику роль зовнішніх умов у формуванні функціональної активності головного мозку.

Процес диференціації нейронів суттєво прискорюється з появою специфічного *фактора росту нервів*. Його структура подібна до інсуліну та деяких інших білків, що прискорюють ріст клітин. Це дозволяє припустити, що всі вони походять від одного предкового гена внаслідок пострансляційних модифікацій. Зокрема, інсулінову родину контролює соматотропний гормон гіпофіза, а фактор росту нервів – тестостерон. Фактор росту нервів стимулює нейробласти симпатичної нервової системи з медіатором адреналіном і чутливі нейрони, розташовані вздовж спинного мозку. Механізм такої активації має давнє еволюційне походження й сягає становлення процесів регуляції експресії генів. Зокрема, фактор росту нервів поглинається клітиною й спрямовується до ядра, де запускає гени, що кодують ферменти, необхідні для біосинтезу адреналіну. Знайдені й речовини, що стимулюють ріст клітин глії.

Коли мігруючі нервові клітини досягають свого місця у НС, вони об'єднуються з іншими аналогічними нейронами з утворенням ядер або кіркових шарів. Залежно від клітинного оточення формуються певні типи нейронів, особливості їх відростків і види зв'язків, які вони можуть утворювати. Внаслідок цих процесів формуються різноманітні поля, зони, області ГМ. Складаються нейронні модулі, що керують м'язами та веге-

тативними органами. Вони об'єднуються між собою, створюючи найрізноманітніші комбінації нейронних ансамблів, які забезпечують реалізацію *безумовних рефлексів та інстинктивної поведінки*.

Нейрони знаходять необхідних для утворення синапсів партнерів за мембранними маркерами. Вони з'являються ненадовго (всього на кілька годин) й більше ніде в організмі не зустрічаються. Нейронні відростки виділяють особливі речовини, що посилюють або гальмують дію лізосом. Якщо генетична програма нейрона передбачає контакт із відповідними відростками, то завдяки таким речовинам (звичайно це медіатори) блокується робота лізосом. Тільки тоді утворюється синапс. Медіатори "збирають" свої модулі.

Нейрональні гени включаються за жорстким графіком: спочатку – ті, що кодуєть нейроіндуктори, потім – ті, що відповідають за ростові фактори, і наприкінці ті, що містять інформацію про статеву диференціацію. Вона залежить не тільки від гормональної секреції статевих залоз, а й від статевої специфіки гіпофіза та гіпоталамуса. Внаслідок їх узгодженого функціонування поведінка координується з потребами внутрішніх органів. Основи такої спряженості починають закладатися ще в ембріогенезі. А саме, сім'яники починають виділяти тестостерон раніше, ніж яєчники розпочнуть синтез естрогену. Це критичний період у виборі чоловічого або жіночого шляху розвитку мозку (3 – 6 місяців ембріогенезу). До тестостерону чутливі нейрони преоптичного та аркуатного ядер гіпоталамуса. В осіб, які мають ХУ статеві хромосоми, тестостерон у преоптичному ядрі виключає гени, що кодуєть білки-рецептори до жіночих статевих гормонів. Аркуатне ядро зберігає чутливість до них. У осіб жіночої статі (XX статеві хромосоми) обидва ядра гіпоталамуса зберігають чутливість до естрогену. Внаслідок цього у чоловіків статеві функції забезпечує тільки аркуатне ядро, а в жінок – преоптичне й аркуатне. При цьому тільки преоптичне ядро зберігає здатність до циклічної регуляції діяльності гіпофіза, пов'язаної із дозріванням яйцеклітин. У чоловік і жінок починають різними способами галузитися відростки нейронів, відрізняються ядра та діаметри нервових клітин, які навіть розташовуються іншим чином, тощо. Відмінності на клітинному рівні суттєво посилюються в подальшому онтогенезі, через що чоловіки й жінки набувають настільки різних психологічних і поведінкових ознак, що інколи просто не можуть зрозуміти одне одного.

Відповідно до розвитку анатомічних структур в ембріогенезі формується і функціональна активність головного мозку. У цих процесах виділяють декілька стадій:

- фаза первинних локальних реакцій – у ссавців на початку ембріогенезу рефлекторні акти мають характер простих місцевих відповідей на безпосередній вплив зовнішніх подразників;
- фаза первинної генералізації рефлексів характеризується узагальненими швидкими рухами. Вона відображає поступове злиття первинних осередків ЦНС і становлення дифузної діяльності СМ і стовбура ГМ;
- фаза вторинної генералізації рефлексів становить собою узагальнену тонічну судому і є виразом функціональної зрілості структур стовбурової частини ГМ;
- фаза спеціалізації рефлекторних реакцій відображає появу рефлексів умивання, лизання, чесання, які з'являються на четвертому тижні. Формуються нові аферентні структури і виникають більш досконалі види нервової діяльності. Подальші зміни відбуваються у напрямі спеціалізації рефлекторних реакцій.

Усі перелічені особливості будови головного мозку сучасних тварин і людей відображають тернистий еволюційний шлях системних перебудов однієї з найважливіших і найефективніших регуляторних систем – нервової системи. Він відбився в ембріогенезі людини у вигляді певної просторово-часової організації відповідних процесів (табл. 4.2).

4.3. Еволюція кори великих півкуль

У процесі еволюції півкуль ГМ структурні зміни відбуваються в усіх відділах НС – від периферичних рецепторів до кори. Розрізняють декілька типів кори:

1. **Давня або первинна нюхова кора (палеоналіум, палеокортекс)**, яка локалізується в лобних частках. Вона виникає у круглоротих, має тришарову будову і бере участь у регуляції вегетативних функцій.
2. **Стара кора (архіналіум, архікортекс)** також має тришарову будову і в кісткових риб усе ще містить нюхові нейрони, а, починаючи з амфібій, перетворюється на *гіпокамп (амонів ріг)*. У складі лімбічної системи він разом із гіпоталамусом регулює емоційні реакції та формує адаптивну поведінку, засновану на домінуючих мотиваціях. У плазунів гіпокамп уже добре диференційований на області та поля. У вищих ссавців архікортекс повністю відокремлюється від підкіркових ядер. Завдяки розгалуженим зв'язкам із неокортикальними та підкірковими структурами стара кора бере участь у

реалізації безумовних рефлексів, активації пам'яті і діяльності неопаліума, а також у формуванні емоційно-мотиваційної сфери.

Таблиця 4.2

Розвиток головного мозку людини в ембріогенезі

Вік зародка, тижні	Розвиток мозку
2,5	Намічається нервова борозна
4,0	Нервова трубка замкнена, утворюються 3 мозкові пухирі, формуються нерви і ганглії
5,0	Формується 5 мозкових пухирів, намічаються півкулі кінцевого мозку
6,0	Утворюються 3 первинні вигини нервової трубки, вирізняється епіфіз, намічаються мозкові оболонки
7,0	Півкулі мозку досягають значного розвитку, добре виражене смугасте тіло і зоровий бугор, з'являються судинні сплетення
8,0	У корі ГМ з'являються типові нервові клітини, помітні нюхові частки
12,0	Формуються загальні структурні риси ГМ, у СМ помітні шийне та поперекове потовщення, починається диференціація клітин нейроглії
16,0	Півкулі вкривають більшу частину мозкового стовбура, стають помітними частки ГМ, з'являються бугри чотирибугір'я, більш виразним стає мозочок
20 – 40	Завершується формування комісур ГМ (20 тижнів); з'являються типові шари кори півкуль, які особливо інтенсивно розвиваються у лобній області (25 тижнів); швидко утворюються борозни та звивини (28 – 30 тижнів), швидкими темпами формується лобна область і починається мієлінізація ГМ (36 – 40 тижнів)

Архікортекс разом із палеокортексом іноді об'єднують під загальною назвою архіпалеокортекс. Разом із проміжною корою вони утворюють *алокортекс*, який відносять до *лімбічної системи* ГМ. У складі алокортексу виділяють три системи: структури, які мають прямі зв'язки з нюховою цибулиною (*нюховий бугор*); структури, що утворюють вторинні зв'язки з цибулиною (*амігдалоїдний комплекс, перетинка*); структури, які не мають прямих зв'язків (*стара кора, перипалеокортекс*).

3. **Нова кора (неопаліум, неокортекс)** у вигляді недиференційованого зародка з'являється в амфібій між старою та давньою корою і у вищих хребетних має шестишарову будову. Розшарування кори виникає внаслідок формування різноманітних контактів як з іншими системами мозку, так і в межах кори. Вони визначають форму і місцеположення клітин, ширину шарів та густоту клітин у них, терміни формування цих шарів, а також їх послідовність і складність. У першому наближенні можна вважати, що до верхніх шарів кори підходять аферентні імпульси, а в нижніх шарах здійснюється еферентний синтез кіркової інформації та відходять аксони до інших структур кори і мозку.

Між цими двома механізмами вхідних та вихідних воріт нервових імпульсів розташовані складні внутрішньокіркові механізми зв'язків і переробки відповідної інформації.

Нова кора відмежована від давньої за допомогою *перипалеокортексу*, а від старої – *періархікортексу*. Це дві складові частини так званої *проміжної кори*, для якої характерна поступовість зміни архітектоніки від давніх і старих формацій до неокортикальних. На межі старої і нової кори уривається мозолисте тіло півкуль ГМ.

У перших хребетних кора мозку була гомогенною і становила собою первинну мантию – палеопаліум, який у філогенезі тварин, починаючи з круглоротих, збільшувався у розмірах. Земноводні відзначаються поділом первинного плаща на декілька структур: виділяється його дорсальна частина – старий плащ (архіпаліум) і базально розташований палеопаліум, до складу якого входять і базальні ядра. Між давньою та старою корою виникає смужка зачатка неопаліума. У предків *Sauropsida* (рептилії + птахи) сталося подальше розділення кіркових формацій: архіпаліум відокремився від інших відділів шлуночком, від палеопаліума виділилися базальні ядра, почала розростатися смужка неопаліума. У сучасних плазунів добре розвинена давня кора, яка займає відносно велику площу і диференціюється на області та поля. Неопаліум у вигляді "бічної кори" розвивається головним чином із лобного полюса. Він ще не диференційований на шари і вкриває пластинку амонітового рога, утворюючи проміжну періархіпаліальну зону.

Ранні фази розвитку функцій переднього мозку плазунів і ссавців дуже подібні: відсутні зв'язки між закладками нової та давньої кори. Вони формуються пізніше внаслідок міграції нейробластів. ПМ в обох

класах тварин має подібний план будови. Якісні відмінності стосуються головного чином неокортексу, який у ссавців має пошарову структуру.

Вихідний *лісенцефальний тип* ГМ ссавців характеризується добре розвиненими *алокортексом, нюховим аналізатором і нюховою борозною*. Вниз і в сторони починають випиратися *скроневі частки*. Вони майже повністю зайняті алокортикальними формаціями на гіпокамповій звивині, що лежить на бічній поверхні півкуль. *Скронева зона* є первинним слуховим центром. Сюди спрямовуються аференти *вестибулярного і слухового аналізаторів*. Пріоритетний розвиток цих формацій свідчить про зростання ролі цих аналізаторів у виживанні певних видів тварин, які населяли затінені ліси та вели нічний або присмерковий спосіб життя.

В інших умовах існування провідну роль відігравав *зоровий аналізатор*, прогресивний розвиток якого спричинив утворення і прогресивну еволюцію нової кори навколо таламуса (зоровий бугор). Сюди починають сходитися аференти від усіх видів чутливості.

Відповідні зміни сталися і в еволюційно давніх структурах ГМ. Палеокортекс утискується і переміщується на вентральний бік. Бічні частини старої кори відсуваються з дорсальної поверхні на медіанну. Тут вони завертаються всередину і ховаються під нову кору у порожнину шлуночка, утворюючи гіпокамп (амонів ріг). Старе смугасте тіло (архістріатум) плазунів у ссавців зберігається у вигляді мигдалеподібного ядра на передньому полюсі скроневої частки.

Загальна еволюція *підкіркових базальних ядер* у ссавців відзначається зростанням абсолютного об'єму більшості з них, але відносні показники (порівняно з розмірами півкуль) мають тенденцію до зменшення, тому що об'єм самих півкуль зростає. Розташування і будова базальних ядер у всіх ссавців подібні. Так, шкаралупа і бліда куля відрізняються тільки розмірами. Для сочевицеподібного ядра характерний неоднаковий ступінь зовнішніх і внутрішніх опуклостей у різних видів. Широкою мінливістю відзначається і хвостате ядро. Його власне "хвостата" частина є специфічно людською ознакою. Для філогенезу базальних ядер у приматів характерна така послідовність: спочатку розвивається бліда куля (нижчі примати), потім – шкаралупа (вищі примати, шимпанзе) і нарешті – хвостате ядро (людина). Паралельно ускладнюється система зв'язків між різними структурами ГМ, формується новий еферентний апарат (пірамідні тракти).

Таким чином, у міру розвитку неокортексу в зорових буграх формуються неоталамічні системи, а старі варіанти координації під впливом нових умов існування перебудовуються або замінюються новими. Зв'язки між відповідними формаціями спочатку мають неспецифічний характер. У ході еволюції вони розгалужуються, диференціюються і стають специфічними. Виникає принципово новий тип рефлекторної діяльності ссавців – *асоціативний*. Утворення умовно-рефлекторних зв'язків кори великих півкуль тепер може здійснюватися тільки за участі *зорових бугрів і хвостатих ядер*. Рефлекторні дуги перестають бути прямими, формуються їх цілісні системи, які накладаються одна на одну. Їх руйнування викликає глибокі розлади вищої нервової діяльності. Навіть окремі рефлекторні акти стають результатом діяльності усього ГМ.

Зосередження регуляторних функцій організму в неокортексі пов'язане з його подальшим розростанням, ускладненням архітекτονіки та формуванням *борозен* (сулькація) і *звивин* (гірificazione). Причинами їх розвитку було розростання нової кори і волокон проекційної системи, що викликало утворення опуклостей на поверхні ГМ. Унаслідок відставання темпів росту кісткової тканини черепа такі випинання нервової тканини утискувалися і перетворювалися на складки (звивини). Борозни виникали у місцях найменш інтенсивного росту мозкової тканини. Вони розділяли різні за функціями ланки кори.

На стадії *лісенцефалії* кора переважно відігравала роль неспеціалізованого апарату для сприйняття подразників. Потім відбулася диференціація функцій кори на аферентну (вершина звивин) та еферентну (дно борозен) системи. Спочатку утворювалися дугоподібні первинні (циркулярні, основні) борозни у проміжних зонах: нюхова (між алокортексом і неокортексом) і сільвієва (між скроневою та острівковою областями). З часом спостерігається швидкий ріст вторинних борозен і звивин між полями нової кори. Нарешті у межах однотипних структур утворилися третинні борозни. У їх глибині з'являються додаткові борозни та звивини, системи острівків тощо. Філогенетичний розвиток цих процесів відбувається нерівномірно залежно від того, з якими новими впливами середовища зустрічалися ті чи інші види тварин. Відповідно до цього кожен ряд ссавців має свій характерний зовнішній вигляд півкуль, своє типове розташування борозен і звивин. Наприклад, нюхова зона неопаліума більшості *копитних* разом із областю, що лежить попереду від сільвієвої борозни, становить незначну частину поверхні півкуль (не

більше 10 %). Остання площа нової кори – місце аферентних імпульсів різних видів чутливості. Ще меншу площу займають гомологічні формації кори у *комахоїдних*, *гризунів* і *рукокрилих*. Але вже у *хижаків* спостерігається зростання структур, розташованих перед силвіевою борозною, яка змінює своє положення на перпендикулярне до верхнього краю півкуль. У *вищих приматів* і особливо в *людини* вся кора, що лежить попереду центральної борозни, у зв'язку із розвитком функції схоплювання у передніх кінцівок досягає максимального розвитку. Порівняльний аналіз площі основних відділів ГМ ссавців наведемо у таблиці 4.3

Таблиця 4.3

Показники розвитку основних відділів кори ГМ ссавців

<i>Ряд ссавців</i>	<i>Відносні розміри різних відділів кори ссавців, % від усієї площі кори</i>			
	<i>нова кора</i>	<i>давня кора</i>	<i>стара кора</i>	<i>нюхова цибулина</i>
Комахоїдні	26 – 39	20 – 30	20 – 30	7 – 19
Рукокрилі	31 – 34	35 – 40	12 – 14	9 – 11
Гризуні	56 – 69	10 – 14	0 – 18	6 – 10
Китоподібні	92 – 98	0,7 – 3	0,6 – 3	–
Хижі	79 – 93	3 – 8	2 – 7	3 – 10
Ластоногі	94 – 96	0,9 – 2	2 – 3	1 – 2
Копитні	84 – 92	2 – 7	1 – 4	2 – 5
Примати	93 – 94	1,3 – 1,4	4 – 5	–
Людина	95,9	0,6	2,2	0,001

У приматів виділяють п'ять ЕТАПІВ ЕВОЛЮЦІЇ НЕОКОРТЕКСУ.

1-й етап. Уперше асоціативна кора з'являється в ряді КОМАХОЇДНИХ (їжаки, тупайї). Її основною функцією є об'єднання (конвергенція) різних за модальністю сенсорних впливів, пов'язаних із формуванням цілеспрямованої поведінки. Півкулі цих тварин ще мають мало борозен (характерна лише нюхова борозна), таламо-кортикальні зв'язки у них не упорядковані, більше розвинена давня (нюхова) кора, а неокортекс мало диференційований. Це свідчить про обмежене значення кіркового аналізу та синтезу у пристосувальних навичках комахоїдних.

2-й етап. Характерний для НАПІВМАВП (довгоп'яти, лемури) і відзначається великими темпами розвитку скроневих часток. Головними органами чуттів стають *слуховий та вестибулярний аналізатори*. Намічається сулькація та гірфікація неокортексу. З'являється силвієва борозна,

яка ділить півкулі на передній та задній відділи. На їх бічній поверхні зберігається значна частина алокортексу. У лемурів починає прогресивно розвиватися нова кора, яка займає майже всю бічну поверхню півкуль і витискує алокортекс на базальну частину ГМ. Для *довгоп'ятів* характерним є подальший розвиток неопаліума скроневих часток, які швидко еволюціонують і опускаються нижче базальної частини півкуль. Потилична область насувається на мозочок: утворюється *шпорна борозна*.

Таким чином, становлення ряду приматів і диференціація їх ГМ пов'язана з певною редукацією алокортексу і прогресивним розвитком нової кори. Починає формуватися цитоархітектоніка основних областей та розташування полів за приматним типом. Зароджуються філогенетично нові поля нижньотім'яної області, з'являються проміжні борозни мавпячого типу у лобній (*принципальна борозна*), тім'яній (*міжтім'яна борозна*, що ділить тім'яні частки та верхню та нижню) і потиличній частках. *Причини* формування такого типу ГМ у приматів пов'язані з тим, що адаптації до нічного та присмеркового життя у затінених лісах потребували прискореного розвитку скроневої зони, оскільки провідним аналізатором стає слуховий.

Тип мозку сучасних нижчих вузьконосних мавп склався у ранньому та середньому пліоцені (10 – 5 млн. років тому) з одночасним відгалуженням вищих вузьконосних (гібони – малі людиноподібні мавпи). Паралельно формувалася і ГМ великих антропоморфних мавп, що свідчить про їх походження від спільної предкової групи.

3-й етап. Характерний для вищих мавп і пов'язаний із прогресивним розвитком *центральної сенсомоторної і зорової* (потиличної) областей, що свідчить про зміну провідних аналізаторів унаслідок засвоєння нових умов існування. На межі між руховим і шкірним центрами починає формуватися *центральна борозна*, котра відсутня в інших рядів ссавців. Вона відмежовує прецентральну агранулярну (рухову) область від тім'яної сенсорної. Прецентральна область (поле 4) еволюціонує у зв'язку з корою лобних часток, а постцентральна (поле 3) – тім'яних. *Дугоподібна борозна* відокремлює прецентральну область від лобної. Незважаючи на різкі цитоархітектонічні розбіжності формацій прецентральної і постцентральної (гранулярної) областей, обидві вони розвиваються паралельно як єдиний структурний і функціональний комплекс сенсомоторики. Тут формується *кіркве представництво дистальних відділів передніх кінцівок* і складається мавпячий тип "чотирирукості" з одночасною "чоти-

риногістю". Кінцівки перетворюються на *принципово нові кінестетичні пізнавальні органи*, які активно впливають на зовнішній світ за рахунок того, що здатні виявляти нові властивості предметів за допомогою дотикового аналізатора (навпомацки) під час маніпулювання з ними. Це розвивало орієнтовно-дослідницьку діяльність аналітичного типу, еволюційний розвиток якої згодом привів і до засвоєння конструктивних дій. Ускладнюється лобна борозна, яка вже дає три гілки на межі прецентральних і лобних полів (дугоподібна борозна). Як наслідок зростає координація узгоджених рухів кінцівок і голови, очей, мімічної мускулатури.

На цьому рівні розгалужуються шляхи еволюції вищих мавп. За розвитком ГМ до людиноподібних приматів наближаються *капуцини*. У них краще розвинені філогенетично нова нижньотім'яна область, нові підполя потиличної та прецентральної областей. Унаслідок цього вони відзначаються більш високим загальним рівнем поведінки і здатністю до маніпуляції. У *коати* (павукоподібна мавпа) прогресивний розвиток неокортексу поширився на потиличні частки, задню частину тім'яної частки та скроневу область. Це дало приматам змогу ефективно використовувати передні кінцівки і гнучкий хвіст. Вони можуть висіти на гілках дерев у різних позах, що висуває певні вимоги до розвитку м'язово-суглобної чутливості, вестибулярного і зорового аналізаторів. У зв'язку з цим перебудова їх кіркових зон ішла у напрямі, характерному для понгідного типу.

Нерівномірність розповсюдження серед приматів радіальних центральних зон сенсомоторних функцій безпосередньо пов'язана з фізіолого-екологічним значенням їх у виживанні окремих видів цих тварин. Мавпи, у яких функції передніх і задніх кінцівок суттєво не відрізнялися, мали і відповідно слабо диференційовані кіркові зони ГМ. У міру ускладнення маніпулятивної діяльності кіркові зони для рук починають збільшуватися. Вони витискують області іннервації ніг і тулуба.

Передні кінцівки стають провідним периферійним органом рецесії і активної діяльності, пов'язаної з маніпулюванням. Темп розвитку відповідних кіркових центрів значно прискорився.

Лобні частки диференціюються на численні цитоархітектонічні поля, що дозволяє їм ефективно виконувати такі функції: формування умовних рефлексів, здійснення вищого синтезу мозкової діяльності, організація цілеспрямованої поведінки, розвиток процесів гальмування, регуляція емоційної сфери, активізація пам'яті тощо.

Починають складатися нові властивості інтеграції: *стереогноз* (просторова шкірна чутливість, пізнання навпомацки) і *стереоскопія* (синтез у сприйнятті властивостей предметів у їх взаємному положенні). Важливу роль у їх формуванні в онтогенезі відіграє маніпулювання, яке у мавп має деструктивний характер (ручне мислення). Формується уявлення про результати певних послідовностей актів поведінки, про їх взаємодію між собою та з навколишнім середовищем.

4-й етап. Характерний для ПОНГІДІВ, ГМ яких за будовою наближається до ГМ австралопітеків та новонародженої дитини. У них прискореними темпами розвивається *нижньотім'яна область* (збільшується приблизно втричі), що пов'язано з початком формування конструктивних цілеспрямованих дій. Перехідні звивини стають усе більш відкритими, їх займають перехідні тім'яні формації кори. Дугоподібна борозна розпадається і своєю будовою наближається до нижньої прецентральної борозни. *Прецентральна область* займає майже всю верхньо-задню частину лобних часток. Тут відбувається подальша перебудова рельєфу борозен і звивин, що пов'язано із прогресуючою спеціалізацією брахіаторного типу локомоції у деяких видів антропоморфних мавп (наприклад, орангутани). У шимпанзе прецентральна область є менш специфічною і будовою ближча до людської. Це викликано тим, що вони мають напів-випрямлене положення тіла і ведуть напівземний спосіб життя. Але нижньотім'яна область у них більша. Число пірамідних нейронів і ширина кіркових шарів також наближається до людської. Поведінка понгідів відзначається добре розвинутою наслідувальною активністю, появою зародків суспільної спадковості, пов'язаної з навчанням і спілкуванням.

Австралопітекові примати характеризуються інтенсивним розвитком декількох епіцентрів великих півкуль. Вони розташовані у тих філогенетично нових областях кори, які в сучасних людей мають провідне значення у зв'язку з трудовою та мовною діяльністю. Це нижньотім'яна, скронева та нижньолобна області. Поступово формувалася гомінідний тип ГМ. У пітекантропів з'являються кіркові поля третинного аналізу (мультисенсорні, асоціативні). Це потребувало тривалого еволюційного розвитку, який поєднував періоди поступової перебудови мозку з періодами швидкого утворення деяких структур унаслідок ароморфозів. Осередки інтенсивного росту поширювалися і зливалися між собою, набуваючи зовнішнього вигляду, який є характерним для сучасних людей, тобто без великих ло-

кальних опуклостей. Таке вирівнювання поверхні півкуль відбувалося за рахунок росту білої речовини, міжкортикальних асоціативних і комісуральних зв'язків між окремими морфофункціональними комплексами кори.

5-й етап – неокортекс сучасної людини. У ході еволюції *нижньотім'яна область* розростається, підвищується і починає займати всю тім'яну та центральну покришки сильвієвої щілини. Внаслідок цього вона зближується з іншою філогенетично новою системою – *нижньолобною*. Разом із задньою *верхньоскроневою та скроневою областями* вони створюють *специфічно людський системний комплекс*, до складу якого входять поля 40, 39, 2, 3, 38, 37, 21, 20. Функціонально цей комплекс пов'язаний з розвитком символічних форм спілкування (міміка, жести, зображення, рахування, символічні звуки тощо), активною цілеспрямованою діяльністю, звуковим сприйняттям мови.

Кора базальної поверхні *скроневої та нижньолобної* областей інтенсивно розвивається тільки у людини і відповідає за складні психічні інтеграційні функції.

Становлення гомінідного типу *лобної області* головного мозку пов'язане з формуванням нижньолобної борозни. Структура середньонижньолобного комплексу прогресивно ускладнюється від гомінідів до людини, а його функціонування забезпечує реалізацію вторинносигнальної форми спілкування, трудової та мовної діяльності, а також ефективне використання технічних засобів тощо.

Гомінідний тип сильвієвої борозни характеризується появою її передніх гілок. Унаслідок розростання нижньолобної звивини сильвієва борозна частково схована під нею. Інші частини кори великих півкуль мозку людини в ході еволюції демонструють тенденцію до зменшення (потилична, прецентральна, алокортекс) або залишаються відносно стабільними у всіх приматів (постцентральна, верхньотім'яна, лімбічна).

Таким чином, у приматів прогресивно розвиваються, диференціюються і стають провідними у формуванні поведінки зони складної сенсомоторики, конструктивно-маніпулятивної діяльності, а також ті, що відповідають за абстрактне мислення і звукові форми спілкування. Друга сигнальна система не має власних специфічних периферійних рецепторів і використовує старі системи рецепції та аферентації. При цьому перебудовується весь комплекс тих формацій ГМ, які розвинулися в ході попере-

дньої тривалої еволюції НС. Суттєвою відмінністю людини є здатність *активно гальмувати* всі подразники, які заважають їй досягти певної мети.

Еволюція кори лобних часток

Лобні частки становлять собою вищий кортикальний апарат інтеграції багатьох аналізаторних систем і регуляції складних форм поведінки. Ці процеси відбуваються за рахунок: конвергенції різномодальних імпульсів на комплексах нейронів лобної області; поліаналізаторної регуляторної діяльності підкіркових структур (завдяки низхідним нервовим шляхам із лобної кори); фіксації слідів складних комплексів подразників у відповідних нейронних сітках (енграми пам'яті).

Найпростіше лобні частки організовані у *нижчих* ссавців (першозвірі, сумчасті, гризуни). У цих тварин *лобна область* як самостійна структура з певними функціями ще *не розвинена*. Основна маса півкуль представлена формаціями давньої та старої кори. Анатомічна будова кори примітивна і відзначається слабкою морфологічною диференціацією і функціональною спеціалізацією, окремі поля не вирізняються. Унаслідок цього формування умовних рефлексів, що потребують міжаналізаторного синтезу (наприклад, на зорово-слуховий комплекс) відбувається надзвичайно важко і може призводити до невротичних розладів.

Подальша еволюція лобних часток пов'язана із формуванням морфологічного типу кори, який є характерним для ХИЖАКІВ. У них з'являються філогенетично нові власні лобні поля. Наприклад, у *кішки* виділяється три поля, які займають приблизно 3 % від загальної поверхні неокортексу і слугують вищим центром умовних рефлексів на зорово-слухові подразники. Ці поля належать до гігантопірамідних. Тут міститься ядро кіркового відділу *рухового аналізатора*. У *собак* відокремлюється уже п'ять полів у лобних частках, вони займають 9 % нової кори і виконують подібні функції. Характерною особливістю хижаків є те, що поля лобних часток не мають типової картини гранулярності четвертого шару, а третій шар кори розвинений слабо. Нейрони фронтальної області переднього мозку в них менш різноманітні за формою і розмірами, ніж у приматів.

НИЖЧІ МАВПИ відзначаються зростанням площі лобної області до 12 %, яка має вже дев'ять полів (у тому числі і моторних) із більш різноманітною цитоархітектонікою. У них формуються специфічні зв'язки з іншими відділами кори і підкірковими структурами. Унаслідок тако-

го прогресуючого розвитку лобних часток цієї тварини відзначаються складними формами поведінки на базі безумовних і умовних рефлексів, зростає їх емоційна активність. Але, незважаючи на високу організацію фронтальної кори як самостійної інтеграційної системи, міцний зв'язок між нею та руховою периферією ще відсутній. А це досить важливий показник ефективності функціонування НС, оскільки м'язи є одночасно і робочим органом, і периферійним відділом органів чуттів: будь-які форми рецепції після відповідного аналізу та систематизації реалізуються у певних актах поведінки. Їх доцільність залежить від ступеня розвитку рухового аналізатора. Іншими словами, сенсорне сприйняття і відповідь на певні подразники за допомогою адекватних рухів створюють систему, яка функціонує за принципом нервового кільця. Його досконалість і поліфункціональність зростають у філогенезі паралельно з розвитком інтеграційної ролі лобних часток.

В АНТРОПОГЕНЕЗІ їх розмір і ширина (особливо за рахунок третього шару нової кори) збільшуються, але розвиток окремих полів нерівномірний і має різний напрям. Починаючи з архантропів, швидкими темпами розвивалася прецентральна частина, а у палеоантропів вона вже майже дорівнює сучасним. Аналогічна закономірність характерна і для нижньолобної області, яка від австралопітеків до архантропів зросла у 1,5 рази. Загалом лобна область розвивалася у ширину менш інтенсивно, ніж у висоту. За ступенем опуклості лобні частки сучасних антропоїдних мавп, австралопітеків, архантропів і палеоантропів суттєво не відрізняються. Тільки з появою неоантропів спостерігається зростання лобних часток у висоту і вони починають займати приблизно половину площі півкуль. Завершення процесу формування лобних часток було одним із найтриваліших процесів в еволюції ГМ гомінідів. Він відбувався навіть тоді, коли багато інших ознак мозку вже досягли свого сучасного стану. У зв'язку з мовною діяльністю утворюється апарат розгалужених контактів між лобними та тім'яними частками. У їх взаємодії простежується певна ієрархія. А саме, у тім'яній області здійснюється синтез просторово-часової інформації від власного тіла та із зовнішнього середовища. Вона передається у лобні частки, оцінюється та співвідноситься з інформацією, що надходить безпосередньо із підкіркових відділів і кіркових зон аналізаторів, тобто з лобними частками пов'язана інтеграція сприйняття усіх модальностей.

Унаслідок такої систематизації інформації складається комплексна програма цілеспрямованої поведінки і здійснюється безпосередній контроль за виконанням цих програм (*зворотна аферентація*). Це дозволяє при будь-якій діяльності безперервно порівнювати задум із результатом дій і своєчасно виправити недоречні наслідки рухової активності.

У лобних частках зосереджена і *мнестична функція*, тобто тут містяться центри короткочасної та довгочасної пам'яті, пов'язані з накопиченням власного індивідуального досвіду. Його ефективність найтіснішим чином пов'язана із здатністю до виконання певних запланованих дій у більш пізні, віддалені у часі терміни.

Провідну роль у здійсненні такої поведінки відіграють процеси *гальмування* у лобній частині великих півкуль, які переміщуються сюди із неостріатума. Унаслідок цього зменшилася спонтанна активність, високий рівень якої зберігається тільки у ранньому онтогенезі. Поведінка стає більш упорядкованою, створюються нові рухові комплекси тощо. Пошкодження лобних часток спричинює гіперактивність і зростання ролі стереотипної поведінки (наслідування, навіюваність) у загальній діяльності як тварин, так і людей. Еволюція механізмів гальмування пов'язана із формуванням фізіологічної основи уваги, можливості досить довго зосереджуватися на тій чи іншій діяльності, умінні керувати емоціями тощо. Ці властивості протягом усього антропогенезу шліфувалися під впливом соціальних факторів, але не завершилися і на сьогодні.

Еволюція прецентральної та постцентральної областей кори

Прецентральна і постцентральна області – ці соматотопічні зони нової кори великих півкуль закладаються одночасно та майже однаково у всіх нижчих ссавців і мають однорідну будову. Лише поява центральної борозни у приматів відокремлює їх одна від одної і сенсомоторна кора починає називатися прецентральною та постцентральною областями.

ПРЕЦЕНТРАЛЬНА ОБЛАСТЬ (поле 4) розташована на поверхні півкуль перед центральною борозною, займає задню частину лобних часток і становить собою центр *рухового аналізатора*. Вона називається гранулярною завдяки наявності прошарку дрібних клітин (пірамід і зерен) у передньому та латеральному відділах між третім і четвертим шарами кори. Це прогресивна ознака, яка у вищих приматів пов'язана з розвитком рухової діяльності, що стала передумовою розвитку пристосувань до праці. Відмінною особливістю цитоархітекtonіки прецентральної

ної області кори людини слугують значні за розмірами перехідні зони між її полями та підполями. Тільки деякі з них є у нижчих мавп і навіть у вищих приматів вони все ще залишаються значно меншими, ніж у людини. На вищих ступенях еволюційного розвитку (антропоїди і людина) ширина кори збільшується, а кількість міжклітинних зв'язків зростає. Унаслідок цього в прецентральної області нейрони розташовуються рідше, а моторика і пристосувальна поведінка стають більш різноманітними.

Відмінності морфологічної структури прецентральної області вищих мавп і людей полягають у тому, що для перших властива більша гранулярність полів, які межують із постцентральною та тім'яною зонами, а у людини навпаки – гранулярність зростає у латеральній і передній частині полів. Це свідчить про специфічність прогресивного розвитку відповідних центральних структур рухового аналізатора.

Міелоархітектоніка прецентральної області людини відзначається більшою мінливістю, ніж у мавп, а цитоархітектонічні межі полів від нижчих приматів до вищих стають більш розмитими. Відмежованість шарів кори, яка добре визначена у нижчих приматів, у ході філогенезу стає менш виразною. Причиною цього явища є розростання поперечних косих волокон.

Прецентральна область здійснює аналіз і синтез інформації, пов'язаної з *довільною* моторикою. Незважаючи на те, що вона є філогенетично досить давньою структурою, а її відносна площа навіть зменшується від нижчих приматів до вищих, кількість нервових волокон у ній зростає, а система зв'язків розгалужується. Наслідком цього явища є те, що подразнення будь-яких рецепторів спрямовуються у моторну прецентральну кору і використовуються для формування цілісної програми адекватної рухової активності.

Залежно від *екологічної специфіки* різних видів приматів у будові їх прецентральної кіркових областей реалізується багато варіантів цитоархітектоніки та міелоархітектоніки, які зумовлюються швидкістю рухів і пластичністю поведінки цих тварин.

ПОСТЦЕНТРАЛЬНА ОБЛАСТЬ (поля 1, 2, 3) у філогенезі приматів відзначається зростанням диференціації полів. Так, *поле 1* у нижчих та вищих мавп чітко поділяється на підполя, число яких досягає максимуму в людини. *Поле 2* у нижчих приматів невелике і поширюється на область, яка є перехідною від постцентральної до тім'яної. У вищих мавп воно збільшується, але зберігає всі перехідні ознаки. Тільки у лю-

дини поле 2 досягає максимальних розмірів, займає усю постцентрально-борозну і є найбільш диференційованим. *Поле 3* у нижчих мавп однорідне за будовою, але у подальшому філогенезі воно суттєво ускладнюється і в людини поділяється на підполя.

Постцентральна область містить ядро шкірного аналізатора. При її пошкодженнях розладнюються відчуття болю, тепла, холоду, можуть бути епілептичні напади.

Еволюція тім'яної області

ВЕРХНЬОТІМ'ЯНА область приматів (поля 5 і 7) разом із прецентальною та постцентральною кірковими зонами утворює єдиний системокмплекс, пов'язаний із представництвом у корі шкірної чутливості від передніх та задніх кінцівок, суглобів, м'язів хвоста та мімічної мускулатури. Його диференціація зумовлена екологічними особливостями та відповідною руховою активністю тієї чи іншої групи приматів. Наприклад, у мавп із чіпким хвостом сильного розвитку досягає перехідне *поле 4/5*, яке має добре виражений третій шар кірки. Воно розташоване на медіальній та дорсо-латеральній поверхні неокортексу. У вищих мавп (шимпанзе, орангутан) і людини це поле розвинене значно менше і розміщується тільки на медіальній поверхні.

Поле 7 верхньотім'яної області нижчих приматів еволюціонує у двох напрямках: подальша диференціація і розростання аферентних шарів кори при відносній одноманітності загальної структури поля. У вищих мавп це поле відзначається меншою диференціацією, але ширина кори більша, а її верхній поверх (1 – 3-й шари) переважає над нижнім. Аналогічна тенденція зберігається і в людини.

Філогенетично нова НИЖНЬОТІМ'ЯНА ОБЛАСТЬ виділяється на базі старих рецепторних структур кори великих півкуль. Вона становить собою досить стабільну в еволюційному плані формацію, яка у приматів мало диференційована. У *нижчих* мавп нижньотім'яна область відзначається меншою товщиною кори і більш щільним розташуванням клітин у всіх її шарах. Розміри цієї зони у ряді Примати прогресивно збільшуються і відносно загальної площі кори великих півкуль досягають у гібонів 0,4 %, у антропоїдів – 3,4 %, у людини – 8,7 %. Змінюються топографічні відношення нижньотім'яної області і з іншими структурами кірки. У *шимпанзе*, які є своєрідною перехідною формою від деревного до наземного способу життя, збільшується ширина кори у

нижньотім'яній області, клітинні елементи розташовуються рідше, розвиваються пірамідні шари, особливо третій і частково – четвертий. Інтеграція з іншими відділами кори здійснюється за рахунок міжнейронних зв'язків і перехідних зон.

Прогресивне розростання нижньотім'яної області свідчить, що її значення в еволюційному розвитку приматів збільшується. Значна міжвидова індивідуальна мінливість окремих ознак цієї системи корелює з великою функціональною лабільністю і пластичністю відповідних форм поведінки.

Типово нижньотім'яні поля 39 і 40 з'являються *тільки* в людини. Вони заходять на внутрішню поверхню тім'яної покривки і займають обидві стінки верхньо-задньої гілки сильвієвої борозни і верхньоскроневої борозни. Тут перехрещуються зони багатьох кіркових аналізаторів, у тому числі слухового, шкірного та зорового. Це біологічна основа вищої психічної діяльності і мислення. При її пошкодженнях у людей розладнується читання, рахування, письмова мова, втрачається її зміст, оскільки людина перестає розпізнавати букви, цифри, слова. Одночасно зникає цілеспрямованість дій тощо.

В АНТРОПОГЕНЕЗІ тім'яні частки відзначаються наявністю трьох етапів інтенсивного росту:

- нижньотім'яний (найдавніший) осередок швидкого розвитку з'являється у архантропів майже одночасно із формуванням нижньолобної зони;
- інсулярний осередок нижньотім'яної області з'являється у пізніх архантропів синхронно з паракоронарною зоною росту лобних часток, яка відповідає за аналіз тонкої моторики;
- верхньотім'яний осередок формується паралельно з розвитком базальних ланок лобних часток, що відповідають за координацію рухової активності і формування емоційних реакцій.

Збіжність морфологічних перебудов тім'яної та лобної часток свідчить про важливу роль нових функціональних систем специфічно людського рівня у синхронних змінах функціонування інших систем ГМ і подальшій еволюції приматів.

Еволюція скроневої частки

Прогресивний розвиток скроневої області у філогенезі ссавців пов'язаний із її диференціацією на поля 20 – 22, 41, 42. Алокортікальні

структури послідовно витискуються з бічної, а потім і з базальної частин на медіальну поверхню. Межа між старими і новими формаціями проходить уздовж нюхової борозни, яка опускається все нижче.

У *тупайї*, *довгоп'ята та нижчих мавп* у скроневої області виділяються дві зони (слухова і власне скронева), які розташовуються вище нюхової борозни. У лемурів відповідні області поділяються вже на три поля. У шимпанзе та орангутана з'являються філогенетично нові перехідні поля 22/38, 21/38, 20/38.

В АНТРОПОГЕНЕЗІ еволюція скроневиx часток відзначається багатьма своєрідними рисами, які створюють дуже складну картину її розвитку. Еволюційні перетворення скроневої області йшли від заднього їх відділу до переднього. При цьому *задній відділ* змінювався синхронно з *тім'яною* часткою. *Середній відділ* прогресивно ріс протягом антропогенезу і стабілізувався лише у людини сучасного типу, створивши єдиний скронево-тім'яний блок. Осередок його інтенсивного розвитку відмічався в архантропів, а у палеоантропів він розпався на декілька епіцентрів. *Передній відділ* скроневиx часток щільно прилягав до лобних часток у людиноподібних мавп і прегомінідів. В архантропів між скроневою та лобною областями з'явилася досить довга і широка щілина, змінився лобний край. Особливо сильно ріс його задній відділ. Тут сформувався моторний бугор, який відповідає *зоні Брока* у сучасних людей (скронево-лобна підобласть, поля 44, 45). У скронево-тім'яній підобласті сформувався *центр Верніке* (поля 37, 40, 42). Ці структури беруть участь у реалізації *мовної функції*. У сучасної людини найбільш розвинений передній відділ скроневиx часток.

Таким чином, у скроневиx частках зосереджується кірковий центр ядер слухового аналізатора і слухових компонентів мови, що має велике значення для функціонування другої сигнальної системи людини. При пошкодженнях цієї області втрачається здатність розрізняти звуки, розлапнується мова.

Еволюція потиличних часток

Потилична область має подібну будову у всіх приматів, а її загальні еволюційні зміни стосуються зменшення відносної поверхні, переміщення полів на медіальну та базальну поверхні, а також у глибину борозен, зростання диференціації полів.

Відмінності філогенетичного розвитку полягають у розбіжностях цитоархітектоніки та мієлоархітектоніки: у нижчих мавп спостерігається чіткий поділ потиличної області на поля і підполя, а у вищих приматів чіткі межі між ними відсутні.

Для *широконосих* (південноамериканських) *мавп* характерна тонка диференціація шарів кірки не тільки потиличної, а й нижньотім'яної та прецентральної областей. Це пов'язано з розвитком зорового аналізатора, особливо тієї його частини, яка функціонує в комплексі з іншими органами чуттів. Так, капуцини мають чіпкий хвіст і можуть висіти на ньому, звільняючи кінцівки для додаткового всебічного обстеження предметів. Унаслідок цього у них периферійна частина шкірного аналізатора розвивається в комплексі із руховим та зоровим аналізаторами.

У *макак-резус*, які мешкають у тропічних лісах і ведуть деревний спосіб життя, в усіх шарах кори переважають клітини зернистого типу, пірамідних нейронів мало. Із нервових волокон у них розвинені головним чином поперечні, а радіальні – тонкі.

Павіани, які населяють відкриті території, відзначаються зростанням у корі клітин пірамідного типу і значним розвитком радіальних нервових волокон, а поперечні виражені слабо.

Серед вищих мавп *орангутани* ведуть деревний спосіб життя, а шимпанзе – напівдеревний-напівназемний. Внаслідок цього у перших у корі переважають клітини типу зерен, які розташовані досить щільно і мають невеликі розміри. У них добре розвинені перший – третій шари кори та поперечні волокна.

Ці ознаки поєднують орангових із нижчими та широконосими мавпами, але вони не є свідченням примітивності будови їх неокортексу. У цьому випадку вони становлять собою спеціалізацію кіркового кінця зорового аналізатора, який функціонує у специфічних умовах довкілля.

Шимпанзе характеризуються наявністю чітко вираженого пірамідного типу клітин у потиличних частках і певною концентрацією радіальних пучків волокон, які мають більший діаметр у правій півкулі.

В АНТРОПОГЕНЕЗІ еволюційна перебудова потиличних часток включала два основні етапи: рівномірне збільшення розмірів від архантропів до неантропів без осередків інтенсивного росту і стабілізація росту з подальшим зменшенням розмірів у людини сучасного типу.

Таким чином, у ході еволюції у потиличних часток змінюється ширина і співвідношення шарів, зростає їх диференціація, збільшуються

перехідні зони між полями, з'являється багато мілких борозен. Нервові клітини і волокна розташовуються рідше, починають переважати радіальні пучки, які утворюють безліч синапсів, особливо у верхніх шарах кори. Такі зміни пов'язані з особливістю функціонування потиличних областей неокортексу: тут зосереджується ядро зорового аналізатора, ефективність якого дуже важлива для другої сигнальної системи людини. При пошкодженнях цієї області змінюється світосприймання, розладнюються читання, письмо.

Функціональний зв'язок еволюційно та структурно вищих і нижчих рівнів організації нервової системи здійснюється за допомогою лімбічної системи, до складу якої входять різні мозкові структури.

Лімбічна система

Лімбічна система (нюховий мозок, вісцеральний мозок) становить собою сукупність структур кінцевого, проміжного і середнього мозку, об'єднаних за анатомічними і функціональними ознаками. Вони розташовані навкруги *лімбічної звивини*, яка вентрально відмежована *борозною мозолистого тіла* (еволюційно давня, первинна структура, яка є приблизно однаковою у всіх хребетних), *поясною* (більш молода, вторинна формація, що відзначається мінливістю у представників різних видів) та *підтім'яною* (вторинна структура, може бути відсутньою) *борознами*. Лімбічна звивина спереду переходить у зону Брока, а ззаду – у гіпокампову звивину.

До складу лімбічної системи входять три групи різних структур:

1. *Молоді кортикальні формації* (частина неокортексу) представлені, перш за все, *поясною звивиною*, яка пов'язана з різними вегетативними ефекторними органами і регулює діяльність серцево-судинної системи, дихання, м'язовий тонус, нюх, смак, роботу слинних залоз тощо. Її пошкодження позбавляє страху, спричинює байдуже ставлення до інших особин.

2. *Старі кортикальні формації* (частина архікортексу): грушоподібна частка і гіпокамп (амонів ріг). Гіпокамп уперше з'являється у дводишних риб і безногих амфібій і розташовується над гіпоталамусом і таламусом. До нього (ще на нижчих рівнях філогенезу хребетних) конвертують нервові імпульси від зорової, слухової і соматомоторної еферентних систем. Він має велике значення для підтримки гомеостазу,

бере участь у вищій координації функцій розмноження і емоційної поведінки, у процесах навчання і збереження пам'яті.

3. *Підкіркові формації*: мигдалина, перетинка, деякі ядра таламуса і гіпоталамуса. Мигдалина (синоніми: мамілярне тіло, амигдалоїдне ядро, амигдала) становить собою складний комплекс базальних ядер (архістріатум), який бере участь у здійсненні координувального впливу на діяльність структур переднього мозку, у тому числі і кори. Мигдалина є філогенетично давньою частиною ГМ. Її зародки зустрічаються вже у круглоротих, а як самостійне ядро вона з'являється в амфібій і зберігається у всіх амніот (тварин, що живуть на суші). У ссавців мамілярне тіло розташоване у глибині скроневої частки. Воно сприймає сигнали з архі-, палео-, неокортексу та гіпоталамуса.

Із цих трьох типів структур ГМ і формуються основні утвори лімбічної системи (ЛС): нюхова цибулина, нюховий шлях, нюховий трикутник і передня пронизана речовина. Вони утворюють своєрідне кільце, яке має аферентні та еферентні зв'язки з гіпоталамусом і ретикулярною формацією. Його функцію довгий час пов'язували тільки з нюховою системою. Але з часом було доведено, що ЛС бере участь у регуляції вегетативних функцій і організації процесів саморегуляторної поведінки, у тому числі інстинктивної, а також у формуванні емоцій, збереженні пам'яті, регуляції станів сну і неспання, реакціях насторожування, орієнтовно-дослідницькій діяльності, агресивно-оборонній поведінці тощо.

У *нижчих хребетних* ЛС включає всі структури переднього мозку.

У *вищих хребетних* вона не стає рудиментом, а прогресивно еволюціонує разом з іншими відділами ГМ, досягаючи максимального розвитку у приматів та людини, тобто значення ЛС у філогенезі не зменшується, а поступово зростає. Так, тупайї відзначаються тим, що ЛС у них займає більшу частину медіальної поверхні ГМ, а мозолисто-крайова борозна відсутня. Вона з'являється тільки у напівмавп. Борозни, що обмежують у цих тварин лімбічну область, утворюються внаслідок розростання неокортексу.

У *широконосих приматів* мозолисто-крайова борозна стає довшою. Це пов'язано з поширенням уперед прецентрального полюв.

Вищі мавпи відзначаються появою підтім'яної борозни завдяки прогресивному розвитку верхньотім'яних полюв. Еволюція лобних часток у вищих приматів пов'язана з особливим ускладненням і ЛС, появою у ній власних борозен, відокремленням полюв і підполів, які стають

усе більше диференційованими. А саме, якщо у лемурів до складу ЛС входить три поля, то у мартішкоподібних – уже чотири, у вищих мавп – 22, а у людини – 28 полів. Вони утворюють концентричні пояси, які подібні у всіх приматів і відрізняються тільки більшою чи меншою щільністю розташування клітин.

Таким чином, прогресивний розвиток ЛС від нижчих хребетних до вищих мавп і людини свідчить, що її функції мають велике значення для виживання саме на пізніх етапах еволюції. Оскільки вони стосуються багатьох сторін адекватної пластичної поведінки, можна зробити висновок, що екологічну перевагу забезпечували вже не суто морфологічні ознаки, а особливості психічного відображення і відповідної рухової активності.

4.4. Еволюція психічного відображення

ПОВЕДІНКА – це здатність тварин змінювати свої дії у відповідь на вплив внутрішніх і зовнішніх факторів. Вона становить собою невід'ємну частину психічного відображення, формування якого йшло згідно з основними еволюційними закономірностями.

Вперше воно виникає у найпростіших одноклітинних тварин. Це *нижчий рівень* ЕЛЕМЕНТАРНОЇ СЕНСОРНОЇ ПСИХІКИ, на якому діяльність організмів відповідає тому чи іншому окремому фактору середовища, а відображення дійсності має форму елементарного відчуття. Поведінка найпростіших складається, головним чином, з автоматичних переміщень у просторі в бік подразника або від нього (позитивні та негативні *таксиси*). Подразниками можуть бути сила тяжіння (*геотаксис*), світло (*фототаксис*), хімічні речовини (*хемотаксис*), температура (*термотаксис*), напрям і сила течії (*реотаксис*) тощо. Уже ці елементарні форми поведінки потребують механізмів прямих та зворотних зв'язків між рецепторами клітини та її руховими системами (війки, джгутики). У поведінці одноклітинних організмів знайдено і зародки індивідуальної пристосованості: звикання до стимулу, здатність вибору між харчовими і нехарчовими об'єктами тощо.

На *вищих рівнях* сенсорної психіки перебувають багатоклітинні безхребетні тварини. Під час зростання різноманітності живого залишалось усе менше вільних екологічних ніш і переважне виживання могло забезпечуватися, перш за все, прогресивними змінами поведінки,

почала складатися ПЕРЦЕПТИВНА ПСИХІКА. Для неї характерним є те, що діяльність тварин спрямовується не на окремі властивості факторів середовища, а на весь комплекс умов, тобто *на ситуацію*. На нижчих рівнях перцептивної психіки перебувають такі безхребетні як головоногі моллюски та членистоногі, а на вищих – хребетні тварини. У них зберігаються усі форми таксисів, які об'єднують під загальною назвою ФІЗІОЛОГІЧНА ПОВЕДІНКА. Наприклад, *дрозофіла* у трубіці, що стоїть вертикально, переміщується у її верхню частину (негативний геотаксис); у *гідри* спостерігається позитивний фототаксис, а у *домового клопа* – негативний; у *малярійного комара анофелес* – від'ємний фототаксис на сильне світло і додатний – на слабке; *форель* утримується проти течії, аналогічно поводяться *птахи і комахи* у вітряну погоду (негативний реотаксис відносно течії або повітря); *гризуни* (пацюки, миші тощо) орієнтуються під землею у темряві за допомогою вібрисів, котрі під час пересування у тунелі повинні торкатися його стінок (стереотаксис або тигмотаксис); майже всі види тварин чудово орієнтуються за Сонцем і т. п.

Поведінка вищих тварин суттєво ускладнюється за рахунок інстинктів, різних форм навчання, елементарної розумової діяльності (ЕРД) тощо. Завдяки цьому не тільки забезпечується пристосування до постійно діючих факторів довкілля (за допомогою безумовних рефлексів), а і створюється можливість імпровізації на випадок несподіваних змін зовнішнього середовища.

Накопичення індивідуального досвіду зумовлює формування *випереджального відображення дійсності*, яке отримало максимальний розвиток у вищих тварин і проявляється у здатності екстраполювати минулий досвід на нові ситуації. В активності багатоклітинних організмів розрізняють дві важливі складові частини: індивідуальна та групова поведінка. Проміжне положення займає сигнальна поведінка (*біокомунікація*).

Усі типи індивідуальної активності взаємозумовлені і тісно переплітаються між собою, створюючи систему цілісної поведінки особини, котра організована за ієрархічним принципом: нижчі рівні організації представлені елементарними діями, а вищі – розгалуженими послідовностями відносно простих дій. Утворюється складний *екологічний комплекс*, до якого входять фізіологічна поведінка (таксиси), безумовні рефлекси, інстинкти, елементарна розумова діяльність

(ЕРД) і поведінка як результат навчання.

4.4.1. Безумовні рефлекси та інстинкти

РЕФЛЕКСИ – реакції організму на зміни внутрішнього та зовнішнього середовища, котрі здійснюються за допомогою нервової системи. Рефлекси поділяються на умовні та безумовні.

УМОВНІ РЕФЛЕКСИ набуваються протягом індивідуального життя особини. Вони пов'язані з навчанням, індивідуальним досвідом і забезпечують пристосування до змінних умов середовища. Більш докладний аналіз їх буде виконано далі.

БЕЗУМОВНІ РЕФЛЕКСИ – природжені, специфічні для виду реакції особини, котрі зберігаються протягом усього її життя і забезпечують ефективно пристосування до найбільш сталих факторів середовища. Серед них можна виділити прості, складні та найскладніші рефлекси (інстинкти). *Прості безумовні рефлекси* вичерпуються харчовими, статевими і захисними потребами організму, а їх дуги проходять через спинний і довгастий мозок. Центри *складних безумовних рефлексів* містяться у середньому та вище розташованих відділах головного мозку. На основі досить розгалуженої системи простих і складних безумовних рефлексів формуються інстинкти.

Загальна характеристика інстинктів

ІНСТИНКТИ – природжені, генетично закодовані елементи поведінки, котрі реалізуються без попереднього навчання і виникають у ході еволюції як адаптації до відносно постійних компонентів середовища. Основною відзнакою інстинктів є стійкість. Наприклад, *гусінь соснового похідного шовкопряда* іде колоною. Коли в експерименті перемістили першу особину за останньою, то уся група ходила по колу тиждень. *Жук скарабей* робить кульку із гною і тягне до сховища. Йому зробили перепону з аркуша паперу, і жук не здогадався обійти її, а намагався прорватися через папір протягом трьох діб, а потім покинув кульку. Багато видів *птахів* не могли знайти гніздо, коли за їх відсутності його перенесли на 1 – 5 метрів, і починали будувати нове. Американський *енот-полоскун* мисе будь-яку їжу, а в неволі – і дитинчат, роблячи це дуже сумлінно, навіть до загибелі малечі. Описано випадок, коли у *корови* забрали телятко і дали замість нього опудало. Мати продовжувала старанно вилізувати його, доки шкура не тріснула й не вилізла солома. Тоді

корова з'їла її і заспокоїлася.

Безліч подібних ситуацій свідчить, що основною ознакою інстинктів є обов'язкова реалізація певної послідовності дій навіть за умови біологічної недоречності подібної поведінки. Цей недолік було усунено під час еволюції вищих тварин за допомогою набуття здатності до відповідних модифікацій поведінки під впливом зовнішніх факторів, в тому числі і соціальних. Реалізація таких інстинктів починає залежати від:

- *стану тварини і домінуючої потреби, конкретної ситуації*, наприклад, на чужій території тварини рятуються втечею, а на своїй – атакують; больове подразнення у миші, що домінує у групі, викликає агресивну реакцію, а у підлеглої – захисну;

- *віку тварин*, наприклад, у молодих тварин переважає дослідницька поведінка, котра змінюється обережністю і реакцією страху; у людей дитина спочатку посміхається усім, а потім – лише знайомим тощо.

За еволюційним походженням найскладніші безумовні рефлекси (інстинкти) можна поділити на вітальні, зоосоціальні та саморозвитку.

Вітальні складні безумовні рефлекси

Вітальні складні безумовні рефлекси спрямовані на індивідуальне і видове збереження. До них належать *харчовий і питний рефлекси, сон, оборона, рефлекс економії сил* тощо. Реалізація цих рефлексів залежить від конкретної ситуації та власного досвіду тварини. Наприклад:

- можливе мирне співіснування у агресивних тварин, коли це не необхідно;

- стимуляція латерального гіпоталамуса викликає агресивну поведінку, але спрямовується вона на субдомінантну особину і майже ніколи на самицю або вожака;

- якщо у відповідь на напад демонструється агресія, то нападник починає захищатися тощо.

Численними дослідженнями доведено, що *полювальна поведінка* суттєво не залежить від харчової потреби, оскільки у межах будь-якого виду є тварини, котрі не вбивають навіть голодні, і є такі, котрі вбивають, навіть якщо вони ситі. Такі особливості можуть бути пов'язаними з мінливістю відповідних анатомічних ознак: центральна частина мигдалини активує полювальну поведінку, а її медіальна частина – гальмує. У тварин узагалі немає агресивності заради агресивності, в її основі лежать оборонний рефлекс самозбереження, боротьба за самицю, терито-

рію та місце у груповій ієрархії. Тільки внаслідок патології, наприклад, при пошкодженні латерального гіпоталамуса, втрачається біологічна доцільність агресивності. У природних умовах агресивність є складовою частиною АГОНІСТИЧНОЇ ПОВЕДІНКИ, котра становить собою комплекс дій, які спостерігаються під час конфліктів між особинами одного виду і включають взаємні погрози, напади на суперника, тікання від нього, переслідування, демонстрацію підпорядкування.

Подібним ситуаціям властиві декілька видів агресії:

- агресія хижака, що викликається присутністю жертви;
- агресія при зустрічі двох незнайомих статевозрілих самців;
- агресія, котра породжується страхом; це характерно для тварин, які опинилися у ситуації, з якої немає виходу, і звичайно передусе спробі втекти;

- агресія у відповідь на стимули, неприємні для тварини;
- агресія, пов'язана із захистом території. Вона формується паралельно зі становленням територіальної поведінки і характерна для статевозрілих тварин, бо в цих процесах велику роль відіграють статеві гормони. Така агресія може бути індивідуальною або колективною, що пов'язано з особливостями охорони території у різних видів тварин;

- материнська агресія;
- інструментальна агресія – реакція, засвоєна внаслідок підкріплення її якимось зовнішнім чинником, наприклад, дресирування сторожових і службових собак;

- агресія, пов'язана із статтю, котра провокується тими ж стимулами, що викликають статеву поведінку.

Як свідчать численні спостереження, агресія негативно корелює з дослідницькою поведінкою: чим сильніше проявляється дослідницька активність, тим менш агресивними є тварини, і навпаки. В багатьох випадках агресія стимулюється гормонами і, щоб запобігти зменшенню чисельності популяції внаслідок конфліктів, у ході еволюції виробилося таке пристосування як зниження плодючості у найбільш агресивних особин.

Безумовний вітальний РЕФЛЕКС ЕКОНОМІЇ СИЛ полягає у тому, що тварина ніколи не буде робити нічого, що не є вкрай необхідним для виживання. Цей рефлекс досить цікаво модифікується у повсякденному житті тварин:

- якщо в камері є два важелі, натиснення на які потребує різних зусиль, але дає однаковий ефект, то тварина вибирає легший;
- тварина продовжує натискати на важіль, навіть якщо їжі у камері багато, але дістати її важко;
- якщо для одержання їжі потрібно натиснути на важіль багато разів, то тварина буде рідше виконувати усю послідовність натискань, але їстиме значно більше.

Вже на рівні цього безумовного рефлексу формуються певні внутрішньопопуляційні відносини між "робітниками", які добувають їжу натисненнями на важіль, і "паразитами", котрі лише споживають цю їжу. При ізольованому утриманні кожна із цих особин може однаково успішно натискувати на важіль, але, коли їх об'єднують, спостерігається розподіл соціальних функцій.

Ізоляція малечі від одноліток і матері сприяє формуванню майбутнього паразита. Спочатку це пасивний паразитизм, який змінюється активним: особина-паразит починає кусати і підштовхувати "робітника" до важеля.

Рольові (зоосоціальні) безумовні рефлекси

Зоосоціальні безумовні рефлекси реалізуються тільки при взаємодії з іншою особоною. Вони лежать в основі статевої, батьківської, територіальної поведінки, емоційного резонансу (співпереживання) і відіграють головну роль у формуванні ієрархічних взаємовідносин.

ІЄРАРХІЯ – форма поведінкових зв'язків між особинами в групі для регуляції доступу до їжі, сховиська, особин протилежної статі.

Важливу роль у підтриманні ієрархічної структури відіграє *домінування*, котре визначає спрямований вплив однієї особини на інших або напрям цього впливу. Інколи це може набувати характеру майже прямої зміни генотипу. Наприклад, у великих кішок (леви, леопарди тощо), лемурів, макак, павіанів, горил, шимпанзе та інших тварин домінуючий самець нерідко вбиває дитинчат від попереднього лідера, змінюючи тим самим генофонд популяції. Домінант-гамадрил може вбити власного сина, якщо той надто бешкетує, відвертає увагу і дестабілізує групу. Соціальна організація взагалі має величезне значення у житті багатьох тварин, а відповідні механізми нерідко виявляються сильнішими, ніж голод, сексуальність, агресивність і страх. Наприклад, навіть після трьох

днів голодування у гамадрилів зберігається розподіл їжі відповідно до ієрархічного рангу.

Існує ціла низка генетично детермінованих особливостей особини, котрі є досить суттєвими для того, яке місце займе ця особина у груповій організації. Наприклад,

- у *цвіркунів* ієрархічні відносини залежать від довжини вусів;
- в *оленів* – від довжини рогів;
- у *гамадрилів* – від розміру іклів;
- у *горил* до першого рангу належать самці, що мають сивину на спині (з'являється у десятирічних) тощо.

Але ієрархічні взаємини не вичерпуються тільки такими морфологічними ознаками; у їх визначенні беруть участь багато інших чинників. Наприклад, у вищих мавп може спостерігатися своєрідна інструментальна ієрархія. Так, описано випадок, коли у стадо шимпанзе підкинули пусту канистру з-під бензину, котру підібрав молодий самець. Він бив по ній палицею і зчиняв страшенний гуркіт, залякавши інших особин. На якийсь час він очолив групу, але, як тільки дослідники відібрали у нього “знаряддя влади”, його було моментально скинуто з “керівної посади”. Необхідність визначитися з ієрархічним рангом може спричинювати бійки між тваринами. Для подібних ситуацій характерним є те, що навіть під час найзапекліших двобоїв тварини *не завдають* одна одній *зайвих каліцтв*. Наприклад, *жираф*, який захищається від лева і леопарда, ногами може розтрити їм череп, але у бійках між собою вони використовують не ноги, а шиї. У *баранів* дуже міцні лобні кістки, тому вони зіштовхуються головами. Подібні сутички були б смертельними для *цанів*, тому вони з'ясовують стосунки за допомогою верхньої частини рогів.

Розрізняють декілька типів ієрархії:

- внутрішньовидова і міжвидова;
- відносна і абсолютна;
- тимчасова і постійна;
- лінійна (кожна особина має свій ранг) і переривчаста (в присутності третьої особини особина А домінує над В, а за її відсутності – В над А);
- деспотична і демократична.

Часто групи самців і самок утворюють дві відносно автономні системи ієрархії. В інших випадках самці домінують над самками, а дорослі особини – над молодими. Тварини високого рангу можуть об'єднуватися для збереження свого становища у групі. Завдяки такій взаємодії у гамад-

рилів і бабуїнів (павіанів) колонію очолює не одна тварина, а декілька (своєрідний “парламент”).

Наявність ієрархії організує і стабілізує угруповання. Домінантні особини агресивні тільки до найближчих за рангом тварин. Якщо виникають сварки та бійки, вони втручаються у конфлікт на боці слабшого. Це зменшує кількість конфліктів і стабілізує групу, тобто від ієрархічної структури *виграють менше пристосовані особини*, які і підтримують її, *демонструючи пози підпорядкування*, котрі є дуже різноманітними. Наприклад, у рибок, які називаються *малобарськими даніо*, підпорядкування вожаку визначається поклонами: чим вищий ранг однієї особини, тим нижчий уклін другої. При порушенні ритуалу слідує удар рилом, ляпаси плавцями. У деяких *карпозубих рибок* також є вожак, що навіть втручається в бійки. Якщо вожака буде побито, то він бліднішає і відпливає у бік, щоб згодом повернутися, але вже у значно нижчому ранзі. *Королі*, демонструючи підкорення, притискує плавці.

Галки та ворони повертають до особин більш високого рангу потилицю. *Чайки* присідають і тріпочуть крилами, копіюючи пташенят. *Вовки* присідають і підставляють горло. У *собак* старша за рангом високо підіймає голову, а молодша заявляє про свою покору, присідаючи і підсовуючи спіднизу свій ніс до морди старшої. Людина висока, тому для демонстрації підкорення собака мусить підстрибувати.

У *павіанів* демонстрація лояльності полягає в показі вожаку голих сідниць. У *японських макак* ранг самця визначається силою і віком. У самок вік особин ролі не відіграє, більше значення має симпатія самця високого рангу. Тому серед самок постійно відбуваються переміщення з рангу в ранг, що не обходиться без сварок і бійок. Дочки та племінниці самки високого рангу автоматично включаються до центрального кола. Мати їх усіх опікає і захищає. Сини з півторарічного віку виключаються в зовнішнє коло і самостійно завойовують ранг. У мавп спостерігаються також деякі інші складні системи ієрархії. Наприклад, декілька самців можуть битися разом проти одного, більш сильного. Самка та її дитинчата з номера останнього може переміститися в більш високий ранг, якщо її “покохає” вожак і зробить своєю першою, другою чи третьою “коханою дружиною”. Дитинчата першорозрядних самок засвоюють їхні зверхні манери і копіюють войовничі пози вожаків, з якими живуть поруч, демонструючи належність до високого рангу, який ними не заслужений. Ключовою фігурою у зоосоціальних відносинах

приматів є вождь-батько, а можливість перейти в більш високий ранг не є повністю закритою й інколи навіть, як у нижчих мавп, забезпечується своєрідним підлабузництвом.

Велике значення у підтримці групової ієрархії має потреба *дотримання норм* і рефлексів, котрі забезпечують задоволення цієї потреби. Будь-які порушення норм поведінки, характерних для виду, викликають різку агресивну реакцію з боку інших особин, перш за все тих, що мають високий ранг. Як правило, порушника виганяють.

У природних умовах стосунки між домінуючими та підлеглими особинами в межах угруповання можуть набувати різних форм і домініант далеко не завжди пригноблює інших, а субдомініант може бути значно активнішим, ніж лідер. Крім того, доля домінуючої особини суттєво залежить від “суспільної думки”: члени угруповання будуть підкорятися і наслідувати вождя тільки до тих пір, доки його фізичні ознаки і поведінка лежатимуть у межах, типових для даного виду. Надто “екстравагантні манери” лідера викликають зміну домініанта. Подібний чіткий двобічний зв'язок зумовлює формування взаємних адаптацій, котрі і визначають гомеостаз угруповання.

Ієрархічна поведінка, як і більшість біологічних явищ, має свої вразливі сторони. Так, мотивація слідування за лідером у пацюків при виборі дверей у лабіринті виявляється сильнішою, ніж власний досвід вибору. Внаслідок цього пацюки без лідера знаходять потрібні двері приблизно у 70 % випадків, а з лідером – у 40 %.

Здійснення зоосоціальної поведінки найтісніше пов'язане з передніми відділами неокортексу та ядрами мигдалеподібного комплексу, котрі відповідають за взаємодію та співіснування різних мотивацій.

Велике значення для реалізації рольових безумовних рефлексів має ЕМОЦІЙНИЙ РЕЗОНАНС, який полягає у тому, що сигнали емоційного стану однієї особини (вокалізація, пахучі речовини, особливості поведінки тощо) змінюють поведінку іншої особини.

Емоційний резонанс необхідно відрізнити від наслідувальної поведінки: під час емоційного резонансу дії іншої особини не повторюються, а поведінка контактера *мотивується* сигналами, що надходять від партнера по спілкуванню. Наприклад,

– пацюки уникають тієї половини клітки, де зберігся запах щурів, які зазнали болювого подразнення;

- пацюки, мавпи та інші тварини зменшують число натискань на важіль для одержання їжі, якщо це супроводжується больовим подразненням іншої особини;
- присутність у сусідній клітці голодного пацюка примушує сити особину частіше натискувати на “харчовий” важіль;
- у пацюків, собак, мавп на основі емоційного резонансу можна виробити умовні рефлекси взаємодії: якщо натискання на важіль однією особиною одночасно супроводжується больовим подразненням іншої, то приблизно 30 % тварин швидко навчаються рідше користуватися “харчовим” важелем, 45 % – після того, як їх самих використовували у ролі жертви, у 25 % такої поведінки взагалі не спостерігалось.

Нейродинамічною основою індивідуальної реакції тварин на сигнали оборонного збудження партнера є *мигдалина, центральна сіра речовина, гіпоталамус*. Вони визначають якісну спрямованість зовнішніх стимулів і формують відповідну мотиваційну систему. *Гіпокамп* утворює інформаційну підсистему, котра оцінює вірогідність підкріплення умовних сигналів.

Складні безумовні рефлекси саморозвитку

Для безумовних рефлексів саморозвитку характерними є такі властивості:

- вони не пов'язані з індивідуальними та видовими адаптаціями до конкретних умов довкілля, а охоплюють такі акти поведінки, котрі звернуті в майбутнє і сприяють засвоєнню нових просторово-часових середовищ;
- вони самостійні, тобто їх не можна вивести з інших потреб організму або звести до інших мотивацій.

До них належать дослідницька поведінка, безумовний рефлекс свободи (опір приневоленню), рефлекс превентивної "озброєності", імітація, гра.

ОРІЄНТОВНО-ДОСЛІДНИЦЬКА ДІЯЛЬНІСТЬ ТВАРИН становить собою комплекс різноманітних поведінкових реакцій, спрямованих на зміни у зовнішньому середовищі. *Орієнтовний рефлекс* в еволюційному плані сформувався досить пізно: його не мають риби та амфібії, у плазунів є лише його зародки і тільки птахи та ссавці повною мірою відзначаються здатністю до нього. Спеціальні рецепторні зони для цього рефлексу відсутні, тому він може бути викликаний численними зов-

нішніми сигналами. У відповідь на них першими включаються соматичні реакції, котрі проявляються або у повороті очей, вух, голови у бік несподіваного подразника, або у припиненні будь-якої діяльності (затаювання). Одночасно змінюється частота дихальних рухів і скорочень серця, звужуються периферійні кровоносні судини та розширюються мозкові тощо. Внаслідок цих процесів організм готується до термінового виконання нових рефлексорних дій: якщо подразник інтенсивний або болючий, то орієнтовний рефлекс змінюється оборонною поведінкою, але якщо небезпека відсутня, стимулюється *дослідницька активність*. Вона є самостійною потребою тварини в одержанні інформації і становить собою пошук нових стимулів із невизначеним прагматичним значенням. Інформаційний голод має для тварин трагічні наслідки: змінюється маса головного мозку, товщина кори, хімізм. Збагачене середовище стимулює синтез ДНК у нервових клітинах, а сенсорна ізоляція гальмує цей процес.

На основі орієнтовно-дослідницького безумовного рефлексу легко виробляються умовні інструментальні реакції, в яких єдиним підкріпленням слугує можливість здійснювати дослідницьку діяльність. Наприклад, *пацюки* навчаються знаходити вихід із лабіринту, щоб засвоїти нову територію; *собаки та макаки-резус* опановують користування важелем, який відкриває вікно у сусідню кімнату, тощо.

Серед тварин, які живуть групами і мають певну ієрархію, дослідницька поведінка найбільш характерна для особин середнього рангу. Наприклад, коли у клітку з пацюками поставили новий важіль для одержання їжі, домінуючий самець намагався його закопати, а наближена до нього самиця наслідувала таку поведінку. Особини низького рангу взагалі бояться нового і не можуть самостійно опановувати нові об'єкти довкілля, вони користуються лише тим важелем, який вже засвоїли особини середнього рангу. Для справжньої дослідницької поведінки необхідні передні відділи неокортексу і ядра мигдалевого комплексу, а її підкріплення тісно пов'язане з механізмами позитивних емоцій. Ефект задоволення від дослідницької активності реалізується за участю ендогенних опіатів.

БЕЗУМОВНИЙ РЕФЛЕКС СВОБОДИ полягає у тому, що тварина опирається будь-яким спробам обмежити її рухову активність, а без цього було б неможливим задоволення найрізноманітніших потреб, тому що найменша перешкода на шляху тварини до мети виявилася б

смертельною. Рефлекс свободи – самостійна форма поведінки, для якої перешкода слугує не менш адекватним стимулом, ніж біль – для оборонної реакції, їжа – для харчової поведінки, а новий несподіваний подразник – для орієнтовної. Найсильніше опір приневоленню проявляється у диких тварин, де він переважає над голодом, спрагою і сексом. Доведено, що, коли вільну істоту позбавляють свободи (штучне утримання), то в ендокринних залозах і головному мозку порушуються нормальні процеси і тварини часто гинуть від найменшого стресу. Аналогічні механізми лежать і в основі так званого “гіпнозу” тварин в умовах примусового знерухомлення внаслідок гострого гальмування рефлексу свободи.

Розвиток цього рефлексу протягом еволюції завершився на рівні людини формуванням нейрофізіологічних механізмів *волі*. Воля не є регулятором поведінки, оскільки становить собою самостійну потребу, має свої засоби задоволення і відповідні емоції. У певних обставинах деякі люди демонструють своєрідну модифікацію рефлексу свободи – *впертість*, котра полягає в тому, що активність, викликана перешкодою, відсуває первинні мотивації на другий план і подолання труднощів стає самоціллю.

РЕФЛЕКС ПРЕВЕНТИВНОЇ ОЗБРОЄНОСТІ. Дослідження етологів свідчать про наявність у тварин і людей специфічної потреби керувати подіями, котра, частіш за все, трансформується у потребу вміти бути озброєним у широкому розумінні слова, бути компетентним.

Біологічно детермінована самостійність цієї потреби пояснює загадковість тих фактів, коли тварини багаторазово повторюють якісь дії без додаткового підкріплення. Потреба інформаційної озброєності задовольняється за допомогою двох основних безумовних рефлексів: наслідувального та ігрового.

ІМІТАЦІЙНА ПОВЕДІНКА (наслідування) забезпечує передачу досвіду від одного покоління до іншого і лежить в основі феномену сигнальної негенетичної спадковості. Ефективність дій, що імітуються, надзвичайно залежить від віку тварини та періодів її підвищеної чутливості до подібних впливів. Наприклад, дорослі людиноподібні *мавпи*, котрих своєчасно не навчили споруджувати гнізда, не здатні виконати усю необхідну послідовність операцій навіть за умови, що неодноразово бачили, як це роблять інші особини.

Велике значення в імітаційному навчанні має також ранг тварин, чия поведінка наслідується. Наприклад, попередження про небезпеку,

що надходить від високорангових індивідів, набагато ефективніше, ніж сигнали молодшої тварини. *Шимпанзе* копіюють поведінку тільки особин високого рангу, і для того, щоб навчити усю групу виконувати якісь дії, достатньо навчити вожака, лідера. Наслідувальна поведінка біологічно доцільна і тому закріплювалася природним добром, але вона має і свої вади у вигляді таких явищ як масова паніка. Сліпому наслідуванню незмінно протистоїть власний набутий досвід.

Потреба вміти у ранньому ювенільному періоді ссавців реалізується значною мірою за допомогою ГРИ. Вона сприяє формуванню надлишку знань і вмінь, які знадобляться тваринам у їх подальшому житті. Гра забезпечує фізичне тренування, оволодіння навичками боротьби, полювання, використання знарядь, сприяє розвитку спілкування з іншими особинами виду і засвоєнню групових норм поведінки.

Характерними ознаками гри є:

1) незавершеність дій. Під час гри виконуються ті ж самі рухи, що і дорослих особин виду у певній ситуації (полювання, статеві поведінка тощо), але послідовність рухів часто не завершується. Подібна поведінка може спостерігатися і у дорослих особин, але тільки у ситих;

2) виробляються нові комплекси рухів, що використовуються під час дресирування тварин;

3) змішання функціонально різних моторних актів, наприклад, елементів полювання і статевої поведінки;

4) невідповідність інтенсивностей окремих рухів і їх загальної послідовності, наприклад, частина рухів не завершується (укус без повного стиснення щелепи), а інші – перебільшені (стрибки);

5) дорослі особини часто самі починають гру і звичайно не реагують серйозно на ігрища інших тварин. Існує спеціальна ігрова міміка, наприклад, якщо собака припадає на груди і лапи, то вона запрошує погратися з нею;

6) ігрову поведінку можуть викликати різноманітні неадекватні подразники, наприклад, клубок, м'яч тощо;

7) ігрова поведінка легко переривається іншими видами активності (наприклад, голод, спрага тощо), оскільки вона не пов'язана з дією стійких мотиваційних факторів.

Тварини приділяють грі велику увагу і охоче нею займаються. Наприклад, ситі *мавти* завжди між їжею і грою вибирають останню, але навіть голодні (не годовані 15 годин) у 40 % випадків обирають гру.

Ізоляція *ховрахів* від однолітків уже через день подвоює час гри при наступній зустрічі. Якщо малеча не має змоги гратися, вона стає менш здатною до вироблення нових навичок у подальшому житті.

Ігрова активність тварин становить собою складний комплекс досить різноманітних актів поведінки. При цьому всі попередні (в еволюційному плані) форми поведінки не зникають, а зливаються з нею, що, у свою чергу, приводить до збагачення інстинктивних компонентів поведінки. Під час гри тварини не тільки позбавляються надлишку енергії, а й навчаються. Відбувається перебудова стереотипів поведінки, яка стає більш різноманітною і пластичною, а пристосованість тварин до змінних умов середовища зростає.

Внутрішні стимули інстинктивної поведінки

Організм кожної істоти ефективно функціонує тільки у стані гомеостазу (збалансованість усіх метаболічних процесів і рівновага внутрішнього середовища). Будь-які, ще навіть не загрозливі, відхилення життєво важливих функцій від постійного рівня негайно сприймаються різноманітними рецепторами, котрі сповіщають про них у спеціальні центри. Ця сигналізація здійснюється двома шляхами: *нервовим і гуморальним*. У першому випадку інформація проходить дуже швидко і прямує до спеціальних рецепторних зон головного мозку, особливо до гіпоталамуса, ретикулярної формації середнього мозку і довгастого мозку. При цьому відповідні нервові імпульси не тільки виконують пускову роль, індукуючи ті або інші реакції поведінки за рахунок збудження специфічних центральних апаратів саморегуляції, а і постійно сповіщають ті ж самі центри про результати виконаних дій, тобто має місце зворотна аферентація.

Гуморальна сигналізація зумовлена переносом інформації через кров, і збудження, що виникає, може зберігатися годинами, днями, місяцями і навіть роками. Важливу роль у цих процесах відіграють гормони. Головними постачальниками біологічно активних речовин, які впливають на поведінку, є *статеві залози* (андрогени – тестостерон, естрогени: естрадіол і естрон), *плацента* (прогестерон – підтримує вагітність), *надниркові залози* (мозкова речовина – адреналін і норадреналін, кіркова речовина – 28 різних стероїдів, що регулюють обмін білків, вуглеводів, мінеральних елементів і води), *гітофіз* (меланостимулювальний, адренокортикотропний, соматотропний, тиреотропний, гормони, про-

лактин, вазопресин, окситоцин тощо). В нервовій системі гормони впливають на морфологічні структури, фізіологічну активність і функцію нейромедiatorів.

Ефективність гуморальної регуляції гомеостазу пов'язана з терміном формування в організмі клітин з рецепторами до гормонів (мішені) і суттєво залежить від генотипу особини, її індивідуальних відмінностей, пори року, статі, виду тварин. Наприклад, гормони відіграють вирішальну роль у *своєчасній* індукції материнської поведінки, а не просто у її виникненні, тому що малеча може не дочекатися уваги з боку матері і загинути. *Агресивна поведінка* і пов'язане з нею становлення ієрархії значною мірою зумовлені гормонами статевих залоз, надниркових залоз і гіпофіза тощо.

Характерною особливістю процесів підтримки гомеостазу є те, що вони протікають у формі різноманітних *біоритмів*, які можуть змінювати поведінку тварин відповідно до конкретних умов середовища і, в свою чергу, також спираються на системи саморегуляції організму.

Сукупна діяльність механізмів, які відповідають за підтримку рівноваги внутрішнього середовища організму, приводить до утворення єдиної нейроендокринної системи, котра лежить в основі виникнення мотивацій.

МОТИВАЦІЯ – активний стан мозкових структур, який примушує вищих хребетних тварин і людину виконувати певні дії, спрямовані на задоволення своїх потреб. Вона робить поведінку цілеспрямованою, орієнтуючи її або безпосередньо (безумовні рефлекси, інстинкти), або за допомогою індивідуального умовно-рефлекторного досвіду (навчання). Розрізняють такі мотивації:

- *індивідуальні* – спрямовані на підтримку гомеостазу організму (голод, спрага, уникання болю, статевий потяг і т. п.);
- *групові* – турбота про потомство, пошук місця в ієрархії тощо;
- *пізнавальні* – дослідницька поведінка, ігрова діяльність і т. д.

Нейрофізіологічні механізми індивідуальних мотивацій полягають у тому, що зміни внутрішнього середовища організму трансформуються у процес збудження, котрий активує специфічні структури гіпоталамуса. Звідси мотиваційний стан поширюється на лімбічну систему і кору головного мозку, де і формується програма поведінки, здатної викликати задоволення відповідної потреби і зникнення мотивації. Якщо особина вибрала хибний алгоритм поведінки і не досягла мети, то стан мотиваційного збудження зберігається, а відповідні мозкові структури

запропонують новий перебіг дій, спрямований на задоволення цієї потреби і т. д.

Таким чином, саме на основі мотивацій виникає специфічна поведінка тварин у їх найближчому оточенні. Досить часто у житті тварин бувають випадки, коли декілька параметрів гомеостазу одночасно відхиляються від норми і формуються різні мотивації. Їх взаємодія і реалізація здійснюються за домінантним принципом: усією діяльністю головного мозку заволодіває те мотиваційне збудження, котре викликане найбільш нагальною біологічною потребою.

Зовнішні стимули інстинктивної поведінки

Після виникнення мотивації поведінка тварин спрямовується на пошук у зовнішньому середовищі відповідних сигналів (*релізери*, складні подразники, сигнальні комплекси і т. п.), котрі необхідні для задоволення нагальної потреби і формування цілеспрямованої (апетентної) поведінки. Наприклад, для реалізації сезонної активності тварин дуже важливими є статеві гормони, котрі виділяються під впливом зовнішніх факторів, і, залежно від напрямку їх дії, поведінка тварин може суттєво змінюватися. Так, у *багатьох тварин* в експерименті при штучно скороченому дні (імітація зими) не зафіксована нормальна активність статевих залоз навіть весною і навпаки, збільшення денного відтинку часу взимку (імітація весни) викликає їх функціонування. У *пацюків* за допомогою маніпуляцій із зовнішніми факторами можна збільшити період догляду за потомством з 15 – 20 днів до року .

Регуляторна функція зовнішніх факторів пов'язана з тим, що, незважаючи на мотиваційне збудження, інстинктивні дії заблоковані системою спеціальних нейросенсорних систем, котрі виконують функцію *природжених пускових механізмів*. Вони забезпечують виконання необхідних актів поведінки тільки у біологічно адекватних умовах середовища, тобто у *пусковій ситуації* (наприклад, дзвінок наприкінці уроку; тварини чекають, доки їм дадуть їсти або вискочить жертва тощо).

Для дії пускових механізмів характерною є вибірковість реагування на зовнішні стимули, тобто вони спрацьовують тільки у відповідь на певну комбінацію подразників, які називають *ключовими*. Це такі ознаки компонентів середовища, на які тварини реагують незалежно від їх індивідуального досвіду природженими, типовими для виду формами поведінки. Носіями цих ознак можуть бути інші тварини, рослини,

об'єкти неживої природи. Наприклад, коли *птахи* (чайки, кури, качки, орли, лебеді та ін.) насиджують яйця, релізером для них слугує їх форма; для *пташенят сріблястих чайок* – червона пляма на кінці дзьоба дорослих особин; для *малечі співучих птахів* – поштовх гнізда тощо. У відповідь на такі адекватні подразнення індукується відповідна інстинктивна поведінка: малюки набирають характерні пози жебрацтва, виконують певні рухи.

Важливою особливістю релізерів є те, що вони підкоряються *закону сумачії*: чим дужче виражений ключовий подразник, тим сильніша реакція тварин аж до біологічно абсурдної поведінки. Наприклад, птахи можуть викидати справжні яйця, якщо штучні предмети мають більший розмір.

Коли тварина не знаходить у довкіллі необхідних стимулів або із складного ланцюга актів поведінки випадає хоча б одна ланка, можлива неадекватна реакція на байдужий у нормі подразник. Так, реалізація репродуктивної функції за відсутності особини протилежної статі може викликати спроби спаровування з неживим предметом або з представником іншого виду тощо. Тварини, що з якихось причин були виключені з розмноження, намагаються відібрати дитинчат у інших особин, а потім нерідко кидають їх напризволяще (чайки, пінгвіни, деякі мавпи та ін.).

Ключові подразники мають *складну структуру* і вміщують три частини: індиферентну, нову та рефлекторну. Вірогідність генералізації інстинктивної поведінки залежить, перш за все, від співвідношення нової та рефлекторної частин релізера, а саме: ймовірність прояву інстинкту зменшується за умови, що зростає нова і зменшується рефлекторна складова частини відповідного зовнішнього стимулу. Наприклад, коли птахи вигодовують пташенят, то попередні ключові подразники (гніздо, яйця) втрачають своє значення, а релізером стають пташенята. Для дорослого птаха такий подразник виглядає так: індиферентний компонент – усе звичайне у навколишньому середовищі; рефлекторний – відкритий рот, рожеве піднебіння, жовтизна у куточках рота, пози жебрацтва; новий – пташенята підрастають, хворіють, міняють пір'я тощо. Якщо нова частина релізера починає домінувати, то інстинкт втрачає свої значення, і відповідні дії відносно малечі не виконуються (хворих пташенят не годують і викидають із гнізда). У цьому випадку ми маємо справу із дією *стабілізуючого*

природного добору, котрий зберігає нормальний морфологічний тип особин виду за рахунок використання генетично запрограмованих дій батьків відносно кволої малечі.

4.4.2. Емоції як регулятор поведінки

ЕМОЦІЇ – суб'єктивні реакції тварин і людини на вплив внутрішніх і зовнішніх подразників, які проявляються у вигляді задоволення або незадоволення, радості, страху і т. п. Особливістю емоцій є те, що вони виникають лише при незагальмованому стані кори головного мозку і становлять собою адаптації, котрі забезпечують фізіологічну гнучкість організму, оскільки дозволяють надійно і швидко не тільки оцінити нагальну потребу, а і сформувавши адекватну схему поведінки, здатну її задовольнити.

ПОЗИТИВНІ ЕМОЦІЇ відносять до емоцій розвитку, тому що заради повторного переживання відповідного емоційного напруження стимулюється активний пошук нових потреб і засобів їх реалізації. Навіть небезпечність подібної поведінки і покарання не виключають повторення аналогічних дій. У природному середовищі це сприяє саморозвитку тварин у ході засвоєння нових сфер діяльності. На рівні людини роль позитивних емоцій у повсякденному житті відображається прислів'ями типу “охота перше неволі” тощо. Невдоволення позитивних емоцій переживається як *фрустрація* (низька ймовірність досягнення бажаної мети) і відчувається як дратівливість, туга через відсутність удачі. Виникає обтяжливий стан, котрий викликає прагнення звільнитися від нього. У людей можуть формуватися *реактивні депресії* типу *анатії* (ослаблення потреби, беззмістовність існування, може бути спроба самогубства), *тривоги* (неспроможність перемогти обставини, незадоволення потреби збереження), *туги* (відчуття провини, невиконаного обов'язку, незадоволення моральних потреб).

НЕГАТИВНІ ЕМОЦІЇ виникають при загрозі невдоволення *потреб збереження* і мобілізують зусилля тварин на пошук засобів їх зменшення, що активує відповідну поведінку. Невдоволення відчувається як тривога і, аналогічно до позитивних емоцій, формується відповідний обтяжливий стан.

Вірогідність задоволення емоцій оцінюється як співвідношення того, що є, і того, що необхідне для досягнення бажаної мети. Мала ймо-

вірність робить емоцію негативною, а її зростання надає емоціям позитивного забарвлення.

В онтогенезі тварин емоції виконують цілу низку життєво важливих функцій, з яких найголовнішими є :

– *функція підкріплення*, котра пов'язана з участю емоцій у процесі навчання і пам'яті, з механізмом формування нових навичок. Від феномену підкріплення залежить утворення, здійснення, згасання та особливості умовних рефлексів. Наприклад, страх має виражену аверсивність (відмовляння) і активно мінімізується твариною шляхом реакції уникання, тобто навчання шляхом залякування, погроз, покарання виявляється неефективним. Умовні рефлекси, на яких базується навчання, складаються із двох частин: емоційної стадії генералізації і пізнавальної або інтелектуальної. Під час другої стадії емоції поступово слабшають і зникають. Характер і ефективність навчання суттєво залежать від співвідношення цих стадій. Крім того, емоції змінюють поріг сприйняття, активують пам'ять, слугують додатковим засобом спілкування (міміка, інтонації тощо);

– *функція переключення* емоцій набуває особливого значення в умовах конкуренції мотивацій, коли потрібно виділити домінуючу потребу. Справа в тім, що емоції залежать не тільки від розміру потреби, а й від імовірності її задоволення. Внаслідок взаємодії цих процесів поведінка може бути переорієнтованою на мету, котра менше бажана для особини, але якої легше досягти, що знайшло відображення у прислів'ях типу “ краще синиця в руках, ніж журавель у небі” тощо. Оскільки у повсякденному житті тварин постійно виникає необхідність вибору між декількома мотиваціями і стає реальною можливість постійного обрання особиною шляху найменшого опору, що значно зменшує її пристосувальні можливості, в ході еволюції сформувався безумовний рефлекс свободи. В умовах інформаційного дефіциту люди й тварини можуть іти на ризик, іноді навмисне створюючи критичні ситуації. Але, навіть за таких умов, людина усе ж таки розраховує на сприятливий результат, якщо вона, звичайно, психічно нормальна і не самогубець. Іншими словами, в основі такої ризикованої поведінки у будь-якому випадку лежить бажання переключити емоційний знак і посилити позитивне емоційне напруження;

– *компенсаторна функція* базується на тому, що емоції можуть значно стимулювати роботу усіх вегетативних органів, тобто для стану

емоційного збудження характерною є мобілізація ресурсів організму. Формування цієї функції в ході еволюції пов'язане з тим, що емоції допомагають здійснити вибір поведінки у невизначеній ситуації, коли невідомо, скільки і для чого буде потрібно енергії у найближчі хвилини. За таких умов краще пристосованим виявиться той організм, який мав надлишок енергії і необхідних речовин на час виникнення нагальної потреби в енергетичних і матеріальних ресурсах, тобто емоційна активація метаболізму певною мірою компенсує відсутність надійної інформації відносно тих чи інших подій у житті тварин. Одночасно відбувається перехід до інших, ніж у спокійному стані, форм поведінки, принципів оцінки зовнішніх сигналів і особливостей реагування на них. Вузько спеціалізовані умовно-рефлекторні реакції змінюються реагуванням за принципом доміанти, коли особина реагує лише на головні зміни довкілля. Наприклад, розмірковування на тему “чого б ще такого попоїсти” змінюються бажанням з'їсти що завгодно. У цей час емоційно збуджений мозок починає реагувати на більш широке коло сигналів, чие справжнє значення з'ясується пізніше, в міру зіставлення з дійсністю.

На *популяційному рівні* компенсаторна функція емоцій реалізується через наслідувальну поведінку, котра взагалі характерна для емоційно збудженого мозку. Коли особина не має необхідної інформації або часу для прийняття самостійного рішення, вона мусить покластися на приклад інших членів угруповання. В *еволюційному плані* механізм порівняння різних варіантів можливого розвитку подій і оцінки ситуації за допомогою емоцій сформувався досить рано і тому має *універсальний характер*, тобто він характерний для усіх хребетних тварин. На цей рівень вибору тієї або іншої форми поведінки переходять і люди, коли у них відсутня необхідна інформація для прийняття виваженого, логічно обгрунтованого рішення. В деяких випадках аналіз подій на підсвідомому рівні може проявлятися у вигляді *інтуїції*, тобто емоційного “передчуття рішення”. Це примушує людину докладніше придивитися до явища, котре викликало відповідну емоцію, і дати йому певне логічне обгрунтування згідно з інтелектуальними можливостями особини. Оскільки емоції становлять собою *біологічно* доцільний спосіб оцінювання ситуації і не розраховані на складний аналіз тих або інших обставин, то рішення, прийняті на їх основі, можуть бути як правильними, так і хибними, що знайшло відображення у прислів'ях типу “п'яному море по коліна”, “хто обпікся на молоці, той дмухає і на воду” тощо.

Таким чином, емоції становлять собою активні стани спеціалізованих мозкових структур, які примушують тварин і людей змінювати актуальну програму поведінки для того, щоб їх мінімізувати або максимізувати.

Анатомічні центри емоцій зосереджені у лімбічній системі (гіпокамп, ядра мигдалеподібного комплексу), гіпоталамусі, передніх відділах неокортексу і пов'язані з асиметрією півкуль головного мозку. А саме, центри позитивних емоцій містяться, головним чином, у лівій півкулі, а негативних – у правій. Переважна активізація лобних, скроневих, потиличних або тім'яних частин кінцевого мозку викликає емоції певного типу і значення. Наприклад, пошкодження *лобних відділів* у людини звичайно приводить до емоційної тупості, байдужості, але іноді спостерігається синдром розгальмування і неадекватного піднесеного настрою та ейфорії. При цьому страждають головним чином вищі, соціальні емоції, а розгальмовуються примітивні вітальні потяги. При пошкодженнях *передньої лімбічної кори* спостерігається емоційно невиразна мова. Пошкодження *правого гіпокампа* дає зміни в бік інтроверсії, а *лівого* – екстраверсії. Зв'язок гіпокампа з емоціями має вторинний характер, бо він швидше інформаційний, ніж емоційний утвір головного мозку. Стимуляція ядер *мигдалини* зумовлює виникнення емоцій страху, гніву, люті, галюцинацій, тривоги і тільки дуже рідко – до задоволення. Видалення мигдалини супроводжується різким падінням агресивності. Аналогічна ситуація характерна і для *гіпоталамуса*. Склад мозкових структур, які беруть участь у формуванні емоцій, змінюється залежно від їх сили, стану особини, зовнішніх обставин тощо.

Реалізація емоцій здійснюється за допомогою усіх основних *нейромедіаторних систем*, а саме, позитивні емоції, як і мотивації, пов'язані з *норадренергічною* системою, котра стимулює споживання їжі, прискорює навчання тощо. Негативні емоції супроводжується активацією *холінергічної* системи, яка також бере участь у забезпеченні інформаційних компонентів поведінки (дослідницька діяльність) і агресії. *Серотонінергічна* система гальмує усі емоції, тому ослаблення її впливу (зменшення концентрації серотоніну в гіпоталамусі, мигдалині, гіпокампі) спричиняє агресивність. Одночасно серотонін позитивно впливає на навчання при негативному підкріпленні, а також стимулює консолідацію енграм (сліди пам'яті). Навчання за допомогою емоційно позитивного підкріплення

здійснюється за участі *ДОФАергічної* системи і таких ендогенних опіатів як ендорфіни та енкефаліни.

Таким чином, будь-які зміни гомеостазу організму активують усю систему нервової та гуморальної регуляції і сприяють формуванню мотивацій, котрі, внаслідок взаємодії з ключовими подразниками зовнішнього середовища, зумовлюють вироблення і реалізацію відповідних програм поведінки (рефлекси, інстинкти, навчання), ефективність яких оцінюється за допомогою емоцій.

4.4.3. Елементарна розумова діяльність

ЕЛЕМЕНТАРНА РОЗУМОВА ДІЯЛЬНІСТЬ (інсайт, екстраполяційний рефлекс) – особлива форма психічного відображення дійсності, за якої адаптація у вигляді нової програми поведінки виникає раптово, без попередніх спроб і помилок, без навчання. Подібні пристосування формуються на пізніх етапах еволюції і мають величезне значення для прогресивного розвитку тваринного світу у напрямі розумної істоти.

В основі елементарної розумової діяльності (ЕРД) лежить здатність тварин до засвоєння найпростіших законів природи, що дозволяє їм прогнозувати найближчі події і виконувати евристичні завдання. Наприклад:

- *пацюкам* була запропонована така ситуація: три полиці, на верхній сир, а драбинка дістає тільки до другої полиці. Після численних невдалих спроб дістати їжу одне із звірятко піднялося на другу полицю, підтягло драбинку і підставило її до верхньої полиці та дібралося до сиру;
- *пес*, який не зміг дістати кістку, стрибаючи з підлоги, підсунув ящик і вже тоді схопив бажаний трофей;
- *мавпа*, котра не мала змоги самотужки дістати банан, який лежав за межами клітки, впіймала пацюка і, захопивши його за хвіст, випустила назовні, а коли той захопив фрукт, підтягнула назад, відібравши банан і т. п.

У природних умовах ЕРД тісно поєднується з *наслідуванням*. Наприклад, актом інсайту можна вважати ситуацію, коли одна із синиць в Англії почала прокльовувати станіоль на пляшках із молоком і ласувати верхками, але коли так почала робити більшість птахів не тільки в Англії, а і на півночі Франції, то мова вже йтиме про наслідування.

Численні дослідження дозволили встановити існування чіткого взаємозв'язку ЕРД з рівнем філогенетичного розвитку нервової системи: у риб і амфібій здатність до інсайту відсутня, а у плазунів спостеріга-

ються лише її зародки. Складні варіанти екстраполяційних завдань можуть успішно вирішувати тільки вороніві птахи та хижі ссавці, але внаслідок тривалого перенапруження головного мозку у них можуть спостерігатися неврози, котрі відсутні у тварин, які приймають рішення тільки на основі навчання без участі евристичних процесів. Таке явище одержало назву *парадокс вищої нервової діяльності*. Він проявляється у формі гальмування психічних процесів особини, котра починає відмовлятися виконувати завдання. Це своєрідний захист кори півкуль від перебудження, оскільки розумовий акт, навіть у найпримітивнішій формі, дуже важкий для тварин. Передумовою подібної реакції є еволюційне минуле нервової системи, а саме: надлишкова кількість нейронів, необхідна для утворення принципово нових зв'язків і створення евристичної програми поведінки, формується у філогенезі досить пізно і тому залишається найбільш чутливою до екстремальних навантажень.

Розв'язання логічних задач потребує здібності до встановлення різноманітних зв'язків між окремими факторами довкілля, що може реалізуватися тільки за умови організації нейронів у модулі.

Морфологічним апаратом, за допомогою якого здійснюється функціональне об'єднання нервових елементів, слугує *система синаптичних контактів*. Природний добір протягом еволюції закріплював ті нейронні модулі, котрі забезпечували найбільш швидке й оптимальне виконання біологічно важливих завдань; формувалися ядра головного мозку, які відповідали за добір не будь-якої, а найбільш суттєвої та необхідної інформації. Головна роль у цих процесах належить тим відділам головного мозку, котрі пов'язані з ЕРД та емоціями, тобто з корою великих півкуль і лімбічною системою.

4.4.4. Навчання

НАВЧАННЯ – форма поведінки, яка здійснюється на основі умовно рефлекторної діяльності і становить собою короточасні або довгочасні зміни у поведінці тварин, зумовлені індивідуальним досвідом. Вдалі знахідки нових прийомів орієнтації у довкіллі фіксуються в ЦНС у вигляді енграм (сліди пам'яті) і можуть використовуватися у подальшій діяльності тварин.

Навчання зумовлює всю різноманітність психічного відображення, а його конкретна реалізація виглядає так: зацікавлена тварина виконує певні рухи, спочатку безладні та безуспішні, але потім якийсь один рух

або їх послідовність випадково дають бажаний результат. Поведінка, яка веде до мети, запам'ятовується, а невдалі спроби забуваються. В основі збереження такої доцільної послідовності дій лежать зворотні зв'язки у системі головний мозок – поведінка, котрі можуть стимулювати або гальмувати відповідні акти поведінки тварин. Реалізація таких взаємовідносин між нервовою системою і довкіллям різна у тварин і людей. А саме, під час вирішення будь-якої, навіть не дуже складної, проблеми кожна людина намагається спочатку урахувати *майбутній* результат своїх дій, тобто планує їх. Наприклад, щоб повісити картину, спочатку обирають місце, молоток, відповідні цвяхи і мотузки, приносять драбину тощо. Тварини у своїй поведінці орієнтуються на *минулу* послідовність подій, тобто, не на те, що буде, а на те, що було. Наприклад, якщо вихід із клітки до годівниці був спочатку зліва, а потім його перенесли у правий бік, то тварина, перш за все, намагається пройти зліва і тільки після багатьох невдалих спроб змінить напрямок руху. Іншими словами, тварини спочатку роблять, а потім думають (головним чином після того як не змогли досягти бажаного результату).

Механізм навчання пов'язаний із формуванням нових синаптичних контактів між нервовими елементами. Вони утворюються внаслідок того, що численні нервові імпульси після *багаторазового* подразнення нейронів змінюють їх генوم. Це викликає синтез особливих мембранних білків, які стабілізують синапси, і декілька нейронів замикаються в модуль, котрий і лежить в основі нових слідів пам'яті. Тому ефективне навчання можливе лише за умови неодноразового повторення необхідної інформації, що знайшло свій відбиток у прислів'ї “повторення – мати навчання”. За нейрофізіологічною основою розрізняють два основні види навчання: асоціативне і неасоціативне.

Асоціативне навчання

Базується на утворенні асоціативних зв'язків, котрі можуть видозмінюватися або руйнуватися відповідно до умов життя особини. При цьому однією із форм навчання виступає також і здатність *забувати*, що є дуже важливим для забезпечення гнучкості й адаптивності поведінки. Асоціативне навчання пов'язане із встановленням твариною причинно-наслідкових співвідношень, які формуються за таких умов:

– у навколишньому середовищі увагу тварини привертає якась неочікувана подія, котра стимулює активність особини;

- сама подія є життєво важливою для тварини і змінює її поведінку.

Численними дослідженнями було продемонстровано залежність навчання від двох психологічних законів: повторення і заохочування: (навчання на мотиваційно позитивній основі іде більш успішно і залежить від кількості повторів). У межах асоціативного навчання виділяють: умовні рефлекси, облігатне, факультативне, кінестетичне та оперантне навчання.

УМОВНІ РЕФЛЕКСИ. Стабільність поведінки, котра життєво необхідна тваринам у постійних умовах середовища, забезпечується безумовними рефlekсами та інстинктами, але реальні життєві ситуації потребують пластичної поведінки, котра значною мірою пов'язана з умовними рефlekсами, які відзначаються різноманітністю. Наприклад:

- *дощові черви* у Т-подібному лабіринті після отримання черги ударів електричним струмом починали рухатися в безпечному напрямі;

- у *восьминогів* умовні рефlekси на поєднання електричного струму і світла виробляються за 16 дб, а пам'ять зберігається 81 добу, їх можна навчити розрізняти малий квадрат від великого, біле коло від чорного, хрест від квадрата, ромб від трикутника тощо;

- *риби* навчаються розрізняти кольори (фіолетовий, блакитний, зелений), форму сигнальних предметів (коло – квадрат, квадрат – хрест, коло – еліпс), своїх і чужих тощо;

- *безхвості амфібії* можуть проходити нескладні лабіринти, розрізняти хрест і коло, зірку і трикутник, криву і пряму лінії, але тільки в тому випадку, коли вони рухаються. Тритони, саламандри, пуголовки із цим завданням не справляються;

- *черепахи та ящірки* гарно запам'ятовують кольори і геометричні фігури, проходять нескладний лабіринт;

- *їжаки* легко навчаються виконувати команди розгорнутися і згорнутися, можуть відкривати лапами і носом потрібні двері з декількох тощо;

- *пацюки* проходять будь-які лабіринти, розпізнають намальовані фігури, навіть коли ті входять до складу орнаменту, котрий змінює їх розмір, а також навчаються виконувати багато інших завдань.

Під час навчання, спрямованого на вироблення умовних рефlekсів, обов'язково використовують поєднання умовного подразника з безумовним, що зумовлює утворення зв'язку між ними, але це можливо тільки за умови, що час між цими сигналами був достатньо малим. Унаслідок цьо-

го спочатку нейтральний подразник стає випереджальним сигналом тих змін, які ще не настали. За характером підкріплення розрізняють умовні рефлекси як *позитивні* (мотиваційно сприятливий стимул, ласощі тощо), так і *негативні* (удар струмом). Для умовних рефлексів характерним є таке явище як *згасання*: без підкріплення безумовним стимулом вироблений рефлекс поступово зникає. У цей час тварина навчається того, що за відповідним подразником більше не слідує підкріплення. Виробляється уявлення про те, що деякі стимули не мають наслідків. Багаторазове повторення подразника зменшує реактивність, тобто виникає *звичка*. В ситуаціях, коли тварина вже навчилася розрізняти певні сигнали і відповідно реагувати на них, а потім аналогічно реагує на схожі стимули, ми маємо справу з *генералізацією* набутого досвіду. Відновлення забутих умовних рефлексів можливе після повторного поєднання умовного подразника з безумовним або після відпочинку.

ОБЛІГАТНЕ НАВЧАННЯ зовні нагадує інстинктивну поведінку, але є результатом індивідуального навчання, хоч і в жорстких видових межах. Це самостійно набуті навички, котрі необхідні для виживання усім представникам виду. Наприклад, у людини малюки охоче і самостійно сидять та повзають, але ходити на двох ногах їх учать дорослі.

ФАКУЛЬТАТИВНЕ НАВЧАННЯ включає усі форми суто індивідуальних пристосувань до конкретних умов існування, в яких живе дана особина. Наприклад, поведінка kota чи собаки у кожній конкретній сім'ї індивідуалізована відносно усіх її членів і звичаїв даної родини. Це найбільш гнучкий компонент поведінки тварин, який розвивається шляхом комплектування елементів навчання в інстинктивні дії, що суттєво розширює можливості особини за рахунок засвоєння нових сигналів. При цьому, на відміну від релізерів, котрі зберігають своє первинне значення, нові подразники набувають сигнального значення тільки в міру того, як особини запам'ятовують їх під час накопичення індивідуального досвіду. Іншими словами, природжені видові програми поведінки постійно доповнюються новими індивідуальними програмами.

КІНЕСТЕТИЧНЕ НАВЧАННЯ пов'язане із м'язовим чуттям і вивчається, головним чином, у дослідах із лабіринтом. Механізм такого навчання полягає у тому, що від кожного м'язового руху через відповідні нервові шляхи передається зворотний сигнал у головний мозок, де виникає локальне збудження. Залежно від його сили тварина, відповідно до

свого попереднього досвіду, або робить поворот, або біжить прямо. Аналогічно відбувається пересування людини у знайомій темній кімнаті.

ОПЕРАНТНЕ (ІНСТРУМЕНТАЛЬНЕ) НАВЧАННЯ спостерігається у тих випадках, коли тварина самотужки знаходить у зовнішньому середовищі умовний подразник, необхідний для задоволення певної потреби, і запам'ятовує послідовність дій, що ведуть до цього результату. Наприклад, пацюк вчиться методом спроб і помилок відкривати засув, щоб вивільнитися. Інструментальне навчання суттєво відрізняється від умовних рефлексів, коли спочатку діє умовний байдужий подразник (наприклад дзвінок), а потім слідує безумовне підкріплення (наприклад їжа). Під час оперантного навчання спочатку іде безумовне підкріплення – їжа, одержана внаслідок якогось випадкового руху, а потім тварина сама визначає, що треба зробити для того, щоб поїсти.

Неасоціативне навчання

До неасоціативного навчання відносять такі його форми, котрі не потребують утворення асоціативних зв'язків і виникають внаслідок пасивної реакції тварин на багаторазове повторення зовнішніх подразників. У таких випадках говорять про звичку (габітуація) і приховане (латентне) навчання.

ГАБІТУАЦІЯ відзначається тим, що стимул, який спочатку викликав певну реакцію особини, поступово втрачає своє значення. Наприклад, *риби* звикають до постійних рухів над поверхнею води, і реакція уникання зникає. *Птахи* лише певний час реагують на опудала. У молодих і недосвідчених тварин будь-який рухомий об'єкт викликає орієнтовну поведінку або затаювання (пасивна захисна) до тих пір, доки вони не звикнуть до нього і не перестануть реагувати як на новий стимул невідомого призначення. В цьому відношенні звичка подібна до згасання умовного рефлексу.

ЛАТЕНТНЕ НАВЧАННЯ полягає у тому, що тварина, яка активно опановує середовище, одночасно засвоює і нові засоби поведінки у ньому. Наприклад, пацюк, який мав можливість до експерименту обстежити лабіринт, потім орієнтується у ньому значно краще, ніж та тварина, котра вперше опинилася в лабіринті.

До неасоціативного навчання інколи відносять і *наслідування*, котре є характерним для тварин, які живуть зграями або стадами. Імітаційна

поведінка чудово сполучається з інстинктами, ЕРД та усіма іншими видами навчання, що і дозволило їй відіграти велику роль в антропогенезі.

Таким чином, формування ефективних програм майбутніх дій є результатом комплексного процесу порівняння і оцінки внутрішніх і зовнішніх подразників, видового та індивідуального досвіду, реєстрації параметрів виконаних особою дій і перевірки їх результатів, що і становить основу навчання.

Здатність до навчання неоднакова у тварин різного філогенетичного рівня: найпростіші, у кращому разі, можуть лише звикати до якогось подразника, більшості вищих безхребетних властиві тільки прості варіанти умовно-рефлекторної діяльності.

У *головноногих молюсків* можна вже виробити інструментальний рефлекс.

У *хребетних* спостерігаються всі форми навчання, але індивідуальні особливості тварин у здатності до нього нерідко визначаються генетично. До першої п'ятірки найздібніших до дресирування тварин входять *мавпа, слон, собака, дельфін, ведмідь*. Іноді замість дельфіна називають також кішку, свиню, коня або пацюка. Але навіть таких талановитих тварин неможливо навчити чого завгодно, тому що існують генетично фіксовані межі для навчання, котрі у певних випадках можуть бути ширшими, ніж це необхідно для конкретних умов існування того чи іншого виду. Так створюються резерви пластичності поведінки, які забезпечують краще пристосування до екстремальних ситуацій і визначають більш високий психічний рівень цих тварин.

Подібні модифікації поведінки відображають загальний шлях еволюції у напрямі зростання незалежності організмів від зовнішнього середовища: до безумовних рефлексів та інстинктів *додаються* ЕРД і навчання, що значно ускладнює навіть елементарні форми поведінки, котрі стають більш гнучкими і досконаліми. Внаслідок такого комплексного розвитку поведінки суттєво зростає пристосованість не тільки до постійно діючих, а і до змінних факторів середовища, що дозволяє тваринам засвоювати принципово нові екологічні системи.

Термінальним пунктом цього системного процесу стало виникнення виду *людина розумна*, котрий виявився адаптованим до будь-яких умов у межах Землі. Надзвичайно важливу роль в еволюції психіки відіграло формування відповідних різновидів пам'яті.

4.4.5. Формування нервової пам'яті

Збереження інформації про вже віднайдені оптимальні варіанти функціонування надзвичайно важливе для будь-якої системи, особливо для такої складної як живі організми. Їх існування взагалі унеможливується без становлення механізмів інформаційного забезпечення відповідних інноваційних добутоків. Пам'ять живої речовини або біологічна пам'ять (надалі в тексті буде використовуватися скорочення ПМ) лежить в основі життя на Землі. Першою сформувалася *генетична ПМ*, тобто здатність відновлювати певну структуру і функції живого. Дещо пізніше на її основі виникла *імунологічна ПМ* і тільки потім – *НЕРВОВА ПАМ'ЯТЬ*: здатність зберігати інформацію про події зовнішнього світу і реакції організму на них, а також можливість багаторазово вводити цю інформацію у сферу свідомості та поведінки, тобто відновлювати індивідуальний досвід. В утворенні слідів ПМ (енграм) беруть участь нейрони кори і підкіркових структур, а також клітини глії. За фізіологічною основою виділяють декілька видів нервової ПМ: сенсорну, короткочасну, довгочасну та емоційну.

СЕНСОРНА ПМ – слід у центральній нервовій системі (ЦНС) від будь-якого зовнішнього впливу, який триває 0,1 – 0,5 сек і фіксує усю інформацію, котру сприймають рецептори. Вона обробляється у корі головного мозку і має практично безмежну ємність. Це забезпечує можливість ефективного функціонування інших видів ПМ за рахунок вибіркової переробки інформації, що міститься у сенсорній ПМ.

КОРОТКОЧАСНА ПМ пов'язана з механізмом *реверберації* нервових імпульсів (утворення замкнутих ланцюгів із декількох нейронів) і зберігає інформацію від секунди до декількох годин.

Важливу роль у процесах її формування відіграють іони натрію, калію, кальцію, а також цАМФ і цГМФ. А саме, нейромедіатор, який утворюється внаслідок виникнення нервового імпульсу, активує фермент *аденілатциклазу*, котрий, у свою чергу, синтезує цАМФ, що і викликає зростання його концентрації. цАМФ стимулює систему *протеїнкіназ*, які фосфорилують різні білки, в тому числі і мембранні (приєднання фосфорної групи є загальним біохімічним засобом активації різних біомолекул). Унаслідок цього змінюється проникність мембран у відповідних синаптичних структурах.

Таким чином, *короткочасна ПМ зберігається у вигляді міжнейрональних взаємодій*. Вона тісно пов'язана із системою орієнтувально-дослідницького рефлексу, становлячи собою *механізм уваги*. Він забезпе-

чується взаємодією ретикулярної, лімбічної та асоціативної систем ГМ, тобто ПМ – результат *системної діяльності* багатьох структур мозку. Різноманітності подразників, мотивацій, підкріплень і реакцій організму відповідає розмаїття якісно специфічних станів ГМ. На стадії короткочасної ПМ іде класифікація інформації, а за допомогою проміжної ПМ здійснюється *консолідація* (об'єднання) різних форм ПМ.

ПРОМІЖНА ПМ має значно більшу ємність, ніж короткочасна ПМ, а фільтрація інформації здійснюється під час сну, коли сенсорна ПМ не зайнята сприйманням сигналів ззовні. Спочатку в період повільного δ -сну йде логічне опрацювання інформації, що викликає збільшення тривалості такого сну в інформаційно збагаченому середовищі. Потім відібрана інформація у фазі швидкого сну (стадія сновидінь) переходить у довгочасну ПМ. Цей різновид сну є адаптацією до дистресу, допомагає перемогти стан безпорадності і знайти вихід із неприємної ситуації. Тривалість швидкого сну зростає і при складному навчанні, оскільки воно містить передумови до дистресу. Швидкий сон діє на ПМ непрямим шляхом, тому що його основна функція – відновлення пошукової активності.

ДОВГОЧАСНА ПМ забезпечує збереження інформації протягом великих інтервалів часу: від декількох днів до усього життя людини. У її межах виділяють мимовільну і довільну ПМ.

МИМОВІЛЬНА, безпосередня довгочасна ПМ формується в онтогенезі першою і відповідає за не перероблену епізодичну інформацію. Її значна частина не підлягає відновленню, бо діє головним чином у сфері підсвідомого. Широкий *доступ* до неї відкривається лише в *спеціальних умовах*: електростимуляція головного мозку, гіпноз, дуже висока температура тощо. Взаємодія безпосередньої ПМ із довільною довгочасною ПМ може проявлятися під час сну у вигляді сновидінь, коли здійснюється перехід від логічних абстрактних символів до наочних образних форм.

ДОВІЛЬНА довгочасна ПМ зберігає перероблену та перетворену інформацію на основі вироблення асоціативних зв'язків і пов'язана з мовою. Вона виникає в онтогенезі досить пізно внаслідок взаємодії організму з довкіллям, соціумом.

Довгочасна ПМ формується за обов'язковою участю систем підкріплення. У першу чергу фіксуються події, котрі є важливими для благополуччя і виживання організму, для збереження виду. Реалізується це за такою схемою: система *гіпокампа* з усієї інформації, що надійшла до нього, *виділяє* нові події. Їх значення для організму оцінює система під-

кріплення емоційного апарату. Вся важлива інформація (позитивна і негативна) записується у довгочасній ПМ, формування якої є не чим іншим, як виробленням умовних рефлексів за рахунок зміни генетичної активності нервових клітин. Найбільш загальна схема функціонування відповідних механізмів виглядає так: унаслідок нейрогуморальних впливів у клітинах – мішенях утворюється імпульс, який на рівні нервової системи стимулює вихід нейромедіаторів у синаптичну щілину, що викликає активацію аденілатциклази, зростання концентрації цАМФ і збудження (деполяризацію) постсинаптичної мембрани. Іони кальцію перетікають до клітини, а потік калію зменшується. Внаслідок цього утворюється *тривалий* потенціал дії, котрий може поширюватися на сусідні нейрони. Якщо ці впливи достатньо великі за силою або діють тривалий час, то змінюється активність генетичного апарату нейронів, виділяються спеціальні білки, котрі допомагають утворенню та закріпленню нових функціональних зв'язків між нервовими елементами. Це зумовлює перебудову синаптичних структур і утворення специфічних рецепторних груп – кластерів, які сприяють швидкому проведенню тих типів збудження, котрі охоплюють усі нові комплекси нейронів. Так формуються сліди ПМ – енграми. Різноманітність кластерів разом із відповідними зворотними зв'язками і є основою довгочасної ПМ. Регуляція ефективності синаптичного проведення імпульсів забезпечується такими ендogenous речовинами:

– відомо близько тридцяти тисяч генів, які кодують специфічні для нервової системи *білки*, котрі змінюють чутливість і збуджуваність нейронів під час навчання. Наприклад, такі ендogenous опіати як *ендорфіни* та *енкефаліни* посилюють амнезію;

– *гормони* впливають на ПМ різними шляхами. Так, *адренокортикотропний гормон (АКТГ)* гіпофізу уповільнює згасання вироблених навичок, усуває амнезію, набуту внаслідок електричного шоку. АКТГ тісно взаємодіє з *кортикостероїдами*, котрі також зменшують прояв деяких видів амнезій і беруть участь у формуванні імпринтингу. Роль цих гормонів залежить від типу навчання. Так, кортикостерон переважно відповідає за навчання, пов'язане з утворенням пасивно-оборонного умовного рефлексу, а АКТГ – з активно-оборонною реакцією. Багато фармакологічних речовин, які змінюють рівень АКТГ, адреналіну і кортикостероїдів, одночасно впливають і на ПМ та навчання. Гормони *нейрогіпофіза* діють на процеси збереження енграм як антагоністи, а саме

вазопресин посилює їх, а *окситоцин* – гальмує. *Меланостимулювальний гормон* гіпофіза прискорює навчання, сприяє утворенню слідів ПМ, полегшує відтворення умовних рефлексів. Активація *гіпокампа* перешкоджає навчанню, але сприяє збереженню енграм;

— *медіатори* впливають на процеси ПМ і навчання різними шляхами залежно від типу синапсів, до складу яких вони входять. Так, *холінергічна система* реалізує свою дію через збуджувальний медіатор ацетилхолін, який розщеплюється ферментом ацетилхолінестеразою. Тому тварини, що мають природжену високу активність цього ферменту і низький рівень відповідного медіатора, мають досить низьку здатність до асоціативного навчання, але у них добре формуються різні звички. Речовини, котрі порушують обмін ацетилхоліну в гіпокампі та інших структурах ГМ, викликають амнезію. *Норадренергічна система* активується під час навчання з негативним підкріпленням, а позитивне підкріплення знижує рівень *норадреналіну*, але якщо його концентрація зменшується до 20 % від норми, будь-які енграми зберігаються погано і спостерігається амнезія. Особливо страждає поведінка, пов'язана з виробленням і збереженням умовних харчових і оборонних рефлексів. Аналогічний ефект викликає і надмірне зростання рівня норадреналіну. Психостимулятори, що активують адренергічні системи ретикулярної формації стовбура і кори головного мозку, збільшують ефективність і швидкість навчання, подовжують час збереження слідів ПМ у тварин і людей. Зростання збудливості кори і розгалуження міжнейрональних контактів у ній під впливом ноотропних препаратів значно полегшують процес запам'ятовування. Зменшення концентрації *дезоксифенілаланіну (ДОФА)* в мозку новонароджених і дорослих тварин збільшує ефективність навчання. *Серотонін* прискорює навчання і подовжує термін зберігання навичок, які вироблені на емоційно позитивному підкріпленні, але при цьому порушуються оборонні та аверсивні реакції, пов'язані із системою покарання і негативним підкріпленням. Гальмівний медіатор *гамма-аміномасляна кислота (ГАМК)* відзначається амнезуючим ефектом, який усувається його антагоністами.

— *вторинні посередники* впливів пептидів, гормонів і нейромедіаторів (цАМФ, цГМФ, іони кальцію) поліпшують ПМ і усувають амнезію.

Характер впливу фармакологічних речовин на ПМ значною мірою зумовлюється змінами мотиваційно-пошукової поведінки тварин. Так, речовини, які зменшують мотиваційний рівень реагування (нейролепти-

ки, транквілізатори), значно ускладнюють навчання і порушують формування слідів ПМ. Але в умовах стресу і при афективних нервових розладах (уніполярна депресія, маніакально-депресивні біполярні захворювання тощо) вони відзначаються антиамнезуючою дією.

Таким чином, складна система підкріплення і ПМ охоплює практично увесь ГМ і забезпечує його адекватну реакцію на зовнішні стимули. Функціонування системи підкріплення усвідомлюється у вигляді емоцій, котрі виконують роль експрес-оцінки корисності для організму тієї або іншої діяльності тварин. Подібний механізм *емоційного підкріплення* протягом еволюції став могутнім фактором подальшого прогресивного розвитку умовно-рефлекторної діяльності і довгочасної ПМ. Навчання завжди іде на тлі певного емоційного забарвлення, а його ефективність (формування енграм) залежить від емоційного знака та інтенсивності стимулу. Порушення ПМ і процесів навчання, як правило, супроводжуються відповідними аномаліями інших пізнавальних функцій, емоційного статусу, уважності та мотивацій. Подібні зміни негативно позначаються на формуванні адаптивної поведінки.

На початку ХХ ст. З. Фройд сформулював свою теорію, згідно з якою із ПМ витісняються неприємні враження. Це привело до поширення уявлень про те, що приємні події запам'ятовуються краще, ніж емоційно негативні. Такі твердження зазнали суворої критики з боку багатьох психологів через некоректність методів, які застосовував у своїй діяльності З. Фройд. У численних професійно проведених дослідженнях було доведено, що у ПМ краще зберігаються неприємні враження, а спогади про приємні події становлять лише невелику частину усіх енграм, але внаслідок суб'єктивних особливостей відновлення слідів ПМ (більшість людей частіше згадує приємні події і додатково запам'ятовує їх) створюється хибне враження про домінування позитивно забарвлених енграм.

Загальною умовою формування слідів ПМ є не стільки емоційний знак тих чи інших повідомлень, скільки *сам факт наявності емоцій* у той час, коли надходить нова інформація. Доведено, що у спокійному стані за відсутності емоцій механізми ПМ функціонують недостатньо ефективно, але і надмірна емоційна напруженість погано діє на мнестичну функцію, тобто існує оптимальний рівень емоційного забарвлення, котрий лише і супроводжується необхідною рухомістю нервових процесів. Це дає можливість керувати процесами ПМ за допомогою ство-

рення помірної активації ЦНС, яка характерна для легкого стресу. Значний вплив емоцій на добротність збереження інформації закріпився в еволюції у вигляді особливої форми пам'яті – емоційної. Вона виникла у тварин і настільки доречно керувала їх поведінкою, що зберігала своє значення протягом усього антропогенезу й продовжує відігравати значну роль у регуляції життєдіяльності сучасних людей. Залежно від емоцій, які відчуває людина, формуються певні стереотипи зворотних реакцій. Вони зберігаються в пам'яті й відтворюються кожного разу на фоні тих емоцій, що їх започаткували.

ЕМОЦІЙНА ПАМ'ЯТЬ. Іще наприкінці XIX ст. російський психіатр І. П. Корсаков відніс амнезію почуттів до групи інших природних амнезій. Учений підкреслював, що вона часто супроводжує різноманітні психічні розлади. У людей емоційна ПМ існує у двох формах: *справжня* (повторне переживання чуттєвого стану) та *абстрагована* (інтелектуальний спогад з афективним забарвленням).

Характерними рисами емоційної ПМ є:

1) *надмодальність* – формування і сприймання емоцій не відзначається специфічністю і здійснюється за будь-яких сенсорних впливів. Завдяки цьому емоційна ПМ може створювати певний настрій незалежно від приводу (голос, музика, фотографія, хтось схожий на близьку людину тощо);

2) *швидкість формування* – емоційна ПМ не потребує багаторазового повторення матеріалу для запам'ятовування і часто формується з першого разу;

3) *мимовільне запам'ятовування* та відновлення інформації. Для більшості людей, окрім музикантів, художників, артистів тощо, довільне відновлення емоційної ПМ є досить важким і навіть неможливим процесом. Із мимовільним відновленням емоційної ПМ люди часто мають справу в повсякденному житті. Вона суттєвим чином впливає на їх настрої, вчинки, взаємовідносини. Наприклад:

– у наговпі ми миттєво вихоплюємо знайоме обличчя і залежно від показників емоційної ПМ з радістю кидаємося назустріч або навпаки;

– багатьох людей виводить із рівноваги згадування якогось імені або вчинку і, бажаючи відвернути увагу, вони демонструють несподівані для себе й інших реакції поведінки;

– часто під впливом негативних емоцій люди не можуть зосередитися на роботі тощо.

Емоціями можна керувати, оскільки існують спеціальні мозкові механізми. Наприклад, після смерті близьких доцільною є зміна житла, обстановки; якщо людина намагається зберегти рівні стосунки з близькими людьми, то зусиллям волі можна загальмувати емоції, пов'язані з ПМ на почуття образи або кривду тощо. Подібні факти свідчать, що емоційна ПМ може підкорятися регуляторним впливам свідомості, але у більшості випадків вона спрацьовує на підсвідомому рівні і бере участь у процесах прийняття рішення як інтуїція.

Протягом життя людини емоційна ПМ може змінюватися від безпосереднього переживання ситуації до абстрактного спогаду про неї. При цьому має місце певна *генералізація* процесу, тобто емоційна ПМ поширюється і на інші подразники, які дещо подібні до першого. Наприклад, у дитинстві людину перелякала якась собака і, вже ставши дорослою, вона боїться усіх собак, навіть не усвідомлюючи причини. Аналогічно розвивається страх перед висотою, вогнем, темрявою, ножами тощо. Емоційні реакції, викликані споминами про біль (наприклад, при інфарктах) або минулі переживання, можуть не тільки радикально змінити характер людини, а і спричинити неврози. У розвитку алкоголізму і наркоманії велике значення має ПМ емоційно позитивного стану, котра починає діяти як патологічна домінанта навіть усупереч свідомості. Подібним чином утворюються різні нав'язливі стани типу kleptomaniї, фобій тощо. Люди борються з ними, але перемогти не можуть. Потрібно зруйнувати матриці довгочасної емоційної ПМ за допомогою прямих впливів на структури головного мозку. Використання з цією метою електростимуляції ГМ виявилось ефективним, наприклад, при лікуванні синдрому фантомного болю.

У тварин емоційна ПМ на страх, тривогу, лють, агресію тощо відіграла велику роль у еволюції, тому що на її основі закріплювалися численні форми адаптивної поведінки. На ній базуються соціальні відносини у тварин із стадним способом життя, виникає ієрархія, формуються взаємини між матір'ю та дитиною тощо. Розвиток емоційної ПМ у тварин значною мірою зумовлений особливостями морфофункціональної організації їх мозку, головним чином, будовою таких складових частин лімбічної системи як гіпокамп та гіпоталамус. *Нейрохімічні основи* емоційної ПМ пов'язані з функціонуванням серотонінергічної та адренергічної систем ГМ. Наприклад, ПМ на емоції страху зменшується

за більшої концентрації серотоніну і зростає на тлі високого вмісту норадреналіну.

Існує генетично запрограмований механізм, котрий гальмує підкріплювальну дію емоцій. Він проявляється у людини як воля, а у тварин - як неможливість виробити деякі умовні рефлексії.

Таким чином, функціональна структура умовних зв'язків або слідів ПМ надзвичайно складна, і енграми, що сформувалися в одній ситуації, можуть бути реалізовані в іншій та іншими засобами. Це означає, що сліди ПМ містять надлишок інформації, котрий виникає завдяки активності організму під час їх формування. Подібний резерв ПМ є однією з умов її пристосувального значення і забезпечує набагато більші шанси виживання, особливо у змінних умовах довкілля.

Особливою формою ПМ, яка спостерігається у ранньому періоді постнатального розвитку і полягає у встановленні зв'язку особини з певним об'єктом зовнішнього середовища, тобто *фіксації* його, є ІМПРИНТИНГ. Він може проявлятися: у слідуванні за будь-яким рухомим об'єктом; у наближенні до нього; у спробах вступити в контакт із ним, дотиках, лизанні, звуках низького (свідчить про задоволення) або високого тону (сигнал дистрес-реакції), якщо всі намагання поспілкуватися з цим об'єктом виявляються марними. Наприклад, *гусеня* вважає матір'ю перший предмет, який з'явився над ним після вилуплення з яйця. Новонароджені *носоріг*, *антилопа*, *зебра*, *буйвіл* в Африці відважно кидалися за вершниками або автомобілями, котрих побачили раніше матері, яка злякалася і кинула їх. У Берлінському зоопарку *антилопа гну* вночі народила телятко, яке викотилося через дірку за двері. Першим об'єктом, котрий воно побачило, була не мати, а балка, якою зовні припирали вхід до стійла, та імпринтувало її. Через таку хибну фіксацію телятком недоречного предмета працівникам зоопарку довелося вигодовувати його штучно, бо і мати не підпускала до себе малого, і телятко не вважало її особою, гідною уваги.

Поряд з імпринтуванням матері фіксуються також абіотичні фактори середовища, що лежать в основі "хомінг"-інстинкту, тобто прив'язаності до певної місцини, і міграційної поведінки. Крім цього, спостерігається імпринтування розмірів об'єкта, температурних, зорових, звукових, харчових і тактильних подразників (*наприклад, дитина просить узяти її на руки або дати іграшку у ліжко тощо*). Задоволення цих вимог заспоко-

ює, створює відчуття надійного захисту, безпеки та комфорту, а перші враження від зовнішнього світу визначають уподобання на все життя.

Для ефективного імпринтування існують певні *чутливі (критичні) періоди*. Вони являють собою термін після народження, коли фіксація зовнішніх об'єктів відбувається найбільш інтенсивно. Наприклад, у курчат і каченят – перші дві години, а через 20 – 30 годин вони вже не реагують на нові об'єкти реакцією слідування. Як наслідок у них знижуються всі показники фізіологічних і поведінкових реакцій. Аналогічна ситуація характерна й для інших тварин. Суттєво відрізняється лише тривалість критичного періоду. Так, вівці та кози повинні познайомитися з малятами протягом години після їх народження, у лосів цей термін становить три доби, у диких кабанів – 2 – 3 тижні, у людини – 1,5 – 6 місяців. Крім того, у тварин, які народжуються безпомічними, велике значення для формування реакції слідування мають особливості дозрівання м'язової системи.

У ссавців виділяють три основні *туди критичних періодів*:

– *оптимальний для стимуляції фізіологічних реакцій*, пов'язаний із тим, що поблизу матері нормалізується більшість фізіологічних показників дитини, а психологічні реакції відповідають комфортному спокійному стану. *Нейрофізіологічною базою* фіксації або імпринтування об'єкта слугують зірчасті нейрони кори ГМ. Тренування процесів гальмування, котре відчувається як заспокоєння, суттєво поліпшує здатність до утворення тривалих енграм ПМ. У майбутньому такі тварини краще виконують досить складні завдання. На електроенцефалограмі у них відмічається зростання тета-активності гіпокампа (інформаційний блок лімбічної системи), а функціонування кори великих півкуль змінюється у бік, характерний для стимуляції орієнтовно-дослідницької діяльності;

– *оптимальний для навчання* критичний період у тварин збігається з первинною соціалізацією і закінчується з розвитком реакції *страху*. Реакція слідування, котра зникає з появою реакції *уникання*, може спонтанно відновитися при появі нового незвичного подразника. Наприклад, діти, які вже самостійно граються з іншими малюками, у конфліктній ситуації біжать до матері, а іноді так роблять і дорослі;

– *оптимальний для утворення первинних соціальних зв'язків*, який дозволяє встановити близьких родичів. У разі нормального імпринтування здійснюється адекватна фіксація у ПМ членів власного виду, але якщо імпринтування аномальне, то у подальшому житті особини воно спричи-

ноє порушення статевих та інших соціальних взаємодій з представниками свого виду (наприклад, життя Мауглі).

Сила соціальної прив'язаності залежить від характеру відносин між особинами в угрупованні. Наприклад, цуценят фокстер'єрів вирощували в ізольованих вольєрах протягом усього періоду соціалізації, а спілкування з експериментатором здійснювалося у спеціально визначений час. Цуценят розділили на три групи: одних тільки пестили, других – навмання пестили і карали, а третіх – тільки карали. В результаті найбільша прив'язаність до експериментатора сформувалася у цуценят другої групи, а мінімальна – у першої. На основі цього і багатьох подібних дослідів було зроблено висновок: процес соціалізації не тільки не гальмується покаранням, а може навіть прискоритися. Крім того, будь-яка сильна емоція (голод, страх, біль, самотність тощо) також стимулює закріплення соціального потягу. Це стало основою для подальшого еволюційного розвитку соціалізації, що відіграла надзвичайно велику роль в антропогенезі, зумовивши, нарешті, виникнення розумної істоти.

Так еволюційні надбання мільйонів років самоорганізації потоків енергії, речовини та інформації зумовили формування найдоцільніших варіантів морфологічної будови, функції та інформаційного забезпечення різноманітних процесів у складних системах рівня організмів. Наступний виток розвитку став можливим завдяки вдосконаленню системи контактів окремих осіб та їх угруповань із довкіллям.

Розділ 5 || МІКРОЕВОЛЮЦІЯ

Мікроеволюція – це системні процеси еволюційного формотворення, що відбуваються у межах виду й зумовлюють становлення адаптацій і видоутворення. Новий виток системного розвитку на рівні угруповань спричинюється виникненням якісно нових особливостей будови та функції інноваційних структур. Потоки речовини, енергії та інформації суттєвим чином перерозподіляються, викликаючи встановлення досі небачених режимів гомеостазу, котрий починає підтримуватися за допомогою новоутворених зворотних зв'язків. На цьому рівні елементарною системною одиницею, в якій відбуваються перетворення, стає популяція.

5.1. Популяція – елементарна одиниця еволюції

ПОПУЛЯЦІЯ – сукупність особин одного виду, що тривалий час населяють певну територію і вільно схрещуються між собою, але відокремлені від інших подібних угруповань ізоляційними бар'єрами різної щільності. Частотою розподілу окремих ознак і відповідної генетичної гетерогенності одна популяція завжди відрізняється від іншої. Зовнішнім середовищем еволюційних перетворень таких угруповань є біосфера. Саме вплив екологічних факторів починає визначати стаціонарний режим функціонування й можливості подальших перетворень таких системних одиниць як популяція. Залежно від конкретних значень параметрів середовища будуть реалізуватися різні стратегії виживання та нові стаціонарні після чергової біфуркаційної точки.

ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА популяції включає визначення розмірів ареалу, чисельності особин, їх динаміки у просторі та часі, вікового, статевого та генотипічного складу.

Розміри *АРЕАЛУ* визначаються радіусом активності у тварин і відстанню розповсюдження пилку у рослин. Відповідно до просторової конфігурації розрізняють три основні категорії популяцій:

- 1) великі нерозривні популяції (наприклад, у злаків);
- 2) малі колоніальні популяції острівного типу (наприклад, у тварин архіпелагів; у прісноводних форм, що населяють ланцюг озер; у мешканців гірських вершин тощо);
- 3) лінійні популяції, що виникають упродовж річок, на узбережжях морів та в інших аналогічних місцях. Вони відзначаються великою довжиною в одному напрямку і обмеженістю – в іншому.

Часто зустрічаються різноманітні проміжні варіанти: велика популяція може бути безперервною в одних частинах ареалу, але перерваною – в інших. Колоніальні форми, що населяють систему островів, можуть бути ізольованими лише частково (наприклад, структура популяції велетенської секвої поєднує ізольовані колонії на півночі з уривчастим лісним поясом на півдні).

ЧИСЕЛЬНІСТЬ особин у популяції може коливатися від декількох сотень до декількох тисяч. Чим менша популяція, тим більша загроза її вимирання або загибелі внаслідок будь-яких випадкових причин. Мінімальна чисельність популяції є видоспецифічною. Динаміка чисельності популяції може зумовлюватися різними причинами. Докладніше це питання буде розглянуто у темі, присвяченій популяційним хвилям.

ВІКОВИЙ СКЛАД тієї чи іншої групи організмів є видоспецифічною характеристикою, а вікова структура популяції змінюється залежно від інтенсивності розмноження, віку досягнення статевої зрілості, тривалості життя особин тощо. Наприклад, популяції дрібних видів із коротким життєвим циклом відзначаються переважанням молодих особин і різкими коливаннями чисельності. У популяціях видів-"довгожителів" кількість статевозрілих особин завжди більша, ніж молодих. Логічно припустити, що у організмів із коротким життєвим циклом (ЖЦ) швидкість еволюції має біти більшою. Однак палеонтологічних даних, які могли б підтвердити цю думку, ще дуже мало. Більше того, є зовсім протилежна інформація: у класі ссавців для опосумів із коротким циклом характерна повільна еволюція, а для слонів, які розмножуються повільно, – швидка. Гризуни з коротким ЖЦ і копитні з довгим ЖЦ відзначаються приблизно однаковими темпами еволюції (починаючи з пліоцену). Хижаки з довгим ЖЦ еволюціонують набагато швидше, ніж двостулкові молюски з коротким ЖЦ. Дані щодо рослин також досить різноманітні. Такі факти приводять до висновку, що організми з різним ЖЦ можуть однаково успішно реагувати на зміни зовнішнього середовища, а

їх еволюція зумовлюється багатьма іншими факторами, а не тільки тривалістю життя.

СТАТЕВИЙ СКЛАД популяції визначається приблизно рівним, генетично визначеним співвідношенням особин чоловічої та жіночої статей. Але ступінь їх виживання різна і зумовлюється видовими особливостями та впливом зовнішніх умов. Внаслідок цього кількісне співвідношення статей у популяціях змінюється. Діапазон систем розмноження (типів схрещування) дуже широкий: від вільного неспорідненого схрещування до самозапліднення.

ГЕНОТИПІЧНИЙ СКЛАД популяції визначається спадковим співвідношенням генів, особливостями їх функціонування та мінливості. Велике значення мають і полімерія (одна ознака визначається кількома генами) з плейотропією (один ген бере участь у визначенні кількох ознак). Унаслідок останньої властивості розвивається зчеплене успадкування й виникають генетичні кореляції. Так, ще Ч. Дарвін відмічав, що білі коти з блакитними очима виявляються глухоніми. До загальних особливостей генофонду популяції можна віднести такі характеристики:

1. Поліморфізм. Він полягає у тому, що будь-яка популяція відзначається гетерогенністю за домінантними та рецесивними алелями. Це створює різноманітність фенотипів, адекватність яких умовам довкілля перевіряється на кожному етапі життя особини.

2. Динамічна рівновага усіх основних характерних параметрів популяції.

3. Єдність популяції створюється внаслідок панміксії (*вільне схрещування*), яка зумовлює те, що джерелом генів для підтримки рівноваги і еволюційних перетворень стає не окремий генотип, а увесь генофонд популяції. Внаслідок цього реакція переважної більшості особин у популяції (*як фенотипічна, так і генотипічна*) виявляється спрямованою в один бік. Це сприяє не тільки виживанню видів, а і видоутворенню.

Такі особливості організації генофонду зумовлюють те, що зміни генотипічного складу популяції становлять собою ЕЛЕМЕНТАРНЕ ЕВОЛЮЦІЙНЕ ЯВИЩЕ. Спричинюється це декількома факторами і, перш за все, генетичним поліморфізмом. Він пов'язаний з існуванням переривчастої мінливості за гомологічними алелями одного й того ж самого генного локусу. Таке явище зумовлюється тим, що в ході еволюції кожен вид і кожна популяція протягом багатьох поколінь безпе-

первно збагачувалися мутантними алелями, які з'являлися у статевих клітинах окремих особин. Крім того, генотип постійно змінювався внаслідок міграцій. Збереження резерву мінливості здійснювалося шляхом переведення певних алелів у гетерозиготний стан, який вивільняв від дії природного добору мутації, що перебувають у рецесивній формі. Мутації, які є у генотипі будь-якої популяції, у стабільних умовах існування, як правило, виявляються шкідливими. Але при їх зміні спадкова мінливість, яка була збережена раніше, може забезпечити виживання частини особин. Кожна популяція відзначається певним співвідношенням гомозиготних і гетерозиготних особин. Для ідеальної популяції воно було розраховане у 1908 р. математиком Дж. Харді та лікарем В. Вайнбергом (незалежно) і одержало назву ПРАВИЛА ХАРДІ – ВАЙНБЕРГА: частота генів у такій популяції підтримується на постійному рівні і визначається за формулою:

$$1 = p^2 + 2pq + q^2,$$

де p – частота домінуючого гена A ($p^2 = AA$), q – частота рецесивного гена a ($q^2 = aa$), $2pq$ – частота гетерозигот (Aa).

В основі визначення такої формули міститься звичайна решітка Пенета:

	Частота домінуючого алеля – p	Частота рецесивного алеля – q
Частота домінуючого алеля – p	pp	pq
Частота рецесивного алеля – q	pq	qq

Ідеальною популяцією, на думку цих авторів, є та, що відповідає таким умовам:

- нескінченно великий ареал;
- вільне схрещування (*панміксія*);
- відсутність мутацій;
- відсутність добору;
- відсутність міграційних процесів.

У природних популяціях розподіл частоти генів унаслідок дії різних факторів порушується і починаються еволюційні процеси.

Дослідження, проведені на початку ХХ ст., дозволили встановити, що правило Харді – Вайнберга не діє у малих популяціях, у яких частоти певних генів відзначаються суттєвими коливаннями. Таке явище одержало назву ДРЕЙФУ ГЕНІВ. Він не зумовлюється дією природно-

го добору і пов'язаний із тим, що генофонд реальної природної популяції неминуче змінюється внаслідок мутацій, рекомбінацій, коливання чисельності особин, ізоляції тощо. Найповільніше будь-які зміни відбуваються у великій популяції. Причиною є панміксія, котра сприяє вирівнюванню структури популяції. Але при зменшенні чисельності популяції розмах мінливості суттєво зростає і починається дрейф генів. Він викликає гомозиготизацію популяції та зменшення мінливості. В цьому випадку втрата або закріплення тих чи інших алелів у популяції відбувається *незалежно* від їх пристосувального значення.

Дрейф генів відіграє велику роль в утворенні нових форм на ізолюваних територіях і лежить в основі реалізації ПРИНЦИПУ ЗАСНОВНИКА (РОДОНАЧАЛЬНИКА). Він полягає у тому, що нова популяція може брати початок від невеликого числа особин, а її подальший розвиток викликатиме фенотипічний прояв мутацій, котрі були прихованими у гетерозиготах. Унаслідок таких процесів можуть виникати нові раси, підвиди і навіть види рослин і тварин. При цьому, *скоріше випадково, ніж під впливом природного добору*, одна популяція буде складатися із домінантних гомозиготних особин, а інша – з рецесивних, тобто в кожній із таких популяцій повністю втрачається один із алелів. Швидкість таких процесів зумовлюється розмірами вихідної популяції, наприклад, у популяції із 50 особин вона буде у 100 разів більшою, ніж у тій, що складається з 500 особин.

Залежно від постійності середовища конкретна еволюційна доля популяцій виявляється різною. А саме, якщо умови довкілля залишаються відносно стабільними, то після того як популяція стане добре пристосованою, еволюція гальмується або зовсім припиняється: будь-які рекомбінації чи мутації елімінуються стабілізуювальним доббором, тому що стають шкідливими. Види, які еволюціонують повільно, зустрічаються у тих місцевостях, котрі тривалий геологічний проміжок часу залишалися стабільними, наприклад, у тропічних лісах, у великих річках (крокодили). Мінливі умови середовища сприяють подальшому розвитку популяції. Зокрема, час від часу в якій-небудь частині ареалу внаслідок системних процесів неодмінно виникатиме нова варіація, котра виявиться більш пристосованою саме до таких локальних умов. Вона стає дивним атрактором для всієї системи і може викликати формування бічної філетичної лінії. Центральна популяція при цьому збереже свою стабільність. Наприклад, історія опосума, який у Південній Аме-

риці дав початок чотирьом великим гілкам рангу родин, але сам при цьому майже не змінився.

У популяціях тварин, які існують у мінливому середовищі, є три альтернативні шляхи майбутнього: вимирання, міграція, подальший розвиток. Швидкість еволюції залежить від темпів змін середовища їх існування та від здатності тієї чи іншої популяції не відставати у своїх адаптивних можливостях від зовнішніх змін.

Таким чином, у межах популяцій здійснюються процеси створення специфічного генофонду та відбуваються його зміни. Завдяки цьому популяції визнають елементарними еволюційними структурами, а зміни їх генофонду – елементарними еволюційними подіями, котрі стають можливими завдяки спадковій мінливості.

5.2. Спадкова мінливість – елементарний матеріал еволюції

Спадковість у загальному розумінні слова – здатність майбутнього залежати від минулого. Ця особливість лежить в основі підтримки структурної та функціональної своєрідності будь-яких складних систем у часі та просторі, тобто належить до загальних властивостей матерії. Вона відповідає намаганням складних систем зберегти стаціонарний стан при незначних коливаннях зовнішніх умов і є неодмінною умовою їх тривалого існування. Завдяки спадковості визначається той багатовимірний коридор, за межі якого не може вийти майбутнє. Інформаційною основою спадковості є пам'ять системи.

5.2.1. Роль спадковості та мінливості в еволюції

У *живих системах* під спадковістю розуміють здатність батьків передавати свої ознаки нащадкам. Можливість цього зумовлюється особливостями ДНК і реалізується за допомогою таких процесів як специфічна організація генів і хромосом, реплікація ДНК, транскрипція, трансляція, різноманітні варіанти регуляції експресії генів, розподіл генетичного матеріалу між дочірніми соматичними клітинами шляхом мітозу, утворення гаплоїдних клітин при мейозі з подальшим їх дозріванням у гамети, особливості запліднення з утворенням зигот, програми морфогенетичного розвитку зародка тощо.

Докладне дослідження цих проблем є прерогативою таких галузей науки як цитологія, молекулярна біологія, генетика, біохімія, біофізика

та біологія індивідуального розвитку. Якщо вони когось цікавлять, то завжди можна звернутися до відповідної фахової літератури.

Спадковість живих систем, як і будь-яких інших, є фактором їх стабільності. За її допомогою забезпечується збереження оптимальної структурної і функціональної організації у поколіннях. Сумарна довжина базових ДНК у клітинах живих організмів виявляє тенденцію до швидкої стабілізації протягом еволюції. А саме, якщо у вірусів вона варіює у 100 разів, то вже у бактерій – усього у два рази, а у всіх видів приматів – узагалі виявляється постійною (змінюється лише число центромер, тобто кількість хромосом і довжина їхніх плечей). Це є ще одним додатковим свідченням на користь визнання величезної ролі спадковості у виживанні найрізноманітніших істот на нашій планеті.

Спадковість сприяє підтримці гомеостазу біосистем у поколіннях, але, доведена до своєї межі, незмінно виявляється потужним фактором, який приводить групу до еволюційного тупика або до вимирання. Еволюція, прогресивний розвиток будь-якої системи можливий *тільки* завдяки *мінливій* компоненті. До речі, ідеї мінливості й акту Божого творіння принципово несумісні. Можна дотримуватися лише однієї з них. Для *прикладу*: уявіть собі барабан, у якому крутяться чорні та білі кульки (найпростіші системи, які відрізняються лише однією ознакою), які через певні проміжки часу викочуються назовні у певній послідовності: чорна – біла – чорна – біла – чорна – біла –.... Як швидко можна буде одержати дві або три чорні кульки підряд? Якщо саме така вихідна послідовність була кимось запрограмована, то, звісно, що ніколи, – доки працює програма або є її автор, який може виправити усі помилки. Іншими словами, за умови існування чіткої програми розвитку будь-які інші варіанти, окрім закладених у неї, реалізуватися не можуть; мінливість стає перешкодою для її нормального функціонування. Але якщо ніякої спеціальної програми упорядкованого функціонування такої системи взагалі немає? Якщо усі процеси відбуваються стохастично? Саме тоді виникає нескінченна різноманітність появи різного чергування кульок, з'являються численні варіанти поведінки навіть для такої примітивної системи. Зростання рівня складності неминуче викликає реалізацію множинних форм розвитку будь-яких систем, у тому числі й живих. Іншими словами, мінливість виникає внаслідок дії випадковості, що і зумовлює надзвичайно швидкий розвиток відповідних систем.

РЕКОМБІНАЦІЇ у статевих клітинах передаються нащадкам і тому, разом із мутаціями, належать до спадкової мінливості. Причинами комбінаційної мінливості слугують: випадковий розподіл хромосом між дочірніми клітинами під час мейозу, кросинговер, випадкове злиття гамет при заплідненні.

Нові варіанти геному можуть також виникати завдяки переміщенням різноманітних генетичних елементів, таких як, наприклад, повторювальні послідовності ДНК, МГЕ тощо. Величезну роль у цьому відіграють і дуплікації та ампліфікації певних ланок ДНК. Унаслідок подібної реорганізації геному у нащадків виникають комбінації генів, відмінні від батьківських, що суттєво збільшує різноманітність життєвих форм усіх організмів із статевим розмноженням. У такому розумінні *рекомбінації виявляються значно більше поширеним явищем, ніж мутації, і їх роль у створенні певного рівня мінливості у популяції надзвичайно велика* (дещо докладніше такі процеси були розглянуті у розділі "Еволюція генетичного матеріалу"). В цьому і полягає *еволюційне значення рекомбінацій*.

МУТАЦІЇ – це дискретні зміни коду спадкової інформації. Вони можуть бути генними, хромосомними, геномними, позаядерними (пов'язані з порушеннями ДНК, що міститься у мітохондріях та хлоропластах). Останній тип мутацій для еволюції організмів не має суттєвого значення. Існує ще декілька варіантів класифікації мутацій, які докладно розглядаються у генетиці.

Мутації впливають на деякі, дуже важливі для виживання особин, біологічні властивості. До них належать: загальна життєздатність, здатність до схрещування, плодючість, швидкість росту тощо.

Відповідні зміни таких ознак зумовлюють виживання або загибелі конкретних особин, що спричинює появу різних варіацій генофонду популяцій, видів, а потім і таксономічних груп більш високого рангу. Цим і зумовлюється *значення мутацій як еволюційного матеріалу*.

Однак корисні для виду мутації зустрічаються рідко. У більшості випадків вони шкідливі або летальні, а їх адаптивна цінність невелика. Це зумовлюється тим, що всі гени вихідного дикого типу протягом багатьох поколінь підлягали дії природного добору і збереглися лише ті з них, які мали максимальне адаптивне значення. Тому будь-які зміни у таких генах майже напевно будуть змінами до гіршого, пов'язаними з безпліддям, зниженням життєвих функцій і навіть смертю.

Домінантні мутації починають контролюватися природним добром уже в першому поколінні. Організми – носії доміантних алелів та генів безпліддя елімуються одразу і не закріплюються в популяціях. Якщо ж доміантні мутації набувають пристосувального значення, то вони відразу підхоплюються добром і їх частота у популяції швидко зростає.

Рецесивні мутації можуть перебувати в популяції у прихованому гетерозиготному стані. Вони починають контролюватися природним добром тільки після того, як почнуть переходити у гомозиготну форму. Чим більша популяція, тим повільніше йде цей процес. Елімінація шкідливих рецесивних алелів протікає значно повільніше, ніж доміантних, а повне їх виключення із популяції шляхом природного добору, можливо, і не досягається.

Крім того, гетерозиготи часто виявляються більш життєздатними (гетерозис, наддомінування), ніж доміантні гомозиготи, і природний добір, який сприяє їх виживанню, тим самим зберігає у популяції рецесивні алелі. Наприклад, розвиток серповидно-клітинної анемії, поширеної у Середземномор'ї та у тропічних районах Африки і Азії. Ця хвороба зумовлена генною мутацією, котра викликає заміну глютаміну на валін у шостому положенні бета-ланцюга гемоглобіну. У рецесивних гомозигот захворювання протікає у важкій формі через появу еритроцитів аномальної форми. Однак ця мутація із популяцій не елімується тому, що гетерозиготи мають підвищену стійкість до тропічної лихоманки, котра розповсюджена у цих районах, а ознаки серповидно-клітинної анемії виражені значно менше.

Наслідки мутацій будуть різними залежно від:

- пенетрантності – частоти прояву певного алеля;
- плейотропності;
- стадії онтогенезу;
- еволюційного минулого групи, наприклад, у приматів можуть бути дуже різноманітні мутації, але ніколи не буде такої, що мавпа відкриється пір'ям.

Таким чином, мутації слугують носіями мінливості (випадковості) в еволюції і матеріалом для дії природного добору. Кожна мутація – це ніби випадковий крок, який збільшує різноманітність живого. Якщо організм, котрий розвивається внаслідок такої мутації, виявляється менш пристосованим, то він гине швидше за інших, тобто цей крок

зроблено невдало. Така доля характерна для більшості мутантів. Цей факт іноді кладуть в основу тверджень про неможливість прогресивного розвитку за допомогою мутацій і наводять вислови, подібні до таких: "скоріше ураган, який пронесеться над звалищем старих літаків складе новенький суперлайнер, ніж шляхом випадкових мутацій утвориться найпростіший геном" або "скоріше ураган, який зруйнував друкарню, розкидає шрифт таким чином, що він сам собою складеться у текст "Одіссеї", ніж унаслідок випадкових мутацій утвориться найпростіший геном" тощо.

Через подібні казуїстичні міркування головним звинуваченням проти випадкової еволюції є нестача часу (усього близько 3 млрд. років) і мала вірогідність появи хоча б одного геному, з якого почалося б життя на Землі. Але справа у тім, що існують ДВА АЛГОРИТМИ ВИПАДКОВОГО ПОШУКУ оптимального варіанта: з лінійною та нелінійною тактиками.

Алгоритм пошуку з *лінійною тактикою* полягає в тому, що після кожного невдалого кроку робиться інший випадковий крок, який також може виявитися як удалим, так і невдалим, тобто пошук нового варіанта відбувається із того ж самого можливого набору різноманітних форм. Прикладом може слугувати спроба знайти кульку з певним візерунком у непрозорому ящику за такої умови: після того, як дістали якусь з них і роздивилися, що вона не відповідає необхідним ознакам (своєрідний добір), її знову повертають у ящик. За такої умови часу справді обмаль. Цікаво, що саме на розгляді такого алгоритму зупиняються усі "спростувачі" теорії еволюції. Із цього можна зробити цілком логічний висновок: вони або не знають про існування іншого алгоритму (тоді це дилетанти, які не мають ніякого права вчити інших), або знають, але свідомо про нього не кажуть (тоді це шахраї і довіряти їх міркуванням немає ніякого сенсу).

Алгоритм випадкового пошуку з *нелінійною тактикою* полягає у тому, що після невдалої спроби робиться не випадковий, а зворотний крок. У наведеному прикладі це відповідає ситуації, коли непідходяща кулька не повертається в ящик, а відкладається вбік. Як ви вважаєте, пошук необхідного варіанта займе більше чи менше часу? У межах біологічної еволюції такий алгоритм реалізувався у тому, що більшість мутантів виявлялася нежиттєздатною або стерильною і нащадків не залишала, тобто *невдалі варіанти не повторювалися!* Це надзвичайно

прискорює пошук найбільш доцільного варіанта, оскільки швидкість оптимізації суттєво залежить від методу випадкового пошуку. А саме, якщо реалізується алгоритм з лінійною тактикою, то швидкість еволюції буде пропорційною виразу $1/n$ (n – кількість параметрів системи за якими відбувається оптимізація), а якщо з нелінійною – виразу $1/n^2$. Наприклад, необхідно одержати ДНК з певними функціональними властивостями із 1 000 000 нуклеотидів. У першому випадку (алгоритм із лінійною тактикою) швидкість утворення такої молекули становитиме $1 / 1\,000\,000$, а в іншому (алгоритм із нелінійною тактикою) – $1 / 1\,000$. Різниця очевидна. Іншими словами, чим складнішою буде система, з якої почнеться такий випадковий пошук оптимального варіанта, тим відносно швидше він буде знайдений. Саме тому, що еволюція йшла шляхом випадкового пошуку, вона йшла так швидко!

Крім того, швидкість розвитку будь-яких складних систем зумовлюється їх станом. Якщо система перебуває у стаціонарному стані, то її можливості для подальшого розвитку мінімальні. Наприклад, якби утворення білка довжиною всього у 100 амінокислот здійснювалося в ізольованій системі, то внаслідок рівної вірогідності приєднання тієї чи іншої амінокислоти утворилося б 10^{130} послідовностей. Отже, будь-яка конкретна структура, необхідна для виконання білковою молекулою певної функції, зустрічалася б із надзвичайно малою вірогідністю близько 10^{130} (20^{100}). Таким чином, якби навіть зміни такого "первісного білка" (наприклад, за рахунок мутацій) виникали б кожні 10^8 секунд (дуже завищена оцінка), то для отримання необхідного білка минуло б близько 10^{122} секунд. Оскільки вік Землі становить усього 10^{17} секунд, спонтанне утворення такого білка треба виключити. Але якщо біополімеризація відбувається в умовах нерівноваги (біфуркаційна точка) з ентропією хоча б 0,1 від максимальної (насправді ріст ентропії у біфуркаційній точці набагато вищий), то буде реалізуватися тільки близько 10^{13} послідовностей і *часу виявляється більше ніж достатньо*, щоб з'явилися форми з якостями самореплікації, ефективного перетворення енергії тощо.

Спадкова мінливість, яка є основним матеріалом для природного добору, сама створюється під впливом цього добору. Про це свідчать такі факти:

- генотипи батьків – результат тривалої адаптивної еволюції;

- генотип кожної особини – результат схрещування двох організмів, що вижили, тобто пройшли добір;
- частіше схрещуються особини, мінливість яких уже збігається з напрямом добору.

А це означає, що природний добір підхоплює такі генотипи та генні комплекси, котрі, доповнюючи один одного, уже не зменшують, а збільшують пристосованість.

5.2.2. Еволюційне значення фенотипічної мінливості

Пластичність генетичного матеріалу у межах оптимальної пристосованості є однією із причин *модифікаційної або фенотипічної мінливості* ознак під впливом зовнішніх умов (Ч. Дарвін називав її неспадковою, визначеною мінливістю).

Модифікаційна мінливість тісно пов'язана з поняттям норми реакції. Воно використовується для визначення діапазону можливих фенотипічних змін ознаки, які не зумовлені генетично. Іншими словами, **НОРМА РЕАКЦІЇ** – це межі, у яких може змінюватися фенотип без зміни генотипу.

Розрізняють декілька різновидів фенотипічної мінливості:

- *морфози* – незначні фенотипічні зміни, які *не мають* пристосувального значення. Частіше за все це різні каліцтва, що спричинюють появу потвор, але не передаються у поколіннях;

- *фенокопії* – варіанти фенотипу, які виглядають як точні копії мутацій або ознак, властивих для іншого генотипу, але, на відміну від них, не успадковуються. Вони також *не мають* пристосувального значення. Провокувати їх розвиток можуть різні фактори середовища: хімічні, фізичні, біологічні. Наприклад, деякі інфекційні хвороби (краснуха, токсоплазмоз), які мати перенесла під час вагітності, можуть стати причиною появи у немовлят фенокопій деяких спадкових хвороб і вад розвитку. Під впливом високих доз кортизону або за нестачі кисню у вагітних тварин народжуються дитинчата, що мають фенокопію "вовчої пащі" (звичайно це генетична вада), яка не передається нащадкам тощо;

- *модифікації* – зміни фенотипу під впливом будь-якого фактора у всіх особин популяції без порушення гомеостазу організму. Вони *мають* пристосувальний характер. Модифікації не успадковуються, нащадкам передається лише здатність до них, тобто норма реакції. Завдяки їм формується переважна більшість індивідуальних адаптацій рослин до

зміни середовища, тому що вони не здатні до пересування. У рухливих форм тварин вона має значно менше значення.

Еволюційна роль фенотипічної мінливості полягає у тому, що вона захищає окремих організмів від стресових впливів середовища і створює буфер, який протистоїть природному добору. А саме, фенотипічна пластичність зумовлює запізнення його елімінуючої дії, що збільшує шанси популяцій на пристосування і виживання. Таким змінам відповідає дія адаптаційних механізмів, які повертають систему до стаціонарного стану за умови, що відхилення від нього були незначними й не досягли критичних меж.

5.3. Елементарні еволюційні фактори

У нескінченно великій популяції із часом встановлюється певна стабільність кількісного співвідношення генів, що визначають її генофонд. Для його зміни на популяцію повинні діяти якісь фактори. Існує ціла множина таких еволюційних впливів, але основними серед них є мутаційний процес, популяційні хвилі, ізоляція та природний добір. Три перші фактори діють випадково і не мають напрямку. Єдиним напрямним еволюційним фактором є природний добір. Він виокремлює найбільш оптимальні варіанти будови та функції із найрізноманітніших варіантів, які постають унаслідок спадкової мінливості. У природних умовах усі еволюційні фактори діють спільно.

5.3.1. Мутаційний процес

Спонтанний мутаційний процес відбувається безперервно, а мутації зачіпають усі ознаки організмів. Накопичення мутантних алелів (разом із дуплікаціями, ампліфікаціями та переміщеннями МГЕ) створює комбінаційну мінливість, яка викликає генетичну гетерогенність природних популяцій. Її середній рівень становить приблизно: у рослин – 17 %, у безхребетних тварин – 6,6 %, а у людини – 6,7 %. Завдяки гетерогенності середня пристосованість популяції завжди нижча тієї, що могла б бути, якби усі особини мали найбільш пристосувальний фенотип. Так виникає **ГЕНЕТИЧНИЙ ТЯГАР** із менше пристосованих особин. Він корисний для виду, оскільки під час зміни умов існування завжди залишається певний резерв мінливості. Фенотипи, які за одних умов були нейтральними або навіть зменшували пристосованість, за інших – можуть вияви-

тися корисними. Крім того, рецесивні мутації у гетерозиготі мають потрійний позитивний ефект. А саме, виключається їх безпосередній вплив на фенотип; зберігаються нейтральні мутації, котрі можуть знадобитися у майбутньому; може спостерігатися гетерозис (гібридна сила). Внаслідок цього у популяції завжди підтримується певний рівень гетерогенності, а будь-які чисті лінії під тиском мутаційного процесу швидко стають неоднорідними, постачаючи матеріал для еволюційних процесів.

Таким чином, тривалі та незворотні зміни генетичного складу популяцій становлять собою елементарне еволюційне явище, а мутаційний процес належать до числа факторів, які забезпечують різноманітність генетичних і фенотипічних варіантів, що робить можливим добір найбільш оптимальних і життєздатних у певних умовах існування форм.

5.3.2. Популяційні хвилі

ПОПУЛЯЦІЙНІ ХВИЛІ – випадкові зміни чисельності особин, властиві будь-якій популяції.

Розрізняють декілька варіантів популяційних хвиль:

– *періодичні (сезонні)* коливання чисельності організмів із коротким життєвим циклом. Вони властиві більшості комах, мікроорганізмів, грибів, однолітніх рослин;

– *неперіодичні* коливання чисельності, які залежать від складного поєднання різних факторів. Найважливішими з них є відносини між організмами у ланцюгах живлення. Вони охоплюють багато видів рослин і тварин (наприклад, взаємодії типу рослини – травоядні тварини, хижак – жертва тощо). Інколи вони можуть викликати перебудову усього біогеоценозу;

– *спалахи чисельності видів у нових умовах*, коли відсутні природні вороги. Вони виникають унаслідок того, що певні організми в силу різних причин опиняються у нетипових для виду середовищах існування. Наприклад, завезення опунції та кроликів до Австралії зумовило різке зростання їх кількості, що спричинило справжню екологічну катастрофу;

– *різкі неперіодичні коливання чисельності внаслідок природних катастроф*. Наприклад, тривалі посухи, пожежі, повені тощо можуть суттєво змінити не тільки БГЦ, а й увесь ландшафт. При цьому види, що складаються з рухомих особин або з тих, що ведуть підземний спосіб життя, страждають значно менше ніж нерухомі або малорухомі форми.

Популяція, що різко змінилася кількісно, може відновитися і досягти попередньої чисельності за рахунок особин, які вижили випадково. Але генофонд такої нової популяції буде відрізнятися від того, який був перед популяційною хвилею. Це пов'язано з тим, що декілька особин, з яких почалося відновлення чисельності, мають лише незначну частину загального генофонду вихідної популяції. Та група організмів, яку вони започаткують, відновиться тільки кількісно. Попередньої різноманітності генотипів і фенотипів уже не буде, тому що нова популяція почне розвиватися на основі випадково зміненого і збідненого генетичного матеріалу. Коливання чисельності може викликати активацію мутагенезу, тимчасове розширення ареалу, злиття популяцій та обмін генофондом, стимуляцію процесів дрейфу генів тощо.

Таким чином, популяційні хвилі, як і мутаційний процес, слугують постачальником еволюційного матеріалу для природного добору. Але навіть спільна дія цих двох факторів ще не може повністю забезпечити еволюційні зміни. Для нормального протікання процесів розвитку тих чи інших груп живих організмів необхідна ще ізоляція.

5.3.3. Ізоляція

ІЗОЛЯЦІЯ – виникнення будь-яких бар'єрів, що перешкоджають схрещуванню. Тільки обмеження або припинення панміксії може сприяти дивергенції популяції та утворенню з однієї вихідної групи особин двох або декількох генетично різних популяцій. Із часом це може викликати формування нових підвидів і видів. Але треба мати на увазі, що ізоляція сама по собі не створює нових форм. Для цього необхідна генетична гетерогенність у поєднанні з природним добром. Ізоляція лише сприяє дивергенції, посилює її.

Усі типи ізоляції можна умовно поділити на дві великі групи: географічна та біологічна.

ГЕОГРАФІЧНА (ПРОСТОРОВА) ізоляція виникає внаслідок розділення ареалу вихідного виду. Вона може бути наслідком розмежування популяцій відстанню або розділення їх фізичними бар'єрами, наприклад, гірськими хребтами, водними просторами, пустелями тощо. Зокрема, так виникли ендемічні байкальські види війчастих черв'яків, ракоподібних, риб. Розширення ареалу якого-небудь виду з наступним вимиранням його популяцій на проміжній території також може спричинити географічну ізоляцію. Наприклад, поява європейського і далеко-

східного видів конвалії. Становленню географічної ізоляції сприяє нерухомий або мало рухомий спосіб життя.

Сьогодні, у зв'язку з діяльністю людини у біосфері, все частіше виникає своєрідна просторова ізоляція окремих популяцій багатьох видів, наприклад, утворення розірваного ареалу соболя в Євразії. Його причиною було інтенсивне полювання на початку ХХ століття. Виникнення такого розірваного ареалу слугує небезпечним симптомом можливого поступового зникнення виду.

БІОЛОГІЧНА (РЕПРОДУКТИВНА) ізоляція забезпечується дією двох груп механізмів, які обмежують схрещування: *докопуляційних (презиготичних) та посткопуляційних (постзиготичних)*. Вони спричинюють припинення обміну генами між популяціями. Це зумовлює виникнення незалежної еволюції їх генофонду.

Розрізняють декілька різновидів біологічної ізоляції, які забезпечуються *докопуляційними механізмами* і становлять собою бар'єри, що перешкоджають успішному схрещуванню між близькими видами, тобто діють до схрещування. До них належать:

– *хронологічна ізоляція* – це різне часом утворення статевих продуктів. Наприклад, озерна і ставкова жаби часто мешкають в тих самих водоймах, але розмножуються за різної температури. Ставкова жаба приступає до розмноження за більш низької температури, тобто раніше. Два близькі види сосни у Каліфорнії не дають гібридних форм через те, що в одного з видів пилок висипається раніше (у лютому), ніж у другого (у квітні). Два види дрозоділі у Північній Америці здатні до розмноження в одну пору року, але у різний час доби: один – зранку, інший – увечері тощо.

Хронологічна ізоляція може бути повною або частковою. Наприклад, у споріднених видів рослин, які населяють спільну територію, піки цвітіння звичайно припадають на різний час, але ці періоди можуть перекриватися;

– *етологічна ізоляція* полягає в тому, що близькі форми не можуть схрещуватися внаслідок суттєвих відмінностей у поведінці, особливо у шлюбний період. Оскільки безумовні рефлексії та інстинкти, пов'язані з репродуктивною функцією, належать до особливо консервативних, то навіть незначні їх варіації виключають відповідних особин із загальної системи схрещувань, створюючи ізоляцію;

– *морфологічна (механічна) ізоляція* зумовлюється відмінностями у будові статевих органів (наприклад, у близьких видів гризунів, комах тощо) або квіток у рослин, що веде до можливості їх запилення тільки різними видами комах;

– *екологічна (біотопічна) ізоляція* характерна для близьких видів, які мешкають на одній території, але заселяють різні екотопи. Внаслідок цього потенційні партнери по схрещуванню у природних умовах не зустрічаються. Наприклад, розходження рас паразитів, що пристосувалися до різних хазяїв. Крім того, дивергенція можлива і на основі різних особливостей забарвлення або живлення споріднених видів тварин тощо;

– *генетична (репродуктивна) ізоляція* робить неможливим схрещування через різну будову хромосомного апарату, поліплоїдію, хромосомні перебудови тощо. До неї належить також і неспроможність злиття функціонально нормальних гамет у різних видів рослин і тварин (особливо у водних) із зовнішнім заплідненням. У таких випадках взаємне пізнання яйцеклітин і спермій забезпечується видоспецифічними хімічними речовинами. У гамет різної видової належності така адекватність відсутня, що створює ізоляцію гамет.

Дія *посткопуляційних ізолювальних механізмів* у межах біологічної ізоляції пов'язана з виникненням розмежування видів після запліднення з декількох причин. До них належать: загибель ембріонів, стерильність гібридів, знижена життєздатність потомства, яке не витримує конкуренції з більш витривалими особинами батьківських видів.

На межі існування двох близьких форм постійно є зона, заселена гібридними особинами, наприклад, для сірої та чорної ворон у Європі тощо. Але нові гібридні види при цьому не утворюються саме через посткопуляційну ізоляцію.

У природних умовах ізоляція лише зрідка може забезпечуватися якимось одним механізмом, а можливо, що таких випадків узагалі немає. Звичайно декілька різних ізоляційних механізмів діють сумісно, а посткопуляційна ізоляція з часом зумовлює виникнення презиготичної ізоляції, яка перешкоджає втраті гамет.

Суттєвим *наслідком* ізоляції на мікроеволюційному рівні є становлення системи близько споріднених схрещувань – *інбридингу*. Його крайніми формами є самозапилення та самозапліднення. За допомогою інбридингу рідкісні та рецесивні алелі можуть перейти у гомозиготний стан, проявитися у фенотипі і підпасти під дію природного добору.

Таким чином, репродуктивна ізоляція може бути зумовлена дуже різними причинами, а її становлення є обов'язковою умовою будь-якого процесу розвитку. Ізоляція як еволюційний фактор не створює нових генотипів, але *закріплює і посилює генетичні відмінності між популяціями*, які опинилися під різним тиском природного добору, іноді сприяючи дивергенції.

5.4. Природний добір – рушійна сила еволюції

Будь-яка складна система з мінливою компонентою із часом неминуче опиняється у біфуркаційній точці. Тут теоретично можлива безліч варіантів майбутнього розвитку, але реалізуються лише деякі з них. А саме ті, що відповідають певним умовам, принципам добору. До них належать всі основні принципи самоорганізації матерії, закони збереження (імпульсу, маси, енергії), хімічні та фізичні закони, біологічні закономірності тощо. Але часто спостерігаються ситуації, коли такі обмеження сприяють існуванню кількох різних форм. Тоді починає діяти найбільш узагальнений критерій добору – принцип мінімізації ентропії. Він спрямовує добір у напрямку збереження найбільш оптимальних систем, доцільність яких визначається конкретними умовами їх існування і подальшого розвитку. Досягається це дуже просто. Суттєве розбалансування системних потоків енергії, речовини та інформації зумовлює пошук інноваційних стаціонарних станів. Вимога стаціонарності (будь-які нестабільні системи руйнуються) має своїм наслідком енергійне та швидке формування структур з мінімальним розсіюванням енергії. Починають реалізуватися всі можливі в даних умовах зворотні зв'язки, пов'язані з поглинанням зайвої енергії. Зберігаються тільки системи з мінімальною ентропією, тобто з максимальною впорядкованістю і відповідністю зовнішнім умовам. Система не має часу послідовно перебирати різноманітні можливі варіанти, вона або зникає, або набуває найбільш доцільного вигляду.

5.4.1. Передумови природного добору

Чарльз Дарвін пояснив принцип природного добору, виходячи з двох основних передумов:

- 1) існування спадкової гетерогенності особин у популяції;

2) надлишок потомства при відносно постійній чисельності виду. Прогресія розмноження, у свою чергу, дає такі важливі наслідки:

- зростає вірогідність появи нових спадкових відхилень;
- створюється "тиск життя", який зумовлюється тим, що обмежені ресурси існування можуть забезпечити усім необхідним лише частину особин популяції. Це зумовлює виникнення *боротьби за існування*. В останні роки все більше фахівців підтримують думку про те, що боротьбу за існування слід уважати третьою передумовою природного добору.

5.4.2. Боротьба за існування

Боротьба за існування – це усі форми активності особин, спрямовані на підтримку життя і розмноження. У першому наближенні боротьба за існування (БЗІ) поділяється на пряму та непряму. ПРЯМА БЗІ, у свою чергу, може бути поділена на міжвидову та внутрішньовидову.

Внутрішньовидова пряма БЗІ зустрічається досить рідко, головним чином у формі канібалізму та кайнізму. Наприклад, *канібалізм* є характерним для балхаського окуня, який поїдає свою малечу. Прісноводні окуні та щуки можуть жити у водоймах, де, окрім них, немає інших видів. Зустрічається це явище і у багатьох членистоногих, зокрема, павукоподібних. *Кайнізм* (особини одного покоління – брати, сестри, інші родичі одного віку – з'їдають одне одного) досить поширений серед акул та морських птахів. В усіх цих випадках внутрішньовидова БЗІ може розглядатися як *адаптація для підтримки чисельності популяції*.

Міжвидова БЗІ охоплює біотичні взаємодії типу хижак – жертва, рослина – травоядні тварини, паразит – хазяїн тощо. Вона характерна для видів, що належать до різних трофічних рівнів. Види, що беруть участь у міжвидовій БЗІ, звичайно більше чи менше споріднені. Це можуть бути і далекі родичі, які конвергували. Між видами, що живуть на одній території і належать до крупних таксонів, міжвидова БЗІ відсутня або дуже послаблена, оскільки ці види мають різні екологічні потреби і виконують різні ролі у біологічних угрупованнях.

Еволюційні наслідки міжвидової БЗІ

1. *Заміщення видів*. Вид А заміщує вид Б, якщо умови середовища, до яких вид А більш пристосований, залишаються незмінними. Наприклад, дінго (зничавілий собака) витіснив сумчастого вовка на більшій частині Австралії; у Каліфорнії (штат Невада, долина Смерті)

здичавілий осел завдяки своїй агресивності витіснив місцевого сніжного барана. Згідно з правилом Гаузе (принцип конкурентного виключення), два екологічно подібні види не можуть жити в одному біотопі, один із них неминуче витіснить інший, якщо тому не сприяють певні фактори (культурні рослини можуть конкурувати з бур'янами лише за допомогою людини). Тільки відхід у ще не зайняту екологічну нішу може врятувати менш пристосований вид. В іншому випадку він вимирає. Найбільш сприятливі можливості мають малі форми, тому що потребують менше їжі. Види з найкрупнішими особинами вимирають першими. Крім того, чим більший діапазон умов, до яких пристосований вид, тим більше у нього шансів вижити у БЗІ. Наприклад, ялина легко витісняє сосну на родючих ґрунтах і навпаки.

2. *Екологічна диференціація* спостерігається у тих випадках, коли два види, що мають по декілька форм, пристосовуються до різних частин неоднорідного середовища. Між ними внаслідок БЗІ виникає екологічна дивергенція і кожен вид спеціалізується до більш вузького діапазону умов середовища існування. Частина генетичної мінливості кожної форми внаслідок спеціалізації втрачається, але зберігається видова різноманітність. Виділяють кілька форм спеціалізації:

– вид адаптується до певних умов і залишається там більшу частину часу або навіть увесь час. Наприклад, деякі види вусоногих раків живуть у нижній частині літоральної зони (волога), інші ж адаптовані до верхньої, більш сухої її частини;

– види пристосовуються до певного часу доби або пори року і залишаються неактивними в інших умовах. Наприклад, білонога кишенькова миша впадає в сплячку зимою, а її конкурент – кактусова миша – влітку;

– вид адаптується до певного способу живлення: мутуалізм, симбіоз, нейтралізм, аменсалізм (виділення, що перешкоджають нормальному існуванню інших видів), коменсалізм (дармоїди, синантропні види). Наприклад, у мурашниках живе багато видів інших членистоногих: цвіркуни, таргани, мухи, мошки, жуки. Вони засвоїли певні засоби спілкування мурашок, можуть бути схожими на них, глядять їх так, як тим подобається, можуть виділять приємні для мурашок пахучі речовини тощо. Один із видів мурашок навіть ретельно доглядає жуків, які виділяють речовину, котра діє на мурашок як наркотик і життя колонії дезорганізується. Якщо мурашнику загрожує небезпека, то саме цих жуків, а не лялечок, мурашки намагатимуться врятувати у першу чергу;

– розподіл об'єктів полювання між хижаками. При цьому значну роль також відіграє коменсалізм. Наприклад, шакали та гієни – звичайні супутники левів, лисиці та дрібні куниці – тигрів тощо. Іноді вони допомагають вистежувати здобич;

– екологічно подібні види можуть співіснувати, ніколи не досягаючи стадії прямої БЗІ у тому випадку, коли їх чисельність стримується якимось іншим фактором, а не БЗІ. Наприклад, чисельність популяцій рослинних тварин у природі утримується на оптимальному рівні хижаками.

НЕПРЯМА БЗІ є головним чином внутрішньовидовою і проявляється як конкуренція між особинами що перебувають на одному трофічному рівні. Вона може бути активною і пасивною. Ці дві форми тісно пов'язані між собою.

АКТИВНА КОНКУРЕНЦІЯ може бути за їжу, гніздову ділянку, самицю. Завдяки активній конкуренції за їжу відбувається морфологічна диференціація і харчова спеціалізація, а внаслідок активної конкуренції за територію та самицю вдосконалюється статевий добір і формується складний комплекс шлюбної та територіальної поведінки.

ПАСИВНА КОНКУРЕНЦІЯ характерна для особин одного виду і проявляється у стійкості до дії несприятливих факторів середовища (волога, температура, посуха тощо). Внаслідок такої БЗІ розвиваються пристосування, спрямовані на виживання у цих умовах. Наприклад, у тварин – сплячка, у рослин – припинення вегетації і розмноження.

Таким чином, внутрішньовидова (міжпопуляційна) БЗІ викликає *диференціацію видів*, виникнення підвидів, видоутворення, а міжвидова БЗІ веде до *інтеграції видів*, утворення морфофізіологічних кореляцій між особинами даного виду. БЗІ пов'язана з *елімінацією особин*, яка може бути кількох типів: загальна, індивідуальна, пряма, непрямая, сімейна та групова. При цьому переважно гинуть молоді особини, що не досягли статевої зрілості, бо вони несуть потрійне навантаження:

- беруть участь у БЗІ;
- вони ще не сформувались і їх пристосованість менша, ніж у дорослих особин;
- вони мають витратити енергію не тільки на підтримку життєдіяльності, а і на подальший онтогенез.

5.4.3. Основні форми природного добору

Чарльз Дарвін визначив природний добір як "виживання найбільш пристосованих". Але це визначення недостатньо точне, оскільки для еволюції важливий не стільки факт індивідуального виживання, скільки внесок особини у генофонд популяції. Він тим більший, чим більше потомства має особина. На сьогодні цілком придатним є таке визначення: **ПРИРОДНИЙ ДОБІР** – вибіркове, диференційоване відновлення різних генних комплексів. Цей процес відбувається на усіх етапах онтогенезу особин. При цьому добір іде за фенотипами (елімуються менш пристосовані), а відбираються генотипи, які забезпечують оптимальну пристосованість.

Природний добір, маючи справу з окремими ознаками, стосується не тільки генів, які безпосередньо контролюють ці ознаки. Завдяки системності генотипу добір може також сприяти посиленню або послабленню дії відповідних генів за рахунок зміни усього генотипічного середовища.

Головним механізмом природного добору є вибіркове відновлення певних генотипів і їх диференційована смертність. Внаслідок цього зберігаються і накопичуються у популяціях саме ті алелі, які сприяють виживанню та розмноженню. Цим зумовлюється те, що увесь генофонд змінюється у біологічно доцільному напрямку.

Поле дії добору – популяція.

Об'єкт дії добору – особина.

Точки дії добору – окремі ознаки.

Тиск добору – інтенсивність знищення або збереження різних форм порівняно із стандартною пристосованою формою. Тиск добору за певний проміжок часу викликає зміну частот генів. Це *ефективність добору*. Вона найбільша для домінуючих алелів і значно менша – для рецесивних або алелів із неповною пенетрантністю. При цьому *додатний (позитивний)* добір зберігає певні фенотипи, а *від'ємний (негативний)* – їх елімує (знищує). Виділяють понад 30 форм добору, із яких основними вважають рушійний, стабілізувальний і дизруптивний.

Рушійний добір

Відкрив Ч. Дарвін. Цей добір зсуває НОРМУ РЕАКЦІЇ (межі, в яких може змінюватися фенотип без зміни генотипу) і зумовлює виникнення нових адаптацій. Він триває у тих випадках, коли популяція перебуває у

процесі пристосування до нового середовища (понад 70 видів метеликів, березовий п'ядун) або коли поступово змінюється середовище, а за ним і популяція, наприклад, у відповідь на зміну кліматичних факторів.

Втрата ознаки – звичайний результат дії рушійного добору. Матеріал для добору у напрямку редукції постачають мутації.

Таким чином, рушійна форма природного добору викликає формування нових пристосувань завдяки спрямованій перебудові генофонду популяції, а це супроводжується перебудовою генотипу особин. В цьому полягає творча роль природного добору.

Стабілізувальний добір

Він спрямований на збереження середніх варіантів і закріплення тієї норми реакції, яка виявилася оптимальною для конкретних умов існування виду. Його механізм відкритий І. І. Шмальгаузенем (1946).

Коли діє стабілізувальний добір, норма реакції звужується, завдяки чому доцільні реакції починають менше залежати від зовнішніх умов. Наприклад, біохімічна і генетична єдність життя, автономність онтогенезу тощо. В цьому полягає *консервативна роль* природного добору.

Стабілізувальний добір спричинює винищення, у першу чергу, крайніх варіантів. У таких умовах мутації, що звужують норму реакції, виявляються корисними, зберігаються добром, утворюється форма, типова для даних умов. У популяціях людини стабілізувальний добір інтенсивно діє на ранніх стадіях онтогенезу, усуваючи багато шкідливих мутацій.

Дизруптивний добір

Діє у тих випадках, коли ареал, де мешкає вид, дуже великий і жодна з груп генотипів не має абсолютної переваги у БЗІ завдяки різноманітності умов, що зустрічаються на одній території. Популяція ніби розривається на декілька груп за даною ознакою. Формується не одна, а дві й більше різних норм реакції. Загальним результатом дії дизруптивного добору є утворення гетерозиготного поліморфізму. Наприклад, крилаті та безкрилі форми комах на океанічних островах із сильними вітрами; формування рас та різних екологічних варіантів людини у різних умовах середовища тощо.

Інші форми природного добору

Досить поширеними специфічними формами природного добору є ще декілька:

- *частотнозалежний* добір діє у ситуаціях, якщо певний генотип має перевагу над іншими тільки тоді, коли він рідко зустрічається у популяції. Іноді під таким добром опиняються ознаки мімікрії. Різновидом частотнозалежного добору є апостатичний добір, пов'язаний із тим, що постійне винищення найпоширенішої форми хижаками сприяє збереженню поліморфізму в популяціях жертв;

- *дестабілізувальний* добір сприяє руйнуванню корелятивних зв'язків організму внаслідок інтенсивної дії у якомусь певному напрямку. Його дія досліджена Д. К. Беляєвим при вивченні доместикації тварин. Було доведено, що добір стає дестабілізувальним тоді, коли під його тиск підпадають системи нейроендокринної регуляції онтогенезу. Це завжди відбувається, коли вид зустрічається з новими екстремальними умовами, що викликають стрес. У випадку доместикації, коли вільних диких тварин намагаються зробити свійськими, такими стресовими факторами стають штучні умови утримання та необхідність спілкування з людиною. Дестабілізувальний добір по суті є рушійним, але діє через різкі зміни регуляторних систем організму, що викликає зростання мінливості поведінкових ознак. У природних умовах це стає матеріалом для подальшої дії рушійного або стабілізувального добору, а при доместикації – штучного. Наприклад, добір на зменшення агресивності хижаків звичайно спричинює дестабілізацію циклів розмноження і тварини від сезонності переходять до поліциклічності;

- виникнення *статевого добору* витікає із боротьби між самцями за можливість взяти участь у розмноженні. З цим пов'язане їх яскраве забарвлення і наявність турнірних знарядь (роги, ікла, шпори тощо). У статевому доборі велику роль відіграє і поведінкова активність самців: бої, спів, залицяння, демонстрації тощо;

- *індивідуальний добір* пов'язаний із вибіркоvim розмноженням окремих особин, які мають певні переваги у боротьбі за існування в межах популяції. Його дія протягом тривалого часу сприяє поступовому накопиченню розбіжностей між предковими формами та їхніми нащадками;

- *груповий добір* здійснюється на тлі індивідуального і полягає у переважному розмноженні особин якоїсь певної групи. Він сприяє закріпленню ознак, що корисні, перш за все, не для окремих особин, а для

їх групи. Внаслідок цього зростає упорядкованість систем надорганізмowego рівня. Груповий добір може спричинювати витіснення конкуруючих груп і тим самим зменшити різноманітність. Але він може і сприяти виникненню нових розбіжностей між угрупованнями і тим самим знизити тиск добору, що сприятиме зростанню різноманітності груп.

Усі форми природного добору реально діють у природних популяціях, регулюючи відносини між організмами та середовищем. У цьому розумінні природний добір можна вважати механізмом, який керує еволюційним процесом і сприяє виникненню адаптацій.

Експериментальні докази спрямованої дії природного добору в популяціях

Роль природного добору у формуванні адаптацій вивчалась у численних експериментах, які проводили починаючи з другої половини XIX століття. Розглянемо кілька з них.

– *Дослід із богомолами.* Ці комахи відзначаються поліморфізмом забарвлення з характерним жовтим, зеленим та бурим кольором зовнішніх покривів. Особин із різним забарвленням помістили на зачищену від трави площадку буруватого кольору на відстані 1 м одна від одної та прив'язали до кілочків. За 12 днів досліду птахи (чекан-кам'янка) знищили 60 % жовтих, 55 % зелених і тільки 20 % бурих богомолів, колір яких збігався із забарвленням ґрунту. Крім того, виявилось, що для виживання необхідний комплекс пристосувань, наприклад поєднання маскувального кольору і пози спокою.

– *Дослід із лялечками метелика кропивниці.* Комах розміщували на кропиви, огорожах, стовбурах дерев тощо. Птахи знищували більшість з них. Залишалися (виживали) тільки ті, що були на кропиви, бо їх забарвлення зливалось із кольором середовища.

– *Дослід із гусінню п'ядуна.* Кропивники (ряд горобцеподібні) не скльовували її до тих пір, поки вона не починала ворушитися.

– *Дослід із комахами.* На узліссях досліджували близько 200 видів комах і з'ясували, що птахи не споживали особин із застережним забарвленням.

– *Дослід із перетинчастокрилими.* Було доведено, що більшість птахів уникає комах із неприємним смаком. Одного разу клонувши осу, птах 3 – 6 місяців не чіпає і схожих на осу мух. Потім починає скльовувати їх, доки знову не натрапить на осу.

– *Дослід із гамбузіями.* Їх випускали у басейни із різним забарвленням дна. Птахи винищували майже 70 % рибок у тих басейнах, де вони були добре помітними, і лише 43 % – там, де їх забарвлення збіглося із фоном дна.

– *Досліди із личинками жука борошняного хрущака.* Птахи охоче з'їдали їх і після того, як їх пофарбували карміном, котрий не має смаку. Потім частину личинок покрили сумішшю карміну з хініном. Склывавши їх одного разу, птахи переставали їсти усіх забарвлених личинок.

– *Досліди з кульбабою.* При їх проведенні враховувалося не тільки виживання особин, а й успіх у розмноженні. Вони дозволили виявити форми, найбільш пристосовані до якихось конкретних умов середовища.

– *Досліди з попелицею.* Вивчали попелиць виду майкопіс (рід *Dysaphis*) у Криму. Попелиці взагалі дуже вередливі у живленні, зокрема цей вид споживає тільки купир лісовий. Його замінили на бутень плямистий та бутень бульбоносний. Особини, яких перенесли на бутень плямистий, швидко загинули. Більша частина попелиць, котрих намагалися примусити вживати бутень бульбоносний, також загинула. Але ті особини, що вижили, залишили потомство. Протягом восьми поколінь спостерігали такі зміни: спочатку серед попелиць збільшилася мінливість, що викликало зростання тиску природного добору. Поступово склався певний комплекс ознак, через які ці особини не змогли повернутися до характерного для цього виду живлення. Причиною стали зміни хоботка і ціла низка нових адаптивних і не адаптивних ознак. Способом життя, морфологією та екологічними властивостями вони стали подібними до виду херофіліна, який постійно живе на бутні. Восени, коли з'явилися самці (влітку попелиці розмножуються за допомогою партеногенезу), виявилось, що нова форма самиць практично не може схрещуватися з ними. Вони повністю втратили здатність мати потомство з ознаками, властивими виду майкопіс. Але натомість утворилося багато гібридних форм із видом херофіліна, з яким раніше вони не схрещувалися. Гібриди виявилися неповноцінними. Сформувався новий вид. Цей процес удалося повністю дослідити тільки завдяки тому, що попелиці дуже швидко розмножуються. В більшості випадків, на жаль, такої можливості немає.

Кількість прикладів можна продовжувати майже нескінченно. Усі вони свідчать про реальність існування процесів природного добору і їх спрямований характер.

5.5. Адаптації – результат дії природного добору

АДАПТАЦІЇ – це особлива форма відображення системами впливів зовнішнього та внутрішнього середовища, що полягає у встановленні динамічної рівноваги (стаціонарного стану), тобто це специфічні властивості живих організмів, які можуть забезпечити виживання і *розмноження* організмів у конкретних умовах середовища. Внаслідок цього адаптації виявляються *відносними*. Це означає, що адаптації до одного типу середовища існування зовсім не обов'язково залишаться пристосуваннями в інших умовах. Важливою особливістю адаптацій є те, що вони можуть формуватися на будь-яких стадіях онтогенезу особин. Оптимальна збалансованість відповідних процесів забезпечується не окремими адаптаціями організмів до окремих факторів довкілля, а цілісною системою пристосувань до всього комплексу умов абіотичних і біотичних факторів середовища. Біосфера включає до свого складу тільки адекватні собі системи нижчого рівня.

5.5.1. Формування адаптацій

АДАПТАЦІОГЕНЕЗ – історичний процес виникнення корисних ознак різного масштабу, які зумовлюють перетворення всієї біологічної організації. Такі філогенетичні процеси супроводжуються становленням АДАПТИВНОЇ СПЕЦІАЛІЗАЦІЇ, котра становить собою спрямоване вдосконалення вже набутої у попередніх еволюційних процесах норми реакції і характеризується прискореними змінами *кількісних* параметрів організації. Конкретна реалізація таких інновацій забезпечується ОНТОГЕНЕТИЧНИМИ АДАПТАЦІЯМИ і проявляється у різноманітних *модифікаціях*.

Для виникнення адаптацій необхідна наявність елементарного еволюційного матеріалу (спадкова мінливість) і спільна дія еволюційних факторів (мутаційний процес, популяційні хвилі, ізоляція, природний добір).

Появу в популяції вдалого фенотипу ще не можна вважати адаптацією. Про неї говорять лише після виникнення спеціалізованої ознаки у більшості особин популяції чи виду. Якщо їх поява забезпечує надійний захист від елімінації, на них починає діяти стабілізувальний добір, спрямований на стійке закріплення ознаки у генотипі.

Ознаки, які втратили селективне значення, редукуються внаслідок дії негативного добору, спрямованого на їх винищення.

Пристосування до одного фактора середовища звичайно пов'язані з підвищенням стійкості організму до інших його факторів унаслідок плейотропної дії генів, їх зчеплення і взаємодії між різними структурами організму.

Головною особливістю прогресивної еволюції є поява життєвих форм, які пристосовані до все ширшого діапазону умов, тобто пройшли у своєму філогенетичному розвитку численні біфуркації. Формування таких універсальних організмів зумовлюється тим, що у кожній біфуркаційній точці реалізується лише найдосконаліший – із безлічі можливих – варіант.

Із цим пов'язане й *основне протиріччя біологічної еволюції* – з одного боку, організми не можуть існувати поза середовищем, а з іншого, – вони мов би звільнюються від цієї залежності, досягаючи здатності жити у все більш різноманітних умовах. Генеральний шлях вирішення цього протиріччя полягає у поступовому *відокремленні організмів від зовнішнього середовища* за рахунок формування мультифункціональності більшості систем організму.

5.5.2. Класифікація адаптацій

Існує декілька класифікацій адаптацій, які здійснюються згідно з різними ознаками, що визначаються провідними.

Класифікація адаптацій за механізмом дії

Згідно з нею розглядають такі різновиди адаптацій:

– *фізіологічні (функціональні)*. До них відносять пристосування до нестачі води або несприятливої температури, різні модифікації фотосинтезу, алелопатичні взаємодії рослин тощо;

– *складні* – прикладом таких адаптацій можуть слугувати складна будова ока та ловчого апарату комахоїдних рослин тощо;

– *засоби активного захисту*. Це можуть бути роги, ікла, виділення отруйних речовин тощо;

– *засоби пасивного захисту*. До них відносять дуже різноманітні пристосування, такі як, наприклад, колючки, голки, тверді покриви, велика плодючість, різні варіанти забарвлення (пристосувальне, попереджальне) та форми тіла.

До пристосувального забарвлення відносять *маскування та мімікрію*. Терміном "маскування тварин" об'єднують усі варіанти різноманітного забарвлення і форми тіла, котрі – спільно з відповідною поведін-

кою – роблять їх менше помітними на фоні зовнішнього середовища. Це досягається декількома способами, згідно з якими виділяють такі модифікації пристосувального забарвлення:

– *криптичне забарвлення* забезпечує подібність особини до зовнішнього фону. Наприклад, тварини, що мешкають у траві, мають зелений колір (ящірки, коники, гусінь), а мешканці пустель – жовтий чи бурий (сарана, ящірка вухаста круглоголівка, сайгак). Численні види тварин змінюють криптичне забарвлення протягом онтогенезу (дитинчата і дорослі тюлені). Деякі тварини можуть міняти забарвлення відповідно до фону. Це досягається за рахунок перерозподілу пігментів у хроматофорах покривів тіла (каракатиця, камбала, восьминіг, хамелеон тощо). Криптичне забарвлення звичайно поєднується із позою спокою;

– *дизруптивне (розривне)* забарвлення характеризується наявністю контрастних плям і смуг, які порушують зорове враження про контури тіла та місцезнаходження життєво важливих органів, наприклад, голови. Завдяки цьому тварина стає непомітною на тлі з чергуванням плям світла й тіні. Часто таке забарвлення поєднується з криптичним, тобто плями у забарвленні тварин гармонізують із фоном (зливаються з ним). Розривне забарвлення властиве багатьом видам тварин, наприклад, кораловим риbam, сарановим, метеликам, жукам-вусачам, ящіркам, бурундукам, зебрам, тиграм тощо;

– *приховуюче забарвлення* засноване на ефекті протитіні. Воно полягає в тому, що найяскравіше освітлені частини тіла мають темніший колір, ніж ті, що освітлені менше. При цьому загальне забарвлення особини стає одноріднішим, а обриси тіла зливаються з фоном. Такий тип забарвлення властивий більшості риб та інших мешканців товщі води, а також спостерігається у птахів і деяких ссавців (олені, зайці).

МІМІКРІЯ становить собою наслідувальну подібність незахищеного виду із захищеним або неістивним. Вона характерна як для тварин, так і для рослин. У тварин вона виражається у зовнішній подобі до неістивних предметів середовища (камінці, гілочки тощо). Таке явище має власну назву – *мімізія*. Наприклад, яйця кулика-сороки нагадують гальку, морські коники та риби-пилки схожі на водорості. Особливо добре мімізія розвинена у комах. Інший варіант мімікрії називається *міметизм*. Він відображає зовнішню схожість їстивного та неістивного (захищеного) видів тварин. Подібне пристосування слугує захистом лише від високорозвинених хижаків, переважно хребетних. Міметизм вияв-

ляється ефективним тільки в тому випадку, коли імітатор мешкає у тій же місцевості, що і модельний вид, а його чисельність є значно меншою.

Розрізняють два різновиди міметизму:

– *Бейтсівська мімікрія* полягає в тому, що їстівний незахищений вид – імітатор (*наприклад, метелики білянки*) набуває схожості з неїстівним і добре захищеним видом, який становить собою модель (*наприклад, метелики геліконіди*);

– *Мюллерівська мімікрія* відзначається тим, що декілька неїстівних і добре захищених видів тварин мають подібний зовнішній вигляд, утворюючи своєрідне кільце мімікрії (*наприклад, жуки – "божі корівки", клопи-солдатики, жуки-гноювики тощо*).

Захисний ефект мімікрії суттєво збільшується за умови її поєднання з відповідною поведінкою тварин. Наприклад, деякі метелики, що виглядають подібними до сухого листа, виконують у польоті колові рухи, збільшуючи схожість з опадаючим листям.

Мімікрія у *рослин* слугує, головним чином, для приваблення або відлякування тварин і характерна тільки для окремих органів, а не для усього організму. Наприклад:

– квітки білозору позбавлені нектару, але зовні подібні до квіток медоносних рослин. Цим вони приваблюють комах, які забезпечують їх запилення;

– ловчі апарати комахоїдних рослин нагадують яскраві квітки інших видів, що приваблює комах і забезпечує їх живлення;

– квітки орхідей за формою, кольором і запахом бувають схожими на самиць деяких комах-запилювачів тощо.

Загалом виникнення мімікрії пов'язане з вибіркоvim знищенням тварин або рослин іншими видами тварин, які орієнтуються у середовищі за допомогою зору. При цьому

– *засоби пересування та здобування їжі* вдосконалюються за допомогою прогресивного розвитку рухового апарату, нервової системи, органів чуття тощо;

– *адаптації до спільного існування з іншими організмами* виникають внаслідок становлення усе більш досконаліших і різноманітних форм симбіозу та паразитизму;

– *адаптації до суспільного способу життя* пов'язані з пристосувальними змінами поведінки та біокомунікації.

Класифікація адаптацій за походженням

Згідно з нею виділяють преадаптивні, комбінативні та постадаптивні пристосування.

– *Преадаптивні* зміни являють собою потенційні адаптаційні явища, які виникають раніше, ніж зміняться умови існування, котрі зроблять їх пристосуваннями. Їх основа базується на мутаційному процесі, який накопичує приховані резерви мінливості, що можуть виявитися корисними у майбутньому. Наприклад:

– спільною для рептилій, птахів і ссавців є така особливість будови черепа: при зовнішньому тиску він дещо зменшується в об'ємі і змінюється за формою завдяки напіврухомому з'єднанню кісток. Подібне пристосування не мало ніякого значення для рептилій і птахів, але у ссавців виявилось дуже корисним у зв'язку з живородінням;

– у приматів унаслідок життя на деревах сформувалися передні кінцівки з добре розвинуеною здатністю до хватання. Це виявилось преадаптацією до майбутнього розвитку трудової діяльності;

– пристосування насіння до рознесення за допомогою вітру стали преадаптацією і для розповсюдження їх водою;

– отруйні виділення деяких рослин (ефіри, смоли) є їх природними метаболітами. Але завдяки цьому вони виявилися захищеними від поїдання рослиноїдними тваринами, що забезпечило їм краще виживання в умовах екосистем;

– зменшення концентрації води у клітинах унаслідок накопичення вуглеводів або гліцерину одночасно забезпечує стійкість не тільки до низької температури, а й до посухи або засолення;

– тюлень Венделя звичайно мешкає у теплих морях. Але він зміг проникнути на північ завдяки своїм дуже розвиненим верхнім іклам. Вони виявилися преадаптацією, за допомогою якої тюлені змогли легко пробивати кригу, і цей вид поширив ареал свого існування;

– до фізіологічних преадаптацій можна віднести виникнення жирового тіла як джерела метаболічної води тощо. Можливість преадаптацій заснована на реальності існування такого явища як поліфункціональність різних структур живих організмів: у кожного органа є декілька функцій, частина з яких може перебувати у потенційно корисному стані. До певного часу вони не проявляються, але при зміні умов існування можуть виявитися надзвичайно корисними і забезпечити виживання живих систем та їх подальшу еволюцію.

– *Комбінативні адаптації* зумовлюються комплексною взаємодією нових мутацій між собою та генотипом як системою. При цьому можуть відбуватися не тільки посилення (комплементация), а і пригнічення (епістаз) прояву мутацій у фенотипі. Можливі й інші варіанти взаємодії неалельних генів між собою та з некодувальною частиною геному. Завдяки таким модифікаціям створюється можливість для швидкої зміни одних пристосувань іншими. До цього типу належить більшість адаптацій.

– *Постадаптивні зміни* становлять собою еволюційні перетворення організмів, які вдосконалюють наявні адаптації відповідно до середовища існування. На відміну від преадаптацій, які є непрямими випадковими наслідками еволюційних процесів, постадаптації становлять собою безпосередній результат дії природного добору. Вони виникають у зв'язку з редуцією якоїсь раніше розвиненої ознаки. Відповідні гени переходять у рецесивну форму і включаються до прихованого резерву мінливості. Іноді такі ознаки можуть проявитися у фенотипі, *наприклад у вигляді атавізмів*.

Класифікація адаптацій за відношенням до середовища

Згідно з цим критерієм розрізняють:

– адаптації *до генотипного середовища*. Для нього характерні цілісність генотипу особини і взаємодія генів між собою. На цьому рівні здійснюються різноманітні фізіолого-біохімічні адаптації;

– адаптації *до популяційно-видового середовища*. Вони становлять собою надорганізмові пристосування, такі як статевий процес, гетерогенність, резерв спадкової мінливості, певна чисельність популяції тощо. Для позначення спеціальних внутрішньовидових адаптацій запропоновано термін конгруенція – це взаємні пристосування особин, які виникають унаслідок різноманітних відносин у межах виду. Ними можуть бути: взаємна відповідність систем розмноження різностатевих особин; системи сигналізації; розподіл праці; зменшення плодючості паралельно із розвитком системи догляду за потомством; поведінка тварин тощо;

– адаптації *до біогеоценотичного середовища*, котрі відповідають пристосуванням міжвидового рівня. Вони виробляються внаслідок спільної еволюції видів у біогеоценозі і становлять собою систему збалансованих відносин типу: аллопатичні взаємодії рослин; рослини – траводісні тварини; хижак – жертва; паразит – хазяїн; різні варіанти симбіозу тощо.

Класифікація адаптацій за масштабом

У межах цієї класифікації виділяють спеціалізовані та загальні адаптації. *Спеціалізовані* пристосування виявляються доречними лише у дуже специфічних, локальних умовах життя. Наприклад, будова язика у мурахоїдів. *Загальні* адаптації сприяють виживанню у широкому діапазоні умов середовища. Вони характерні для великих систематичних таксонів. До таких пристосувань відносять, наприклад, фотосинтез, дихання, насінне розмноження тощо.

Класифікація адаптацій за характером змін

Згідно з цим критерієм розрізняють адаптації, пов'язані із спрощенням або з ускладненням морфологічної організації. Наприклад, перехід до паразитизму викликає спрощення і редукцію частини органів. Натомість активізація життєвих функцій сприяє ускладненню і подальшому розвитку цілої низки важливих органів нападу та захисту. Незважаючи на величезну різноманітність пристосувальних змін будь-яких організмів, *спільним для всіх адаптацій* є механізм їх виникнення: вони формуються протягом тривалої еволюції за рахунок добору особин, які мають ознаку в найбільш вираженій формі, а не виникають одразу в готовому вигляді.

5.5.3. Молекулярні механізми адаптацій

Молекулярною основою усіх пристосувальних реакцій організму є будова і властивості його білків. Для того щоб організм одержав нові можливості використовувати своє середовище існування, необхідні пристосувальні зміни його білків, закріплені генетично. Вони можуть бути кількісними та якісними. До них належать:

- *збільшення або зменшення концентрації білків унаслідок відповідних змін у їх синтезі. Уже під час дії несприятливого фактора інтенсифікуються і біосинтетичні процеси, що зумовлюють пристосувальний синтез різних білків, і відновлення запасів енергії;*
- *приєднання до існуючих макромолекул різних речовин, які модифікують їх властивості і просторову організацію. Це можуть бути як активатори, так і інгібітори;*
- *зміна регуляторних функцій білків на посттранскрипційному і посттрансляційному рівнях, також унаслідок нервових і гуморальних впливів;*

– *зміна просторової організації* біополімерів залежно від параметрів середовища. Це явище широко розповсюджене у природі, оскільки забезпечує максимальну функціональну різноманітність при мінімальному використанні необхідного матеріалу. Наприклад, білок пуротонін А міститься і в отруті гримучих змій, і в зерні пшениці, борошні. Отрутна модифікація відзначається одним зайвим дисульфідним зв'язком, який утворюється тільки у клітинах отруйних залоз. Це один із варіантів регуляції експресії генів за допомогою факторів середовища;

– *синтез нового типу* макромолекул унаслідок мутацій та інших змін геному.

Докладніше механізми формування молекулярних пристосувань можна розглянути на прикладі *адаптації м'язів до різних навантажень і температурного режиму*. Пристосувальні кількісні зміни полягають у посиленні синтезу гемоглобіну та міоглобіну. Останній дихальний пігмент забезпечує резерв кисню у м'язах в умовах гіпоксії, який при систематичних тренуваннях може збільшитися на 40 – 60 %. *Якісні* зміни пов'язані з видовими особливостями гемоглобіну та міоглобіну. В їх основі лежать еволюційні перетворення ДНК, зумовлені різним амінокислотним складом цих білків. Найбільш ефективне засвоєння кисню спостерігається у гемоглобінах тварин, котрі живуть у воді. Зв'язування гемоглобіну з киснем залежить від *температури*. Її відхилення від нормального значення суттєво погіршує цей процес. Пристосування здійснюється за рахунок приєднання до гемоглобіну одного з метаболітів вуглеводного обміну – дифосфогліцеринової кислоти у вищих тварин або АТФ у риб. Це викликає зміни властивостей гемоглобіну і зменшення залежності зв'язування та віддачі кисню від температури. Важливу роль у цих процесах відіграють іони кальцію та магнію. У тварин, адаптованих до низької температури, активуються ті ферменти гліколізу та циклу трикарбонових кислот, які найбільш ефективно діють за низької температури. Тварини, пристосовані до життя у жаркому кліматі, відзначаються підвищеною активністю високотемпературних фракцій відповідних ферментів. *Регуляція процесів м'язової адаптації* полягає у зміні чутливості клітинних рецепторів до регуляторних молекул. Робоча гіпоксія запускає анаеробний шлях розщеплення глюкози. Одночасно зменшуються запаси глікогену, креатинфосфату та фосфоліпідів у м'язах. Характер галуження глікогену також змінюється внаслідок перерозподілу співвідношення ферментів, необхідних для його синтезу.

Такі метаболічні перетворення здійснюються в комплексі з іншими змінами. А саме, *короткочасна адаптація до низької температури* пов'язана з виділенням адреналіну, котрий мобілізує глікоген та жирні кислоти, збільшує інтенсивність окисних процесів. Активується діяльність щитовидної залози. Її гормон тироксин розмежовує окислення і фосфорилування у мітохондріях таким чином, що зростає вільне, не пов'язане з фосфорилувальним, окислення. Це викликає збільшення виділення тепла. *Короткочасна адаптація до високої температури* зумовлюється зниженням інтенсивності окисних процесів. Відповідно зменшується утворення тепла і зростає тепловіддача. *Тривалі адаптації до коливань температури* пов'язані з дією ізоферментів, що мають різний температурний оптимум. Крім того, відбуваються пристосувальні зміни деяких небілкових речовин. Наприклад, адаптація до низької температури супроводжується зростанням ступеня ненасиченості жирних кислот у фосфоліпідах. Одночасно збільшується концентрація глікопротеїнів, які збагачені галактозою і виконують роль біологічних антифризів.

Кінцевий функціональний результат сукупності адаптивних молекулярних, метаболічних та регуляторних реакцій організму полягає у встановленні гомеостазу, який забезпечує підтримку основних внутрішніх параметрів системи на певному рівні, а тим самим – її витривалість і успішне функціонування в різних умовах середовища.

Таким чином, адаптації у своїй основі мають генетичний і морфологічний поліморфізм популяцій і видів, котрі під час дії різних еволюційних факторів можуть закріплюватися у генофонді і забезпечувати переважне виживання і розмноження особин.

5.5.4. Обмеження в розвитку ознак

Межі у розвитку адаптацій зумовлюються природою фізичних і хімічних процесів, будовою і функцією речовин та структур, із яких складається організм. Наприклад,

- однопала кінцівка коня – межа *морфологічного* розвитку, оскільки далі може бути лише безпала;
- обмеження *фізичної природи* стоять на заваді удосконалення світлочутливості ока: здатність сприймати фотон — це межа ідеального оптичного приладу (людина бачить світло свічки у темряві на відстані до 2 км);

– існують обмеження, що зумовлюються *законом оптимальності*. Так, чотирикамерне серце – не межа серед множини можливих форм його будови. Однак для розділення артеріальної і венозної крові по двох колах кровообігу – це оптимальний варіант;

– велике значення мають також і обмеження *структурного характеру*. Наприклад, немає органів руху за типом колеса або гвинта, хоча вони б давали значні переваги, перш за все енергетичні. Справа у тім, що ПД створює нові органи поступово, а нові пристосування формуються дуже повільно за рахунок сполучення маленьких ланок, кожна з яких дає хоч і мінімальну, але перевагу. Окремі ж частини колеса (обід, вісь, спиці) чи гвинта не дають адаптаційних переваг самі по собі, тільки всі разом, тобто можуть бути лише штучного походження;

– заборона може бути зумовленою і *будовою самих органів*. Так, встановлена обмеженість розмірів у тварин із зовнішнім скелетом. Жуки довжиною близько метра не могли б рухатися, бо важили б приблизно тонну. Але зовнішній скелет дозволив практично нескінченно зменшувати розміри, наприклад, перетинчастокрилий яйцеїд (алаптус мінімус) має довжину усього 0,2 мм (менше інфузорії).

Обмеження на молекулярному рівні можуть бути пов'язаними з неможливістю одночасного протікання багатьох процесів. Наприклад, у дихальному ланцюзі мітохондрій неможливий прямий і зворотний транспорт електронів; при фотосинтезі неможливе одночасне протікання світлової і темної стадій (на світловій стадії синтезуються АТФ і НАДФ Н, необхідні для синтезу вуглеводів); у хромосомах не можуть одночасно здійснюватись реплікація та транскрипція окремої ланки ДНК, що слугує однією з причин помітного звуження адаптаційних і функціональних можливостей клітини у момент поділу. Тому цей період її життя відносять до критичних.

В усіх випадках, розглядаючи пристосувальні зміни тих чи інших організмів, обов'язково треба мати на увазі, що для будь-якої *мультифункціональної системи адаптації можливі тільки за якоюсь однією ознакою (а не за всіма разом) і то лише у вузькому діапазоні*.

5.6. Видоутворення

За час існування життя на Землі вимерло приблизно 90 % видів. Але між їх вимиранням і утворенням існує рівновага. Кількість родин

тварин мало змінилася за 600 млн. років у океані і 300 млн. років на суходолі (близько 325 родин). Оскільки середнє число видів на одну родину приблизно постійне, то і загальна кількість видів, що мешкає на Землі, виявляється досить стабільною. Якщо число видів перевищує певну величину, то швидкість вимирання починає перевищувати швидкість видоутворення і навпаки.

5.6.1. Вид і його критерії

ВИД – нова система інтеграції живої природи, яка становить собою сукупність особин, що мають спільні морфофізіологічні ознаки, можуть вільно схрещуватися між собою, формувати систему популяцій з утворенням спільного ареалу і в природних умовах, генетично відокремлених від інших подібних угруповань.

Виділяють кілька критеріїв, за якими види розрізняють. До них належать: морфологічний, фізіолого-біохімічний, географічний та генетичний.

Морфологічні відмінності зумовлюються специфічними адаптаціями, що формуються у кожного виду під час пристосування до якихось конкретних умов середовища. Такі ознаки завжди враховуються при виділенні певної групи особин і популяцій в окремий вид. Але цей критерій не може бути основним, тому що існують види-двійники. Наприклад, група видів, відома під назвою "малярійний комар", включає шість видів, які відрізняються вимогами до умов існування і майже ідентичні за зовнішніми ознаками. Такі види-двійники поширені не тільки серед членистоногих, а й серед амфібій, птахів, рептилій і навіть ссавців.

Каріологічні відмінності будови хромосом у представників різних видів далеко не завжди дозволяють однозначно відрізнити їх. Зокрема, навіть у межах однієї лабораторної лінії тварин є розбіжності структурної організації аутосом і статевих хромосом; багато видів мають однакове число хромосом, а інколи вони видаються практично ідентичними. Це приводить до висновку, що хромосомна еволюція відбувалася певною мірою незалежно від морфологічної. Немає абсолютної структурної відповідності між таксономічними відстанями і будовою хромосом.

Фізіолого-біохімічні відмінності між близькими видами звичайно виявляються меншими, ніж у малоспоріднених видів. Відомо, що кожен вид має специфічні особливості метаболізму, а деякі відзначаються й синтезом певних, властивих тільки їм органічних сполук. Наприклад, за здатністю накопичувати алкалоїди відрізняють види рослин у родинах

пасльонових, складноцвітих, лілейних, орхідейних. Споріднені групи тварин відзначаються близькими за будовою пігментами крові, а інсулін віднайдений тільки у хордових тварин. Подібність будови макромолекул у споріднених видів є одним із важливих критеріїв при встановленні еволюційного минулого тих чи інших груп рослин або тварин. Але якщо ознаки мають пряме пристосувальне значення, то біохімічна конвергенція стає звичайним явищем. Унаслідок цього фізіолого-біохімічний критерій також не може вважатися головним при встановленні видової належності різних організмів. Крім того, за фізіолого-біохімічними ознаками існує значна внутрішньовидова мінливість, а синтез одних і тих самих речовин може здійснюватися різними шляхами. Через це визначення видової належності тільки за ознакою наявності таких сполук може виявитися хибним.

Географічні відмінності видів засновані на відносній самостійності ареалів кожного з них. Безсумнівно, розмір ареалу, його форма і місце в біосфері належать до важливих видових ознак. Але географічний критерій усе ж таки не може вважатися основним. Це пов'язано з тим, що існує безліч видів із практично спільними ареалами. Крім того, для видів-космополітів (косатка, дрозоділи, домові мухи, горобці тощо) визначення ареалу як головного критерію взагалі втрачає будь-який зміст.

Генетичний критерій пов'язаний із неспроможністю у природних умовах представників різних видів схрещуватися між собою. Внаслідок цього види виявляються цілісними, *генетично закритими системами*, що дозволяє вважати цей генетичний критерій одним із основних при визначенні виду. Єдність видів не порушується навіть тоді, коли споріднені види заселяють спільну територію, тому що міжвидові гібриди виявляються ослабленими, нежиттєздатними або стерильними. Причини цього явища: інша будова статевих органів, мала живучість сперматозоїдів у статевих шляхах самки, неспроможність сперматозоїдів потрапити до яйцеклітини, руйнація батьківських хромосом, різниця в швидкості й характері протікання ембріогенезу, різкі порушення розвитку тощо.

Численні експерименти довели, що здатність різних видів до нормального схрещування відповідає ефективності взаємного приживлення тканин при трансплантації, тобто може зумовлюватися процесами, котрі відбуваються на нижчих рівнях системної організації (зокрема, тканино-специфічними білками). Вони унеможливають ефективний розвиток гібридного ембріона через генетичну, фізіолого-біохімічну та гістологічну

несумісність відповідних процесів. Обмеження панміксії за допомогою становлення репродуктивної ізоляції та виокремлення видів суттєво сприяло подальшому системному розвитку біосфери загалом. Інакше живі організми вже давно б зникли через руйнацію не сумісних із жителям генотипів.

Системна реорганізація природного генофонду можлива тільки на рівні популяцій і підвидів, але не видів. У разі вдалого міжпопуляційного схрещування виникають нові системи інтеграції, що можуть викликати формоутворення видового рівня.

5.6.2. Стадії видоутворення

ВИДОУТВОРЕННЯ – поділ у часі і просторі раніше єдиного виду на два і більше, тобто перетворення генетично відкритої системи (популяції) на генетично закриті (*види*).

Репродуктивна ізоляція виникає спочатку як побічний продукт генетичної дивергенції. Завершується її становлення під дією природного добору. Видоутворення здійснюється різними способами, однак у цьому процесі можна виділити *дві загальні стадії*:

1. Для початку видоутворення перш за все потрібно, щоб потік генів між двома популяціями одного виду з якихось причин припинився. Це викликає генетичну диференціацію популяцій завдяки пристосуванню до дещо різних умов існування. У протилежному випадку обидві популяції утворюють єдиний генофонд і видоутворення не відбувається.

У міру того, як між популяціями будуть накопичуватися генетичні відмінності, виникнуть репродуктивні ізолювальні механізми. Причина цього явища: різні генофонди виявляються при схрещуванні взаємно непристосованими. Гібридні особини матимуть незбалансовані поєднання генів і відповідно меншу життєздатність і плодючість.

Таким чином, для першої стадії видоутворення характерні *постзиготичні* репродуктивні ізолювальні механізми. Природний добір при цьому не бере безпосередньої участі у становленні репродуктивної ізоляції. Перша стадія зворотна. Якщо умови існування зміняться таким чином, що дві раніше розмежовані популяції знову почнуть засвоювати спільну територію, то між ними відновиться схрещування. Внаслідок цього такі популяції зможуть відтворити єдиний генофонд і видоутворення не відбудеться. Наприклад, ситуація із сибірськими лайками. У царській Росії було близько 30 порід цих собак. Вони сформувалися

завдяки тому, що контакти між різними представниками місцевого населення (а відповідно і між лайками) були епізодичними. Після революції почалося досить масштабне засвоєння Сибіру і Далекого Сходу переселенцями з різних частин країни. Вони завезли сюди різні породи собак, перш за все вівчарок. Багато було й безпородних собак. Ізоляція виявилася зруйнованою. Через неконтрольовані схрещування дуже швидко практично усі собаки стали безпородними. Видоутворення не відбулося. До 50-х років XX ст. лишилося всього три породи: карело-фінська, російсько-європейська і західносибірська. Зовсім інакше виглядає ситуація, коли паралельно з ізоляцією починає діяти природний добір. Тоді процес видоутворення вступає у другу стадію.

2. Друга стадія *незворотна*. Розвиваються *дозиготичні* репродуктивні ізолювальні механізми. Причина їх появи: оскільки гібридні особини не життєздатні, то із часом починає переважати схрещування у межах своєї популяції. Тим самим природний добір виключає міжпопуляційні схрещування і сприяє поділу популяцій. Закріплення таких репродуктивних ізолювальних механізмів, які діють *до* схрещування, у ряді поколінь і зумовило утворення нових видів, які закриті генетично. Таким чином, характерною особливістю другої стадії видоутворення є участь природного добору у формуванні репродуктивної ізоляції.

Розрізняють кілька способів видоутворення:

– *дивергентний (справжній)* – утворення нових видів унаслідок появи нових пристосувальних ознак, які спричинюють дивергенцію популяцій;

– *філетичний* – поступове перетворення видів у часі, якщо зміни охоплюють увесь ареал;

– *гібридизаційний* – формування видових ознак унаслідок перетворень, пов'язаних із становленням нової системи схрещувань.

Будь-який із цих способів пов'язаний із *принципом родонаачальника (засновника)*: нова популяція може виникнути від декількох вихідних особин, котрі якимось чином опинилися у сприятливих умовах. У цьому випадку вид може утворитися за рахунок репродуктивної ізоляції через відсутність притоку генів іззовні й обмеження спадкової мінливості. Такий перебіг подій зумовлюється тим, що особини, які започатковують нову популяцію, мають лише частину генофонду предкової групи. До цього ще додається ефект гомозиготизації, спричинений інбридингом. З ним пов'язане і зростання концентрації в популяції рецесивних гомози-

гот. Рecessивні мутації, що раніше були приховані в гетерозиготному стані, починають проявлятися фенотипічно й підпадати під дію природного добору. Внаслідок цього поступово зменшується число шкідливих генів у популяції і вона опиняється у сприятливих умовах для подальшого розвитку, який може привести до видоутворення.

Описано багато випадків, коли від декількох особин походили численні популяції. Наприклад, більшість ссавців і птахів, успішно заселених до Північної Америки, Австралії та Нової Зеландії, є нащадками незначного числа предкових особин. Зокрема, всі австралійські кролики походять від 24 особин, а всі мільйони золотистих ховрашків є нащадками однієї самиці.

На сьогодні не викликає сумнівів той факт, що протягом еволюції життя на Землі подібні події були досить розповсюдженими і неодноразово спричинювали видоутворення.

5.6.3. Шляхи видоутворення

Двостадійна модель видоутворення може реалізуватися різними шляхами, серед яких виділяють алопатричний і сипатричний.

Алопатричне видоутворення

Цей шлях утворення нових видів ще іноді називають *географічним*. У подібних випадках види виникають із географічних рас *на периферії* ареалу вихідного виду. Послідовність алопатричного видоутворення: один біологічний вид поділяється на дві і більше частин через ізоляцію популяцій якою-небудь географічною перешкодою; кожна популяція еволюціонує самостійно у своєму середовищі існування; об'єднання популяцій створює можливість для схрещування, але популяції не беруть участі в цьому процесі, тому що стали самостійними видами.

Алопатричне видоутворення відбувається повільно і потребує участі сотень тисяч поколінь. Воно здійснюється на основі *географічної ізоляції* і завжди пов'язане з історією формування ареалу, котрий обмежений зоною смерті. Існують дві можливості розширення ареалу:

– середовище змінюється таким чином, що вид виявляється здатним існувати і на новій території. Наприклад, розселення зайця-русака. Цей вид звичайно заселяє степову та лісостепову зони. Згідно з археологічними даними, його ареал свого часу був обмежений лісами біля Тули, тобто вони становили географічну перешкоду для його розселення у

північній області. Розвиток землеробства і винищення лісів спричинили руйнування ізоляції. Внаслідок таких змін цей вид поширився у Карельській та Вологодській областях. Сформувалися північні раси зайця-русака: дещо менші розміри і світліше зимове хутро. Утворилися два підвиди, перетворення яких на види є тільки питанням часу;

– у межах вихідного виду виникає нова адаптація, котра дозволяє розширити ареал. Наприклад, холодостійкість жита утворилася в межах теплового ареалу пшениці.

Дивергенція на рівні рас, яка зумовлює алопатричне видоутворення, відбувається за рахунок трьох основних процесів:

- зростання диференціації генотипу;
- збільшення морфологічної, фізіологічної та поведінкової диференціації;
- посилення ізоляції.

У різних груп організмів вони можуть відбуватися з різною швидкістю. В одних випадках навіть відносно невелика генетична диференціація спричинює суттєвий фенотипічний поліморфізм, а в інших – результат може виявитися майже непомітним. Послідовність стадій видоутворення також здатна змінюватися, а деякі з них – навіть випадати.

При алопатричному видоутворенні дія еволюційних факторів створює у популяціях певний фон мінливості. Природний добір і дрейф генів відбирають найбільш оптимальні варіанти пристосувальних ознак (зумовлюють виживання найбільш пристосованих особин). Нові ж раси утворюються в тих випадках, коли у різних частинах ареалу еволюційні процеси йдуть у різних напрямках. При цьому в кожній з популяцій, згідно з відмінними умовами існування, формуються свої специфічні комплекси пристосувальних ознак. Характерною рисою подібних процесів є те, що навіть різні види, що опиняються в однакових умовах, набувають схожих морфофізіологічних пристосувань. Наприклад, односпрямовані адаптації тварин до життя у холодному кліматі зумовили утворення видів із деякими спільними ознаками. Це відображено у правилах Бергмана й Аллена.

Правило Бергмана підкреслює той факт, що види теплокровних хребетних у більш холодному кліматі відзначаються крупнішими розмірами, ніж види, які населяють теплі краї. Це твердження справедливе приблизно для 90 % видів птахів і 80 % ссавців, які заселяють різні фауністичні області. З цього витікає, що подібні видові ознаки належать до

приспосувальних. Їх адаптивна цінність зумовлена термодинамічними властивостями нагрітого об'єкта. А саме, велике тіло краще зберігає тепло завдяки низькому відношенню поверхні до об'єму. У помірно теплом кліматі ця перевага зникає, а в жаркому – стає недоліком. Це і зумовлює напрям дії природного добору згідно з географічними умовами того чи іншого регіону.

Правило Аллена полягає в тому, що у різних рас холодостійких видів птахів і ссавців частини тіла, що виступають (вуха, ніс, хвіст), виявляються меншими. Це також пов'язане з терморегуляцією, бо сприяє зменшенню розсіювання тепла.

До особливостей алопатричного видоутворення слід віднести й той факт, що ареали споріднених форм тварин (видів або підвидів) звичайно займають суміжні території, але істотно не перекриваються. Це сприяє утворенню видів, які можуть географічно заміщувати один одного (*правило Джордана*).

Між географічними расами одного виду нерідко існує часткова репродуктивна ізоляція. Звичайно такі раси мають різні терміни розмноження і специфічні екологічні потреби. Між ними можуть утворюватися й певні генетичні бар'єри. Наприклад, штучні міжрасові гібриди першого покоління у трав'янистих рослин виявляються напівстерильними, а у нащадків другого покоління спостерігаються деякі ознаки руйнування гібридів.

Після того як географічна раса досягає певного ступеня індивідуалізації й припиняється її схрещування з особинами інших популяцій, вона досягає статусу виду. Усі стадії алопатричного видоутворення, як проміжні, так і термінальні, реально спостерігалися в еволюції різних груп рослин і тварин. Проте нерідко відмічаються й випадки тривалого існування груп організмів, які займають перехідне положення між географічними расами і видами. Наприклад, до цієї категорії відносять майже 12 % усіх птахів Північної Америки. З цим явищем пов'язане утворення *КІЛЬЦЕВИХ АРЕАЛІВ* із географічних рас, які перекриваються, але кінцеві їх варіанти вже не схрещуються, тому що стали самостійними видами. Наприклад, відомі кільцеві ареали таких видів як велика синиця в Євразії, срібляста чайка у Північній Євразії та Північній Америці, пуночка-веселочка у Центральній Азії, оленьча миша в західній частині Північної Америки, північноамериканська бджола-одиначка тощо.

Симпатричне видоутворення

Цей тип видоутворення інколи називають квантовим або швидким. Воно спостерігається у тих випадках, коли новий вид виникає *всередині ареалу* вихідного виду. Здійснюється це трьома основними способами:

– Швидкі, за одне – два покоління, зміни каріотипу, наприклад, за рахунок *поліплоїдії*. Репродуктивна ізоляція виникає одразу внаслідок незбалансованості генів і хромосом гібридних особин. Реалізуються два варіанти – автополіплоїдія і алополіплоїдія. *Автополіплоїдія*, перш за все, характерна для рослин, наприклад, у роді хризантем усі види мають число хромосом, пропорційне дев'яти, а у роді пшениць – семи. Серед тварин автополіплоїдія відіграє незрівнянно меншу роль і зустрічається, головним чином, у видів, пов'язаних із партеногенетичним розмноженням, таких як голкошкіри, членистоногі, деякі гризуни (підземний спосіб життя) тощо. *Алополіплоїдія* пов'язана з подвоєнням числа хромосом після гібридизації. Наприклад, слива ($2n = 48$) виникла шляхом схрещування глуду ($2n = 32$) й аличі ($2n = 15$). Так утворилося багато покритонасінних (47 %) і папоротей (95 %).

– Виникнення репродуктивної ізоляції внаслідок фрагментації хромосом або інших *хромосомних перебудов*.

– Виникнення нових форм унаслідок *сезонної ізоляції*. Так утворюються різні раси рослин, відокремлення яких у види є тільки питанням часу, бо вони вже репродуктивно ізолювані.

Особливістю симпатричного видоутворення є те, що воно зумовлює формування видів завжди морфологічно близьких і починається на основі різних видів *біологічної ізоляції* (хронологічна, етологічна, екологічна, генетична).

5.6.4. Видоутворення сьогодні

В епоху антропогену формування нових видів суттєво уповільнилося внаслідок заселення людьми майже усієї поверхні земної кулі. Вважають, що на сьогодні не залишилося жодного шматочка суходолу, куди б не ступала нога людини. Але процес видоутворення продовжується, хоч і в досить специфічних формах. З'являються штами *мікроорганізмів*, нечутливих до антибіотиків, і вчені змушені відшукувати усе нові, більш досконалі, тобто отруйні для бактерій (а іноді й шкідливі для людей), препарати. Широкомасштабне застосування пестицидів спричинило появу стійких до них рас *бур'янів і комах*. Урбанізація й недо-

статній догляд за житловим фондом, який іноді супроводжується наявністю у деяких будівлях сирих підвалів, пов'язаний з утворенням особливих рас міських *комарів*. Вони відрізняються тим, що здатні функціонувати майже цілий рік, хоча в нормі розвиваються циклічно, а взимку перебувають у стані діпаузи (своєрідної сплячки). Сформувалися й інші відмінності: у природних умовах комарі потребують для розмноження наявності водойм із чистою водою, а міські – задовольняються навіть стічними водами; для нормальних комарів спарювання можливе тільки за наявності відкритих просторів і утворення великих роїв. Міські комарі можуть здійснювати цей процес в обмеженому об'ємі підвалів, а наявність відкритих водойм не є необхідною. Крім того, комахи навіть узимку можуть виходити з лялечок; у природних умовах самиці комарів не можуть відкладати яйця, не напившись попередньо крові. Для міських комарів це не є необхідною умовою. Вони набувають здатності проходити весь життєвий цикл, не залишаючи підвалів. Їх чисельність сягає величезних розмірів: з 1 м² поверхні води щодобово може виходити до 300 комарів.

Наявність такої кількості комах звичайно дошкуляє людям і змушує віднаходити все нові й нові способи боротьби з ними. Але різні fumігатори й отрути аж ніяк не можуть вважатися нейтральними з еволюційної точки зору. Слід очікувати появи нових рас комарів, які будуть стійкими до вже відомих препаратів.

Аналогічна ситуація характерна й для взаємин людей з тарганами та деякими іншими комахами. Внаслідок пристосування до все більш жорстких умов існування змінюються не тільки морфологічні та фізіологічні особливості подібних синантропних видів, а й поведінка.

Розділ 6 | МАКРОЕВОЛЮЦІЯ

Макроеволюційні явища, характерні для таксономічних груп надвидового рівня, також відбуваються згідно із загальними принципами самоорганізації матерії, але належать до узгодженого функціонування великих таксономічних груп організмів у межах усїєї біосфери. Ці процеси відбуваються в історично сформованих *адаптивних зонах*. Для їх визначення використовується два основні тлумачення:

– адаптивна зона – певний тип місцевості, що характеризується специфічною сукупністю екологічних умов (моря, прісні водойми, суходіл, ґрунт і т. п.) і являє собою середовище існування різних груп організмів, які виробляють до нього відповідні адаптації;

– адаптивна зона – сукупність адаптивних можливостей, які характеризують певну групу організмів. Наприклад, певні типи адаптацій; основні способи використання ресурсів середовища; загальні риси способу життя, котрі характерні для цілого таксона. В цьому розумінні говорять про адаптивну зону класу птахів, ряду змій, родини котячих тощо.

Засвоєння тієї чи іншої адаптивної зони відбувається двома основними шляхами (напрямами), які одержали назву алогенезу та арогенезу (рис. 6.1).

Шляхи еволюції груп

АЛОГЕНЕЗ – це шлях розвитку групи в межах однієї адаптивної зони. На цьому напрямі розвитку утворюються численні адаптації одного рівня у близьких за походженням форм. Такі пристосування називаються *ідіоадаптаціями* або *аломорфозами*. У першому наближенні можна вважати, що вони характерні для таксономічних груп рангу ряду й нижче. Наприклад, різноманітні адаптації водоплавних, хижих і рослиноїдних птахів, їх пристосування до життя у степу та лісі тощо. Алогенез завжди пов'язаний із певною спеціалізацією кожної з філогенетич-

них форм до якихось певних умов у межах тієї чи іншої адаптивної зони. Оскільки при цьому закріплюються ознаки, які мають пристосувальне значення в обмежених умовах існування, то спеціалізація неминуче пов'язана з небезпекою вимирання видів при різкій зміні середовища.

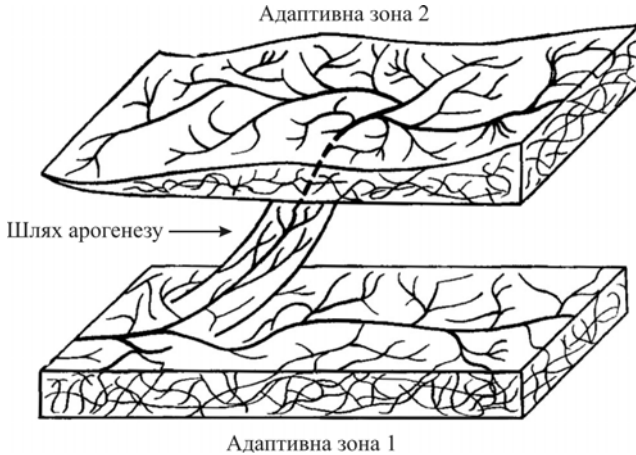


Рис. 6.1. Схема філогенетичного розвитку групи у двох адаптивних зонах (алогенез) та інтерзональному проміжку (арогенез)

АРОГЕНЕЗ – це шлях розвитку групи, який зумовлює суттєве розширення пристосувальних властивостей і вихід групи в іншу адаптивну зону. Це виявляється можливим за рахунок того, що у тієї чи іншої групи організмів з'являються якісь принципово нові пристосування, які називаються ароморфозами. Вони характерні для таксономічних груп рангу класу й вище. Арогенез здійснюється з порівняно великою швидкістю, численні проміжні форми при цьому гинуть. Але та гілка розвитку, котра усе ж таки опиняється у новій адаптивній зоні, стає на шлях широкого алогенезу.

Ароморфози, як комплекси тісно пов'язаних між собою адаптацій, можуть виникати різними способами: послідовне закріплення адаптацій на різних етапах еволюції; одночасне виникнення декількох генетично пов'язаних пристосовань, або внаслідок того, що добір закріплює декілька генетично незалежних адаптацій, які з'являються одночасно.

Найбільш вірогідним є шлях узгодженого формування незначних змін, які у сукупності здатні викликати радикальні перебудови структур і функцій організму. Наприклад, виникнення і розквіт класу птахів пов'язаний з появою у тріасових рептилій таких ароморфозів як чотирикамерне серце, теплокровність, виникнення крила та пір'яного покриву.

Крила як пристосування до повітряного середовища існування в ході еволюції виникали неодноразово й у різних груп тварин. Так, у комах крила розвинулися внаслідок збільшення розмірів бічних виростів тіла (їх початковим призначенням було краще забезпечення організму киснем). Ті види, у яких вони досягали значних розмірів і могли рухатися для ефективнішого газообміну, одночасно набули й здатності до польоту. Це приклад широко розповсюдженого у природі способу прогресивної еволюції, пов'язаного із зміною функції. Але для того щоб добір зумовив зростання розмірів бічних виростів комах і перетворення їх на органи польоту, потребувалися й інші умови, зокрема, добре розвинений зір, наявність хижаків тощо. Зокрема, у рептилій пристосування до повітряного середовища відбувалося у двох напрямках:

1) використання для ширяння довгих, подібних до пір'я, виростів – лусок, схожих на волан для бадмінтону, характерне для плазунів, що жили близько 200 млн. років тому;

2) використання крил, що сформувалися із шкірної складки між передніми та задніми кінцівками або виростами ребер. Збільшення її розмірів забезпечило можливість переходу від ширяння до польоту. Таке пристосування потребувало одночасних змін інших рис будови: елементи скелета, м'язового апарату і нервова система розвивалися узгоджено у міру все ефективнішого засвоєння повітряного середовища.

В основі якісних перебудов передніх кінцівок на крила, як і більшості інших пристосувань, лежать зміни небагатьох провідних ознак. Такими ключовими ароморфозами при формуванні класу птахів і стала поява пір'я та крил.

Таким чином, шляхи еволюції великих таксономічних груп спричинюються багатьма факторами, які зумовлюють формування лише найбільш досконалих пристосувань різного рівня. Вони й забезпечують ефективне функціонування такої багатокомпонентної складної системи як біосфера.

6.2. Форми еволюції груп

Становлення й розвиток будь-якої таксономічної групи відбувається протягом тривалого часу. Вони мають свою історію, тобто філогенез. Це стосується не тільки видів, а й великих систематичних груп надвидового рівня. Розрізняють кілька форм їх еволюції.

Первинні форми філогенезу

ФІЛЕТИЧНА ЕВОЛЮЦІЯ – процес поступової перебудови групи в часі без поділу на дві або декілька. Вона є обов'язковим процесом, котрий здійснюється у всіх стовбурах або гілках дерева життя. Наприклад, розвиток коня за лінією фенакодус – еогіпус – міогіпус – парагіпус – пліогіпус – сучасний кінь (рис. 6.2).

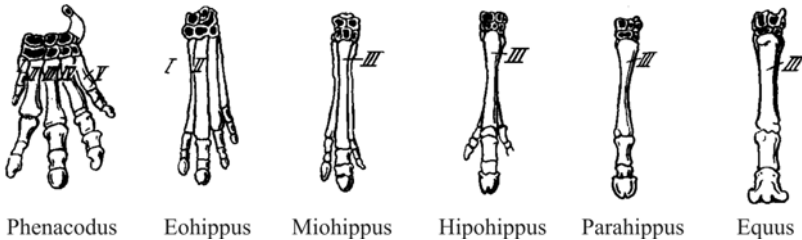


Рис. 6.2. Еволюція від п'ятипалої до однопалої кінцівки у коней

ДИВЕРГЕНЦІЯ – виникнення відмінностей на основі однієї і тієї ж організації, котре зумовлює розгалуження гілок дерева життя від єдиного стовбура. Причини цього явища: розходження відповідних груп у різні екологічні ніші та міжгрупова конкуренція, внаслідок якої максимальної переваги набуває та група, котра має найбільше відмінностей. Дивергенція продовжується як мінімум до припинення міжгрупової конкуренції. Якщо дочірня група опиняється в адаптивній зоні, яка сильно відрізняється від вихідної, то дивергенція продовжується і відмінності стають все більш суттєвими, доки стають незворотними. Наприклад, унаслідок формування вторинних пристосувань наземних хижаків до водного середовища та наступної дивергенції батьківських і новотворених видів виникли ластоногі тварини. Дивергенція спричинює

відокремлення самостійних філетичних ліній (рис. 6.3), які пов'язані із розвитком адаптацій до різних умов зовнішнього середовища. Така адаптивна радіація починається у межах біологічного виду на рівні популяцій і характерна для еволюції будь-якої групи організмів.

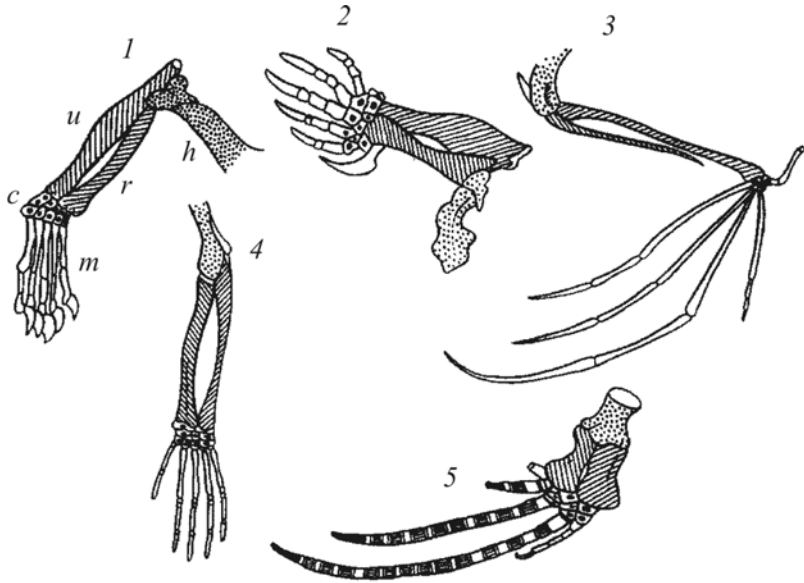


Рис. 6.3. Форма передніх кінцівок ссавців, яка виникла дивергентно, на основі гомологічних зачатків: 1 – стопоходяча кінцівка носухи (*Nasua*); 2 – рийна кінцівка крота (*Talpa*); 3 – літальна кінцівка летючого собаки (*Pteropus*); 4 – хапальна кінцівка мавпи (*Macaca*); 5 – плавальна кінцівка зубатого кита (*Grampus*); *h* – humerus (плечова кістка); *r* – radius (променева кістка); *m* – metacarpalia (п'ясні кістки); *c* – carpalia (кістки зап'ястя); *u* – ulna (ліктьова кістка)

Вторинні форми філогенезу

ПАРАЛЕЛІЗМИ. Після дроблення адаптивної зони, коли дивергенція припиняється, настає час паралельної еволюції, яка зумовлює формування гомологічних органів. Це процес розвитку у подібних напрямках двох або декількох груп, що спочатку розійшлися, але мають спільних

предків, тобто є генетично спорідненими (рис. 6.4). Іншими словами, це виникнення близьких ознак на спільній організаційній основі, яка успадкована від предків. Наприклад, паралельне формування мамалійних ознак в еволюції звіроподібних плазунів. До них відносять особливості локомоції, будови зубного та щелепного апаратів, дихання, водного обміну, будови покривів і терморегуляції, слухового апарату (наявність трьох слухових кісточок), структурної організації та функціонування головного мозку.

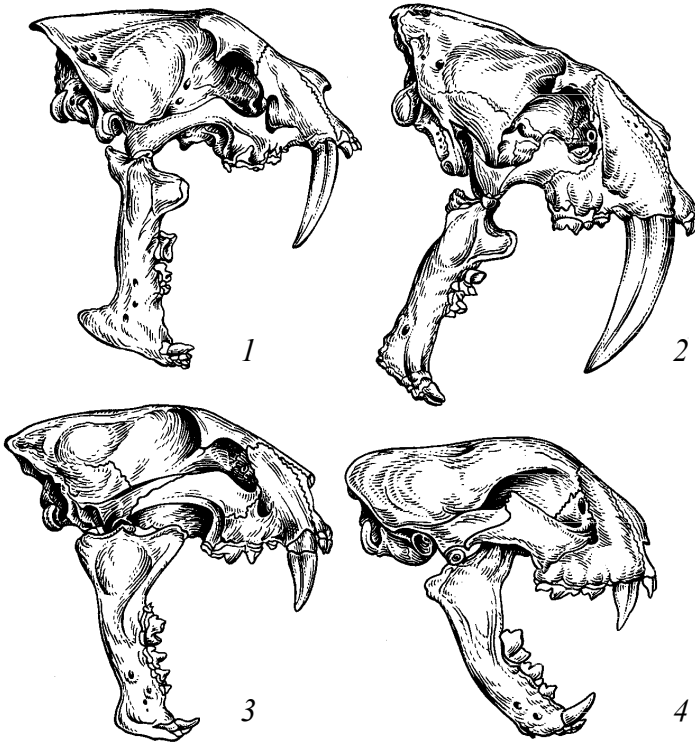


Рис. 6.4. Виникнення шаблезубості як приклад паралелізму:
1 – махайрод (*Hoplophoneus*, олігоцен); 2 – псевдошаблезуба кішка (*Dinictis*, олігоцен); 3 – *Smilodon*, який утворився в підродині махайродових через 20 – 30 млн. років; 4 – плейстоценовий шаблезубий тигр *Pseudoalelurus* із родини справжніх кішок

Особливо властиве це групам, які опановують нове середовище існування. Паралелізми, звичайно, спостерігаються в тих ознаках, які пов'язані з формуванням нової групи. Наприклад, паралелізми, які супроводжували перехід членистоногих до наземного життя, різноманітні біохімічні ознаки, процеси, пов'язані із становленням групи квіткових рослин тощо. За переважною більшістю інших ознак може продовжуватися дивергентна еволюція.

Далеко не завжди паралелізми з'являються у межах однієї групи. В багатьох випадках вони можуть виникати у різних, еволюційно не залежних, групах організмів, які належать до віддалених родичів. Наприклад:

- в еволюції хижих динозаврів постійно з'являлися ознаки, характерні для птахів. Особливо це проявлялося у будові кінцівок: задня кінцівка у них взагалі збудована за пташиним типом, а передня – у довгоруких хижаків стає подібною до тієї, що має археоптерикс;

- пристосування до деревного способу життя в кількох родинах безхвостих амфібій (квакші, ракофориди, деякі мікрогіліди) та рептилій (ігуани, гекони) розвивалися паралельно у межах класу. Головним чином це присоски, але у амфібій і плазунів вони мають різну будову;

- у найрізноманітніших водних та деяких пустельних хребетних паралельно з'являються структури, за допомогою яких з організму виводиться надлишок солей (особливо хлористого натрію): у морських кісткових риб цю функцію бере на себе модифікований зябровий епітелій, у пустельних ящірок та у морських птахів – латеральна залоза носової порожнини, у морських черепах – орбітальна слізна залоза. Є підстави вважати, що сольові носові залози були також й у деяких вивопних крокодилів і динозаврів.

Крім того, у дуже далеких, з еволюційної точки зору, організмів (навіть різних типів) паралельно виникали подібні біохімічні ознаки:

- метаболізм;
- гемоглобін у кільчаків, деяких моллюсків, голкошкірих, комах і хребетних;

- гемоціанін у головоногих моллюсків, ракоподібних та павукоподібних;

- розвиток подібних типів тканин також відбувався паралельно завдяки стабільності внутрішнього середовища після формування трьох зародкових листків: спочатку відбувається поділ на первинноротих і

вторинноротих, а потім у кожній із цих груп паралельно утворюються подібні типи тканин;

– у рослин паралельно розвиваються процеси, пов'язані із становленням групи покритонасінних (ангіоспермізація).

Часто спостерігаються випадки асинхронного паралелізму, тобто незалежне виникнення подібних ознак у філогенетично близьких груп, які живуть у різний час. Наприклад, шаблеподібні зуби виникали у великих котів щонайменше чотири рази у двох незалежних стовбурах дерева життя. У першому наближенні можна вважати, що паралелізми – це шлях розвитку гомологічних органів і ознак.

Причинами паралелізмів можуть бути:

- обмеженість резерву спадкової мінливості та її фенотипічного прояву;
- схожість середовища, що зумовлює подібну спрямованість дії добору;
- кардинальна біохімічна подібність найрізноманітніших організмів;
- еволюційні заборони, які роблять неможливим для тих чи інших груп розвиток певних ознак тощо.

КОНВЕРГЕНЦІЯ – процес філетичного розвитку у близькому напрямі двох або більше неспоріднених груп, тобто виникнення подібних рис організації на різній генетичній основі (рис. 6.5).

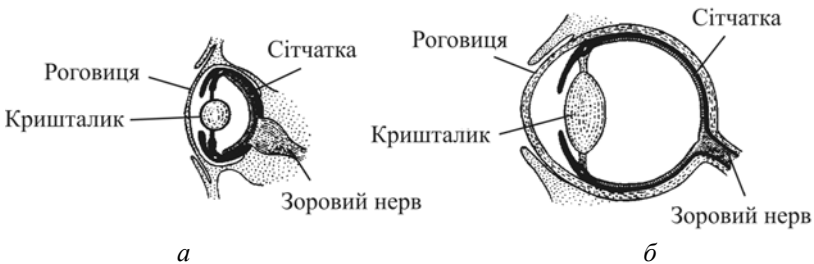


Рис. 6.5. **Конвергентна подібність будови ока тварин:**

а – головоногий молюск; *б* – ссавці

Конвергенція, на відміну від паралелізмів, ніколи не буває глибокою. Це шлях утворення аналогічних органів і структур. Причини: в одних і тих самих умовах середовища природний добір сприяє виробленню подібних пристосувань навіть у різних організмів. Звичайно конвергентно розвиваються адаптації до абіотичних факторів середовища,

тому що вони найбільш постійні. Конвергенція спостерігається, коли групи, незалежно одна від одної, заселяються в одну адаптивну зону. Наприклад:

- подібна форма тіла в акул (первинноводні організми), іхтіозаврів та китоподібних (вторинноводні);
- одні й ті ж самі біологічні форми шаблезубих хижаків, вовків, ведмедів, кротів та інших тварин серед сумчастих та плацентарних ссавців;
- формування подібних пристосувань у кактусів Америки (близькі родичі троянд) і Африки (близькі родичі молочаїв), які розрізняються головним чином формою квіток.

Протягом еволюції конвергенції та паралелізму тісно переплітаються. Для того щоб їх розрізнити запропоновано багато критеріїв, але найбільш доцільним вважається такий: якщо схожі ознаки зумовлюються переважно особливостями будови організму, а не умовами довкілля, то їх відносять до паралелізмів, і навпаки. При такому розумінні паралелізму майже винятково спостерігаються у гомологічних органах, а конвергентні ознаки зустрічаються як в аналогічних, так і в гомологічних органах.

6.3. Правила еволюції груп

Співставлення характеру розвитку різних таксономічних груп організмів дозволило встановити деякі загальні риси їх еволюції. Ці емпіричні узагальнення називають "правилами макроеволюції". До них належать:

1. *Правило незворотності еволюції*, згідно з яким еволюція є незворотною і організми не можуть знову повернутися до минулого предкового стану. Так, якщо в еволюції наземних хребетних на якомусь етапі від примітивних амфібій виникли рептилії, то рептилії вже не зможуть ні стати амфібіями, ні дати початок земноводним формам. Це стосується усіх груп тварин. Аналогічні процеси властиві й рослинному світу.

2. *Правило прогресуючої спеціалізації*: якщо група вже стала на шлях певної спеціалізації, то її подальший розвиток буде продовжуватися у напрямку поглиблення набутих специфічних властивостей. Наприклад, якщо в ході еволюції якась група рептилій започаткувала птахів з їх специфічними адаптаціями до польоту, то саме такі пристосування й будуть надалі розвиватися у цьому класі тварин. Сам характер

еволюції залежить від конкретних зв'язків тієї чи іншої групи з різними елементами абіотичного та біотичного середовища.

3. *Правило походження від неспеціалізованих предків*: нові великі таксони звичайно беруть початок не від спеціалізованих представників предкових груп, а від порівняно неспеціалізованих. Так, ссавці виникли не від досконалих форм рептилій, а від примітивних, ще не спеціалізованих. Подібним чином, голонасінні рослини походять від неспеціалізованих палеозойських папоротеподібних рослин. Аналогічно: рід *Номо сарієнс* започаткували не високорозвинені та пристосовані до певних конкретних умов середовища антропоморфні примати (шимпанзе, горили тощо), а набагато давніші неспеціалізовані предкові форми. Причина походження нових груп від неспеціалізованих предків полягає в тому, що відсутність спеціалізації зумовлює можливість виникнення принципово інших, нових пристосувань. Це правило має деякі винятки. Вони пов'язані з тим, що навіть у високоспеціалізованих форм певні органи та функції залишаються достатньо лабільними і можуть зазнавати суттєвих еволюційних змін, які здатні відкривати перед групою нові екологічні можливості. Іншими словами, як неспеціалізовані, так і спеціалізовані форми можуть за певних умов започаткувати нові, прогресивні гілки дерева життя.

4. *Правило адаптивної радіації*: філогенез будь-якої групи зумовлює її поділ на окремі філогенетичні стовбури, які розходяться у різних адаптивних напрямках внаслідок пристосування до відмінних умов середовища. Наприклад, різні варіанти видоутворення, формування ідіоадаптацій тощо.

5. *Правило чергування головних шляхів еволюції*: арогенна еволюція чергується з періодами алогенної еволюції у всіх групах живих організмів. Внаслідок цього загальна еволюція життя на Земля виглядає як безперервний процес виникнення і розвитку все нових і нових адаптацій, тобто як адаптаціогенез. Деякі з таких пристосувань виявляються дуже специфічними і їх значення не виходить за межі суто конкретних умов існування певної групи особин, а інші створюють можливість для різкого розширення зони існування і зумовлюють розвиток групи у новому напрямку.

6. *Правило посилення інтеграції біосистем*: біологічні системи в ході еволюції стають усе більш інтегрованими, а механізми регуляції такої інтеграції виявляються все досконалішими. Наприклад, на рівні

популяції така інтеграція досягається за допомогою підтримки певного рівня гетерозиготності й створення єдиного генофонду, який становить собою складну лабільну і стійку систему, що здатна до саморегуляції і підтримки генетико-екологічного гомеостазу. Вищий рівень інтеграції проявляється в еволюції самих механізмів еволюції.

Ці правила відображають окремі ланки процесів утворення різних груп високих таксономічних рангів і підкреслюють взаємну зумовленість будь-яких рівнів організації – від молекулярного до біосферного.

6.4. Способи перебудови органів і функцій

Протягом історичного розвитку життя еволюційні зміни живих істот були найтіснішим чином пов'язані з модифікаціями відповідних органів та видозмінами їх функцій. Ці процеси виявилися можливими завдяки *мультифункціональності* усіх органів, а також здатності кожної з функцій змінюватися у кількісному відношенні. Такі властивості створили передумови відповідних перетворень. До способів перебудови органів і функцій відносять:

1) *посилення головної функції*, яке відбувається дуже часто в ході еволюції окремих органів. Досягається це двома шляхами: *змінюється будова органа* (посилення функції м'язового скорочення внаслідок заміни гладенької мускулатури на поперечносмугасту; зростання ефективності фотосинтезу, зумовленої формуванням палісадної паренхіми тощо) або *збільшується число його складових компонентів* (посилення функцій клітини за допомогою збільшення кількості відповідних органелів; зростання числа тилакоїдів у хлоропластах та крист у мітохондріях; збільшення дихальної поверхні легень хребетних за рахунок зростання кількості альвеол тощо);

2) *послаблення головної функції* є таким же звичним процесом в еволюції, як і її посилення. Наприклад, внаслідок переходу китоподібних до водного способу життя у їхніх предків послаблювалася терморегуляторна функція волосяного покриву внаслідок поступового скорочення кількості волосся на поверхні тіла. У світі рослин спостерігається послаблення функції фотосинтезу у паразитичних і напівпаразитичних форм;

3) *полімеризація органів* зумовлюється зростанням числа однорідних органів або структур. Наприклад, вторинне виникнення численних хвостових хребців у довгохвостих ссавців. Це дозволяє збільшити ру-

хомість хвоста й розширює його функціональні можливості (відмахуватися від комах, спиратися на нього, виражати за його допомогою емоції тощо). Процеси полімеризації органів особливо характерні для багатьох груп безхребетних тварин (метамерність членистоногих) та рослин (збільшення числа тичинок і маточок тощо);

4) *олігомеризація органів і концентрація функцій* пов'язана із зменшенням кількості численних однорідних органів, структур, органоїдів. Звичайно це зумовлює інтенсифікацію функцій і часто відбувалося протягом еволюції різних груп організмів. Наприклад, внаслідок об'єднання (злиття) чутливих клітин у певні самостійні структури починалося формування органів чуттів безхребетних. У багатьох групах хребетних крижові хребці зливаються з тазовими кістками у міцний нерухомий блок, забезпечуючи посилення опорної функції задніх кінцівок тощо. Олігомеризація може бути наслідком і протилежного процесу – редукції метамерних органів, які виконують подібну функцію. Наприклад, редукція черевних гангліїв у комах. І нарешті, олігомеризація може відбуватися завдяки диференціації, спеціалізації та випадінню частини гомологічних органів. Наприклад, розвиток статевих щупалець із хватальних у головоногих моллюсків тощо;

5) *зменшення числа функцій* спостерігається, головним чином, при спеціалізації якогось органа чи структури. Наприклад, кінцівки предків китоподібних могли виконувати багато різних функцій (опора, захист від ворогів тощо). З перетворенням їх на ласти більшість попередніх функцій зникла;

6) *збільшення числа функцій* зумовлює те, що пристосувальні можливості відповідних органів суттєво розширюються. Наприклад, здатність пагонів або листків ксерофітних рослин запасати воду тощо. Головна функція при цьому не змінюється, а тільки доповнюється іншими. Наприклад, головна функція зябер пластинчастозябрових моллюсків – дихання. Але у деяких форм зябра набули додаткової функції, пов'язаної із транспортуванням часточок їжі з потоком води до ротового отвору, а у самиць вони ще й використовуються як додаткова порожнина для розвитку личинок тощо;

7) *розділення функцій та органів* можна продемонструвати на прикладі розщеплення єдиного непарного плавця (шкірна складка збоку тіла) далеких предків риб на ряд самостійних плавців, кожен з яких виконує якусь специфічну функцію;

8) *зміна функцій* є одним із найзагальніших способів еволюції організмів. Наприклад, у деяких комах яйцеклад перетворився на жало; ніжки у десятиногих раків диференціюються у різних напрямках; віночок квітки утворюється з листків, які змінюють функцію фотосинтезу на функцію приваблення комах; утворення видозмін кореня, стебла, листка також пов'язане зі зміною функцій тощо.

Такі відносно прості перетворення у філогенезі взаємно узгоджуються, приводячи до формування достатньо складних морфофункціональних систем. Можливість та ефективність подібних новоутворень зумовлюється багатьма факторами і тісно пов'язана із загальною швидкістю еволюції тієї чи іншої групи організмів.

6.5. Еволюційний прогрес і регрес

ЕВОЛЮЦІЙНИЙ ПРОГРЕС – це вдосконалення й ускладнення організації внаслідок еволюції, яке звичайно зумовлює піднесення життєдіяльності та вихід групи в нову адаптивну зону. Запропоновано понад 40 критеріїв для визначення висоти організації. Їх можна згрупувати за певними категоріями, виділивши системні, енергетичні, екологічні та інформаційні блоки.

О. М. Северцов (1925) у межах загального еволюційного прогресу виділив біологічний та морфофізіологічний різновиди прогресу.

– *БІОЛОГІЧНИЙ ПРОГРЕС* становить собою результат успішності групи у боротьбі за існування і характеризується такими ознаками: зростає чисельність особин, розширюється ареал і збільшується число популяцій та видів, що входять до складу прогресивного таксона. При цьому біологічний прогрес може досягатися як унаслідок ускладнення організації, так і за допомогою її спрощення (дегенерації). У високоорганізованих істот розквіт групи забезпечується не ростом чисельності, а посиленням виживання кожної окремої особини.

– *МОРФОФІЗІОЛОГІЧНИЙ ПРОГРЕС* – це еволюція організмів шляхом ускладнення і вдосконалення організації. Він характеризується зростанням ступеня диференціації організації, інтенсифікацією функцій організму, зростанням загальної енергії життєздатності і сприяє досягненню біологічного прогресу. Еволюційні перетворення, що ведуть до морфофізіологічного прогресу, О. М. Северцов назвав ароморфозами.

У 1935 р. В. Франц розвинув уявлення про *БІОТЕХНІЧНИЙ ПРОГРЕС*, який оцінював за допомогою таких критеріїв як ефективність, економічність, коефіцієнт корисної дії живої системи. Його сутність полягає у виникненні під впливом природного добору таких адаптацій, які будуть найбільш ефективними, економічно та енергетично вигідними для організмів, що живуть у певних умовах довкілля. По суті це – різновид морфологічного прогресу.

Дж. Хакслі запропонував розрізнити такі поняття як обмежений і необмежений варіанти еволюційного прогресу.

– *ОБМЕЖЕНИЙ (ГРУПОВИЙ) ПРОГРЕС* пов'язаний з удосконаленням організації протягом філетичної еволюції певної групи організмів. Наприклад, ссавці як група характеризуються живородінням, теплокровністю, виникненням досконалої системи терморегуляції, певним типом будови зубів і черепа, специфічним розвитком головного мозку тощо. Усі ці ознаки окремо були у різних предкових груп рептилій, але тільки їх об'єднання в одній з перехідних груп зумовило виникнення нового класу тварин. Груповий прогрес тісно пов'язаний з біологічним прогресом, тому що у них є спільна основа – набуття певних адаптацій.

– *НЕОБМЕЖЕНИЙ ПРОГРЕС* становить собою еволюцію в напрямку появи розумної істоти, котра характеризується зростанням рівня контролю організмів над зовнішнім середовищем і більшою незалежністю їх внутрішнього середовища від умов довкілля.

РЕГРЕС – спрощення організації протягом еволюції. За аналогією до прогресу, О. М. Северцов запропонував розрізнити біологічний і морфологічний регрес. Згідно з цим, *БІОЛОГІЧНИЙ РЕГРЕС* становить собою занепад тієї чи іншої групи організмів, яка не змогла пристосуватися до змін зовнішнього середовища або не витримала конкуренції з іншими групами. Він характеризується зменшенням чисельності особин, звуженням ареалу, мінімізацією кількості популяцій і видів, що входять до цього таксона. З часом він може призвести до вимирання такої групи організмів. У сучасних умовах антропогенні впливи набирають глобального масштабу, а процес вимирання видів стає все більш інтенсивним і може стати незворотним. *МОРФОФІЗІОЛОГІЧНИЙ РЕГРЕС* – спрощення організації певної групи організмів, яке може привести її на шлях біологічного прогресу, особливо в тих випадках, коли він пов'язаний з переходом до нерухомого або паразитичного способу життя.

Розділ 7 | АНТРОПОГЕНЕЗ

Протягом тривалої біологічної еволюції сформувалися надзвичайно складні системи організації та функціонування живих істот. Велику роль у їх розвитку відіграло становлення досконалих регуляторних систем. Одним із наймолодших, з еволюційної точки зору, добутоків у цій галузі стало формування нервової системи і психічного відображення. Вони зазнавали суттєвих змін із кожним витком перетворення морфологічної організації. Прогресивний розвиток головного мозку зумовлював можливість відповідних змін поведінки, що ставала могутнім фактором виживання та репродуктивної успішності. Це свідчить, що внаслідок самоорганізації живої матерії і необмеженого прогресу *закономірно* мала постати розумна істота.

Відповідна біологічна база у вигляді високорозвиненої нервової системи та поведінки склалась у кількох груп тварин, зокрема до складної психічної діяльності здатні примати, ведмеді, вовки, коти, пацюки, дельфіни тощо. Хто саме з них почне радикально змінювати свої пристосувальні властивості, визначали зовнішні умови. Вони мали змінитися настільки сильно, щоб відповідна складна система вже не могла зберегти гомеостаз попередньо набутих способами й опинилась у черговій біфуркаційній точці. Така доля *випадково* випала приматам, які вимушені були після мільйонів років адаптації до життя на деревах засвоювати принципово інші за умовами існування відкриті простори. Виживання в цих умовах потребувало якісно інших підходів до вирішення численних екологічних проблем, що постали перед нашими найдавнішими пращурами.

Докорінна зміна морфології була неможлива з огляду на те, що примати – це високоспеціалізовані тварини, а принципова перебудова оптимально структурованої системи призводить до її руйнування. Примати мали тільки дві, але глобальні за можливостями, переваги над іншими мешканцями саван: високорозвинений головний мозок і стадний спосіб життя. Вони почали спрацьовувати як дивні атрактори, притягуючи

до себе і підкоряючи своєму впливу всю систему структурних, функціональних і поведінкових особливостей різних угруповань приматів, зумовлюючи появу все нових реакцій на зміни довкілля.

Кардинальна зміна умов існування зробила неактуальними чимало попередніх адаптацій приматів, які мали заново вирішувати багато екологічних проблем. Реалізувалися численні альтернативні сценарії, які зумовлювалися генетичними і фенотипічними особливостями різних приматів. Вони створювали підмурівок для становлення нового виду й включення його до системних зв'язків у тогочасній біосфері. При цьому зберігалися найдоцільніші за нових умов досягнення попередніх етапів філогенетичного розвитку тваринного світу. Чимало з них збереглося до сьогодні, знаходячи свій відбиток у певних стадіях онтогенезу.

7.1. Місце людини у системі тваринного світу

Загальна еволюція тварин пов'язана з реалізацією декількох основних напрямів розвитку комплексу адаптацій. До них, зокрема, належать:

- виникнення *багатоклітинності* і все більша *диференціація* систем органів протягом подальшого еволюційного розвитку;
- утворення *твердого скелета* (зовнішнього і внутрішнього);
- розвиток *центральної нервової системи*, який реалізувався у двох різних напрямках: спадкове закріплення будь-якого типу поведінкових реакцій за допомогою *безумовних рефлексів та інстинктів* (комахи) і вдосконалення *умовних рефлексів* і елементарної розумової діяльності вищих тварини;
- розвиток *соціальності*, що стало могутнім фактором виживання більшості особин, які входять до складу тієї чи іншої спільноти.

Всі ці особливості еволюції тварин так чи інакше відтворюються на послідовних стадіях онтогенезу людини.

Докази тваринного походження людини

Єдність людини з тваринним світом підтверджується численними даними порівняльної анатомії, фізіології, ембріології та генетики. До них, зокрема, відносять наявність (на ранніх етапах ембріогенезу) ознак, характерних для *нижчих хребетних*: хрящовий скелет, зяброві щілини, симетричність судин, які відходять від серця, гладенька поверхня головного мозку тощо. На пізніших стадіях ембріонального розвитку

з'являються ознаки, властиві *ссавцям*: густий волосяний покрив на тілі плоду (у 6 місяців), кілька пар сосків, ліва дуга аорти, постійна температура, порожнина тіла розділена діафрагмою на грудний і черевний відділи, зрілі еритроцити позбавлені ядер, молочні зуби змінюються на постійні і діляться на три групи (диференційовані) тощо. У людини взагалі немає жодної кістки, якої б не було у ссавців.

На спогад про минуле в нормальному наборі морфологічних ознак кожної людини зберігається чимало (близько 90) *рудиментарних органів*: куприкові хребці (залишок хвостового відділу), слабо розвинений волосяний покрив, підшкірні м'язи (залишок сильної підшкірної мускулатури), м'язи, які рухають вуха, надбрівні дуги на черепі, дванадцята пара ребер може бути відсутньою, останні кутні зуби (зуби "мудрості"), апендикс, схожа на півмісяць складка в куті ока (залишок третьої повіки або миготливої перетинки), у кровоносній системі наявна рудиментарна середня крижова артерія, яка у хвостатих тварин забезпечує живлення хвоста, тощо. Для рудиментарних органів характерна велика мінливість: від повної відсутності до значного розвитку. Багато рудиментарних ознак існує у людини тільки в ембріональному періоді, а в подальшому розвитку зникає: зачатки шийних і поперекових ребер, миготливий епітелій стравоходу, зяброві щілини тощо.

Інколи у людей можуть проявлятися певні *атавізми*, які, на відміну від рудиментів, є відхиленнями від норми.

Можливість такого явища пов'язана з тим, що внаслідок різноманітних порушень індивідуального розвитку дорослі особини можуть протягом усього життя зберігати ознаки, що в нормі характерні тільки для певних стадій ембріогенезу.

Атавізми проявляються у різній формі. Це можуть бути такі аномалії як багатососковість (полімастія), збереження суцільного волосяного покриву (універсальний гіпертрихоз), шийна фістула (незаростання другої зябрової щілини у зародка) тощо. Більшість атавізмів індіферентна (не має особливого значення), зокрема це стосується таких ознак як мезотопічний шов (розділяє лобну кістку на дві симетричні половини), додатковий шов на потиличній кістці, який відокремлює її верхню частину ("кістка інків"), великі ікла, розвиток м'язів вушної раковини, сильний розвиток горбка на внутрішньому краї завитка вуха (залишок загостреного виступу вуха, який одержав назву "дарвінів горбик"). Проте нерідко атавістичні ознаки становлять со-

бою тяжкі порушення, часто не сумісні з життям, зокрема, це стосується таких патологій як грижа діафрагми, отвір у перегородці між шлуночками серця, овальний отвір між передсердями тощо.

Суттєва подібність людини і приматів відзначається й на *генетичному* рівні. Так, у людини і шимпанзе 91–97 % геному практично однакові; із 23 пар хромосом 13 спільні з хромосомами шимпанзе, а 10 – із хромосомами горили. Відсоток подібних генів у людини та гібона – 76, у людини і макаки резус – 66. Відсоток білків людини, спільних із шимпанзе 63 – 97 (за різними даними), з макакою – 48.

Генетична подібність зумовлює аналогічне протікання численних *біохімічних і фізіологічних процесів*. Варіативність *поведінки* людей також перебуває у межах, характерних для вищих приматів. Зокрема, шимпанзе, як і чимало інших тварин, використовують природні предмети, мають розвинену комунікативну систему і можуть оволодіти мовою жестів, здатні до елементарної розумової діяльності, у них поширене навчання і швидко передається інформація, котра використовується для формування гнучких зворотних реакцій, а в популяціях розвиваються певні локальні "традиції" тощо.

Систематичне положення людини

Питання про таксономічне положення людини вперше було поставлене на наукову основу в середині XVIII ст., коли К. Лінней включив людину в систему тваринного світу. Він об'єднав в один ряд приматів людей і мавп. Пізніше питаннями систематики людини займалися Р. Гекслі, Е. Фогт, Ч. Дарвін і багато інших науковців.

У наш час розроблено декілька класифікацій ряду Примати. У цій книзі пропонується одна з них (виділяється лінія, що веде до людини): **царство** – тварини; **тип** – хордові; **підтип** – хребетні; **клас** – ссавці; **ряд** – примати, що має три **підряди**: лемуруїди, тарзіюїди, *вищі примати*. У підряді людиноподібних мавп виділяють дві **секції**: широконосі (близько 50 видів тропічних регіонів Нового Світу) й *вузьконосі мавпи* (приблизно 100 видів мавп, які населяють тропіки Старого Світу). Вузьконосі мавпи поділяються на дві **надродини**: нижчі та *вищі вузьконосі*. Вищі вузьконосі мавпи діляться на дві **родини**: антропоморфні мавпи та гомініди. До людиноподібних мавп належать три **підродини**: гібонаві, орангові та понгїди (шимпанзе і горила). Родина гомінідів включає

один рід *Homo* (людина), що має один вид *Homo sapiens* (людина розумна).

Розвиток гомінідного комплексу пристосувальних ознак здійснювався на основі системи адаптацій, які формувалися протягом мільйонів років деревного способу життя приматів.

7.2. Основні етапи еволюції приматів

Усі особливості еволюційного розвитку приматів пов'язані зі зміною навколишнього середовища, тобто із тими кліматичними умовами, котрі складались у певні геологічні періоди на Землі. Відповідно до них виділяють три етапи філогенетичного розвитку мавп.

Перший етап еволюції приматів

Материкові зрушення наприкінці мезозойської ери викликали значні зміни клімату, що ставав усе континентальнішим. Вимирали динозаври, звільнялося багато екологічних ніш. Такі систематичні перебудови біосфери викликали лавиноподібне формоутворення серед тих груп тварин, які виявилися краще пристосованими до нових умов існування. Повною мірою це стосується ссавців. Їх прогресивний розвиток виявився суттєвим чином пов'язаним із еволюцією головного мозку. Він зберіг загальний для всіх хребетних тип будови, але додатково набув чимало своєрідних ознак, які зумовлювалися конкретними умовами існування тієї чи іншої таксономічної групи. Зокрема, первинні кіркові центри, що відповідають за безпосередній аналіз інформації від рецепторів, доповнилися виокремленням центрів вторинного кіркового аналізу. Вони вже могли здійснювати елементарне узагальнення інформації, що містилась у різних первинних кіркових центрах. Такі перебудови відбувались на фоні збільшення розмірів головного мозку і заміни циркулярних борозен системою радіальних борозен, які утворилися на межі функціональних областей. Саме вони дозволили здійснювати більш координоване керування поведінкою тварин. Це був новий напрям еволюції головного мозку. Вперше він почав складатися у групи *комахоїдних ссавців*, а з часом (в ході еволюції) став характерним і для приматів. Усі етапи подібних перетворень віднайдені на *ендокранах* (відбитки внутрішньої поверхні черепної коробки) викопних тварин – від лемуриків до великих антропоморфних мавп.

Виділення перших приматів із групи комахоїдних ссавців відбулося приблизно 100 млн. років тому, наприкінці крейдяного періоду. Ці мавпи були розміром від миші до кішки, а способом пересування нагадували білку.

Зростання конкуренції внаслідок енергійної дивергенції ссавців привело до того, що на початку еоцену (близько 55 млн. років тому) гризуни витиснули перших приматів із землі на дерева. Внаслідок цього *характерні ознаки справжніх приматів* формувались як пристосування до життя на деревах:

- п'ятипала кінцівка хребетних у мавп стає більш рухливою;
- добре розвивається здатність захоплення й утримання предметів;
- кігті змінюються на *нігті*, а
- *подушечки пальців* стають *органами дотику* (в інших ссавців органами дотику слугують вібриси);
- верхні кінцівки набувають здатності до *обертальних рухів у ліктьовому суглобі*, а
- добре розвинений плечовий пояс зумовлює формування такого специфічного для приматів способу локомоції як *брахіація*, тобто пересування на допомогу рук при висячому положенні тіла;
- більшість мавп могли сидіти, стрибати або висіти, підтримуючи тіло в більш-менш випрямленому положенні. Це зміцнювало пояс нижніх кінцівок і дозволило у майбутньому деяким групам приматів перейти до *прямоходіння*.

Мавпи, як і люди, мають досить несприятливе співвідношення маси і поверхні тіла в тому розумінні, що ми забагато важимо для тієї поверхні, яку має наше тіло. Така надмірна вага може спричинити серйозні наслідки навіть при незначних падіннях (згадайте, як падають, наприклад, кішки і як – люди). При житті на деревах ці особливості могли стати джерелом підвищеного рівня травматизму та загибелі особин. За таких умов виживання приматів було можливим лише завдяки формуванню ефективної системи зворотних зв'язків між кінцівками і відповідними відділами центральної нервової системи. Це зумовило прогресивну еволюцію головного мозку і нової кори, тобто *структурну церебралізацію*.

Подальший розвиток одержали *зоровий і слуховий аналізатори*, відбулася певна *редукція* нюху, котра супроводжувалася вкороченням

мордочки. Для мавп характерними є відносно великі очі, високодиференційована сітківка, кольоровий і *стереоскопічний* зір. Остання властивість пов'язана з тим, що очі вищих приматів розташовані в одній площині, а не з боків голови, як у багатьох ссавців і нижчих мавп, наприклад у лемурів. Крім того, приблизно половина волокон зорового тракту перехрещується на рівні гіпоталамуса проміжного мозку, що зумовлює накладання полів зору і створення стереоскопічного ефекту.

Унаслідок подібних морфофункціональних перебудов у приматів розвиваються такі *нові якості інтеграції* як:

- *об'ємно-просторово-оптичне* сприйняття;
- *синтез* у сприйнятті *просторових співвідношень* об'єктів;
- формування *структурних гомологів* тих ділянок головного мозку, з якими пов'язані *вищі психічні функції* людини – концептуальне мислення, виразне мовлення, трудова діяльність тощо.

Особливостями життя на деревах пояснюється і специфічна дієта приматів. Вони, головним чином, рослиноїдні, рідше – комахоїдні або усеїдні.

Розмноження перестає бути сезонним і примати переходять до *поліциклічності*, а термін вагітності збільшується до дев'яти місяців (*шимпанзе, горила*).

Завдяки розвитку вищої нервової діяльності й соціальних відносин в угрупованнях приматів зростає тривалість життя окремих особин, а період дитинства сягає 8 – 12 років. Одночасно стає більш досконалою турбота про потомство.

Подібні перетворення становлять собою складову частину *загальнобіологічних еволюційних змін онтогенезу*, що характерні як для царства рослин, так і для царства тварин. А саме, в ході еволюції відбувається перехід від запліднення і розвитку організмів у зовнішньому середовищі до здійснення початкових стадій онтогенезу в насінинах або під покривом яйцевих оболонок (*плазуни, птахи*). Завершальним етапом еволюції онтогенезу тварин є перехід до внутрішньоутробного ембріогенезу (*ссавці*). Одночасно різко зменшується кількість гамет і плодючість, але суттєво збільшується виживання окремих особин завдяки розвиненій турботі про потомство і зростанню ролі навчання.

Для більшості приматів характерним є стадний, груповий спосіб життя. Він пов'язаний з формуванням складної системи *комунікації* (міміка, вокалізація, певні рухи тощо). Сучасні мавпи добре засвоюють

мову жестів (амслен). Внаслідок суспільного життя у мавп прогресуючими темпами розвивалася й орієнтовно-дослідницька, маніпулятивна та наслідувальна діяльність. Завдяки цьому індивідуальні досягнення кожної особини швидко ставали колективними і суттєво збільшували шанси на виживання усієї групи.

Таким чином, у приматів, унаслідок життя на деревах, сформувалися певні особливості анатомічної будови, психічного відображення і соціальних відносин. В комплексі вони створювали величезні переваги у виживанні й тому наступний геологічний період в історії Землі (еоцен) пов'язаний з розквітом саме цієї адаптивно пластичної групи ссавців.

Другий етап еволюції приматів

Еоценові примати були представлені такими *напівмавами* як адапіди, лемуруїди і тарзіюїди (довгоп'яти).

Adanidi нараховували приблизно 20 родів і до нашого часу всі вимерли. Порівняно з ранніми приматами в них була коротка мордочка і збільшений головний мозок, очі – великі і спрямовані вперед, на кінцівках – нігті. Жили ці створіння в Північній Америці і Європі. Від них, вірогідно, походять лемури і долгоп'яти, а побічно – й вищі мавпи.

Лемуруїди, на відміну від адапідів, мали довгі нижні виступаючі зуби, що перетворилися на своєрідний гребінь для догляду за хутром. Налічувалося близько 30 родин цих приматів, які майже всі вимерли. Відносна розмаїтість лемурів у наш час збереглася тільки на о. Мадагаскар, оскільки на ньому майже відсутні хижаки.

Тарзіюїди (долгоп'яти) були поширені в еоцені, але вже в олігоцені більшість із них вимерла і до сьогодні з більше ніж 30 родів збереглося усього три види, котрі зустрічаються на островах Борнео та Суматра і ведуть головним чином нічний спосіб життя.

Наприкінці еоцену відбувся обмін фауною між Азією і Північною Америкою, остаточно перервався й сухопутний зв'язок між Європою та Північною Америкою. На цей час припадає існування *амфінітека погаунського*, який у своїй будові об'єднував ознаки нижчих та вищих приматів.

Третій етап еволюції приматів

На межі еоцену та олігоцену спостерігалось загальне похолодання, що активізувало конкуренцію між тваринами. Внаслідок зміни клімату

вимерло чимало напівмавп і звільнилося багато екологічних ніш. Це сприяло процесам дивергенції і стимулювало формоутворення. Виникли справжні мавпи, які розділилися на нижчих (*південноазійські мартишкоподібні*) і вищих.

Із копальневих залишків цього часу на увагу заслуговують *паранітеки*. Їх рештки знайдені в олігоценових відкладах Єгипту. Ці істоти відзначалися невисоким рівнем церебралізації, мали невеликі лобні частки, але за ступенем розвитку зорової та нюхової кори були прогресивніші за нижчих мавп. Вони вели деревний спосіб життя, але могли пересуватися й по землі.

Інший напрям дивергентної еволюції пов'язаний з тим, що від лемуroidних або тарзіодних предків відокремилася гілка *вищих приматів*, які були поширені на досить значній території, що охоплювала Європу, Африку, Індію і Закавказзя. Одночасно (близько 20 – 23 млн. років тому) в Африці відбулося їх розмежування на *широконосих* (південноамериканських) та *вузьконосих* (африканських та азійських) вищих мавп.

Спосіб життя вузьконосих мавп зумовлював чимало розбіжностей у їх морфологічній та соціальній організації. Зокрема, мавпи, що ведуть наземний спосіб життя, відзначаються більшими розмірами тіла й меншим числом суто рослиноїдних видів. У них чіткіше виражений статевий диморфізм, розмір популяцій більший, а щільність (кількість особин на одиницю площі) менша. За день вони проходять значно більші відстані, ніж мавпи, що ведуть деревний спосіб життя. Такі відмінності зумовлені екологічними особливостями, що визначають адаптивність окремих ознак пристосувального системокomплексу.

Подальший еволюційний розвиток вузьконосих приматів пов'язаний із *родиною пліопітекових*, котру започатковують олігоценові *пропліопітеки*. Вони мали видовжену, опущену донизу морду, невеликі розміри і статурою нагадували мавпу-ревуна. Ці тварини пересувалися на чотирьох кінцівках або лазили по деревах.

У міоцені (приблизно 22 млн. років тому) відбулися серйозні геолого-кліматичні зміни, що спричинило зменшення розміру тропіків і збільшення площі листяних й хвойних лісів, з'явилися савани. Такі катаклізми спровокували численні міграції тварин і зумовили екологічну дивергенцію пропліопітеків. У міоцені вони поділилися на дві гілки: пліопітекову (*гібонovu*) та дендропітекову.

Пліопітеки населяли переважно Європу, мали невеликі розміри і маленьку мордочку, як у гібона, великі очі та гострі ікла. На цій основі їх іноді пов'язують із гібонами, але, скоріш за все, обидві групи еволюціонували паралельно.

Дендропітеки жили головним чином на території сучасної Кенії, мали тендітну статуру, як у павукоподібної мавпи коати, могли лазити, висіти на руках. Ця група дала початок проконсулам і дріопітекам.

Проконсули жили приблизно 22 – 15 млн. років тому на території Африки, де вели напівназемний – напівдеревний спосіб життя. На відкритій місцевості вони пересувались на чотирьох кінцівках, а на задніх могли утримуватися недовго. Обличчя проконсулів різко виступало вперед, а зуби були пристосовані для пережовування грубої рослинної їжі. На жувальній поверхні нижніх молярів у них був так званий "ігрек-узор" або "узор дріопітека", який утворювався міжбугорчистими борозенками. Це дуже важлива еволюційна ознака, котра зберігається навіть у сучасних антропоморфних мавп і людини. Для анатомічної будови їхнього головного мозку характерне утворення *зачатків прецентральної борозни*, поява форм із досить різноманітними борознами та звивинами. Раніше проконсулів вважали можливими спільними предками людини і шимпанзе. Проте було встановлено, що формування особливостей скелета такої вихідної прабатьківської групи відбулося пізніше, а проконсули будовою тіла більше подібні до нижчих мавп, ніж до вищих, і можуть вважатися ранніми формами дріопітеків. Їх існування певною мірою збігається у часі з досить поширеною 14 – 12 млн. років тому групою африканських кеніапітеків.

Близько 12 млн. років тому в Європі поширилися *дріопітеки*, що мали, скоріш за все, африканське походження. Вони відзначаються такими особливостями:

- дещо зменшені ікла та *діастема* (проміжки у зубному ряді для великих іклів);
- пересування за допомогою чотирьох кінцівок, із яких ноги були коротшими, ніж у людини, а руки коротшими, ніж у шимпанзе.

Жили ці істоти в основному на деревах, але певний час проводили й на поверхні землі. Вони вважаються ймовірними предками антропоморфних мавп і гомінідів.

Азійські міоценові гоміноїди, до яких належать гібони, понгіди та гомініди, були представлені *гігантопітеками*, що жили у високогірних

лісах від сучасного Пакистану до Південного Китаю. Вони мали зріст близько трьох метрів, невелику морду, міцні щелепи й досить малі ікла.

Сивапитеки населяли переважно рівнини Європи та Азії. Вони будовою морди та розмірами тіла були схожі на орангутанів, а кістками ступні – на шимпанзе; могли вертати зап'ястками, лазити по деревах, висіти на руках і пересуватися на чотирьох кінцівках. Це була дуже поширена й мінлива за морфологічними ознаками група міоценових людиноподібних мавп, яка, можливо, була споріднена з рамапитеками.

Таким чином, на сьогодні відомо чимало різних викопних решток вищих вузьконосих приматів, які населяли різні регіони Землі. Така поширеність ранніх гоміноїдів свідчить про те, що еволюція – це безперервний системний процес, який не має природних розривів і тому антропогенез не міг початися з однієї точки й продовжуватися тільки в якійсь окремій лінії розвитку. І все ж, класична модель еволюції вузьконосих приматів передбачає можливість виокремлення двох основних напрямів їх розвитку: від дріопітеків до понгідів і від рамапітеків до гомінідів. Реалізація таких напрямів протягом тривалого часу й зумовила формування суттєвих морфологічних розбіжностей між гомінідами та понгідами.

Порівняльна характеристика людини і понгідів

Вивчення відмінностей між людьми та мавпами упродовж тривалого часу привертало увагу численних дослідників. На сьогодні встановлено більше декількох сотень таких ознак. Деякі з них наведені у таблиці 7.1.

Найважливішими з усіх ознак, які відокремлюють людину від понгідів, вважають формування *прямоходіння, кисті*, пристосованої до тонких маніпуляцій, абсолютно і відносно великого *головного мозку*. Вони утворюють *гомінідну триаду*. Усі ці морфологічні особливості утворювалися в антропогенезі досить синхронно, але дещо раніше в еволюційному плані виникло прямоходіння. Розвиток *біпедії* (вертикальна хода на двох ногах) тісно пов'язаний із соціумом і належить до *облігатного навчання* (акти поведінки, котрі характерні для усіх особин виду і нагадують інстинкт, але насправді є результатом навчання). Наприклад, діти, яких виховали тварини, не мають навіть навичок прямоходіння. Формування таких суттєвих розбіжностей ознак у різних лініях приматів зумовлювалося тим, що вони розвивалися дивергентно упродовж останніх 15 млн. років.

Основні ознаки людини порівняно з понгідами

Людина	Понгіди
Інтермембральний індекс < 100. Нижні кінцівки масивні, наприклад стегнова кістка може витримати навантаження до 1 600 кг.	Інтермембральний індекс (показник співвідношення довжин верхніх і нижніх кінцівок) >100
S-подібна форма хребта, чіткий поперековий вигин	Поперековий вигин не визначений
Сплюснена в сагітальному напрямі (спереду назад) грудна клітка	Сплюснена в поперечному напрямі (з боків) грудна клітка
12 пар ребер	13 пар ребер (окрім орангутана)
Широкий низький таз. Хребет із тазом поєднаний міцніше.	Вузкий високий таз
Стопа має чітко виражене склепіння, видовжене заплесно, вкорочені другий – п'ятий пальці, перший палець не протистоїть іншим, звичайно він наймасивніший	Сплюснена стопа із вкороченим заплесном і видовженими пальцями, перший палець протистоїть іншим, найдовший – третій
Повне протиставлення першого променя кисті, яке супроводжується його посиленням і прогресуючою диференціацією м'язів великого пальця	Протиставлення першого променя кисті обмежене
Лицьовий відділ черепа розвинений менше, ніж мозковий, відсутні сагітальний і потиличний гребені	Сильний розвиток лицьового відділу, є сагітальний і потиличний гребені, до яких прикріплюються жувальні м'язи
Послаблення рельєфу лицьового відділу черепа; є підборіддя	Сильно виражений зовнішній рельєф, підборіддя немає
Редукція щелепного апарату	Добре розвинений щелепний апарат
Відсутність діастеми	Великі ікла, є діастема
Абсолютно і відносно великий головний мозок, середній об'єм якого становить 1 500 см ³ , а максимальний – 2 000 см ³	Об'єм головного мозку становить 300 – 500 см ³ , а максимальний – 700 см ³
Показник розвитку нової кори дорівнює 156, добре розвинені лобна і тім'яна частки, багато борозен і синапсів	Показник розвитку нової кори дорівнює 60 (у відносних одиницях порівняно з усією корою)
Є голосовий м'яз гортані	Не виділяється голосовий м'яз гортані
Редукція волосся	Добре розвинений волосняний покрив
Є друга сигнальна система, розбірлива мова, концептуальне мислення	Відсутні друга сигнальна система, розбірлива мова, абстрактне мислення

7.3. Відокремлення людської гілки

Еволюційний розвиток людини й антропоморфних мавп, який розпочався близько 15 – 20 млн. років тому, зумовив відгалуження гібонкової гілки приблизно 10 млн. років тому і поділ людської та понгідної лінії близько 6–8 млн. років тому. Такі результати, одержані на підставі молекулярно-генетичних та імунологічних методів, не можна вважати остаточними, оскільки самі методи ще далеко не досконалі. Визначення конкретного часу дивергенції гомінідів і понгідів вимагає комплексного дослідження. Спроба узгодити матеріали молекулярної антропології з палеоантропологічними привела до висновку, що початкове відгалуження понгідної лінії сталося на території Африки. Близько 14 млн. років тому тут, окрім дріопітеків та інших гоміноїдів, мешкали рамапітеки. Якщо дріопітеки становили собою неспеціалізовану форму людиноподібних мавп, то морфологічні ознаки рамапітеків указують на їх належність до гомінідів.

Відмінності рамапітеків від класичних дріопітеків:

- череп зменшився у довжину;
- зубна дуга покоротчала й округлилася спереду;
- щелепи стали менш масивними;
- зменшилися ікла та різці;
- зникла діастема.

Рамапітеки змінили спосіб живлення і стали усеїдними, що значно збільшило їх шанси на виживання. Пересувалися вони, головним чином, на двох ногах, спираючись при цьому на руки.

Розширення палеонтологічного літопису за рахунок нових викопних решток дозволяє припустити, що рамапітеків можна об'єднати із сивапітеками в один рід або навіть вид. Існує досить аргументоване припущення, що східноафриканський різновид рамапітеків – *рамапітек Вікері* (кеніапітек) – використовував примітивні знаряддя. Про це говорить, наприклад, знахідка поруч із роздробленою довгою кісткою шматка лави, край якого свідчить, що ним розбивали кістки. Але для остаточного твердження про існування в рамапітеків трудової діяльності потрібні додаткові докази.

Екологічна дивергенція гомінідів і понгідів спричинювалася конкретними умовами Східної Африки. Різні популяції гоміноїдів у напівзасушливих регіонах дотримувались альтернативних способів виживання.

7.4. Складові частини антропогенезу

Гомінізація – процес перетворення мавпи на людину від утворення перших людських особливостей до виникнення виду Людина розумна. У зв'язку з цим у антропогенезі виділяють три складові частини:

МОРФОГЕНЕЗ, тобто еволюція морфофізіологічної організації, пов'язаної головним чином із дією біологічних факторів гомінізації.

ПСИХОГЕНЕЗ – формування і розвиток інтелекту. Розвиток психічного відображення у часі пов'язаний із дією як біологічних, так і соціальних факторів гомінізації.

СОЦІОГЕНЕЗ – формування і розвиток суспільства. У його еволюції вирішальну роль відігравали соціальні фактори гомінізації.

Кожен елемент антропогенезу є результатом взаємодії з двома іншими, що забезпечувало системний розвиток гомінідів у напрямку до появи розумної істоти.

Для процесу еволюції гомінідів розробляються дві основні моделі:

- *поступового філетичного розвитку* і
- *переривчастої рівноваги* зі зміною періодів відносної сталості видів періодами швидких змін, котрі приводили до видоутворення.

Палеоантропологічні дані дозволяють припустити обидві ці можливості. Скоріше за все, елементи стрибкоподібності, викликані мутаціями регуляторних генів або "транспозиційними вибухами" мобільних генетичних елементів, могли поєднуватися із поступовим розвитком унаслідок накопичення малих мутацій під контролем природного добору.

7.5. Біологічні фактори гомінізації

До біологічних факторів гомінізації належать: мутаційний процес, ізоляція, гетерозис, зміна харчової поведінки та стратегії розмноження, неотенія, прогресивні зміни поведінки тощо.

Мутаційний процес. Причинами мутацій могли бути:

- інверсії геомагнітного поля Землі. За останні 76 млн. років магнітні полюси Землі мінялися місцями близько 170 разів, кожного разу спричинюючи відповідні перебудови органічного світу за рахунок того, що ослаблення "магнітного щита" супроводжувалося зростанням рівня космічного випромінювання;

- короточасне зростання фону іонізуючої радіації;

– стрес: у досліджах на мишах було доведено, що серед нащадків тварин, які перебували в умовах стресу, значно зростає кількість мутантів і рекомбінантів. Емоційний стрес може викликати нейрохімічні зміни у синапсах, спричинюючи порушення метаболізму в різних структурах головного мозку, що є однією з реальних причин порушень адаптивної поведінки після стресів. Це створює додаткові передумови для вироблення нових стратегій поведінки в екстремальних умовах і закріплення їх у нервовій пам'яті.

Ізоляція, котра веде до інбридингу та гомозиготизації популяцій, внаслідок чого змінюються частоти й співвідношення різних генів у популяціях, можуть виникати інноваційні комплекси регуляторних генів.

Гетерозис (гібридна міць особин першого покоління) внаслідок процесів змішання. Це забезпечувало суттєві переваги потомства від осіб, які належали до різних ізольованих популяцій.

Зміна харчової поведінки: розширення діапазону продуктів, котрими вид може харчуватися, значно збільшує його шанси на виживання. Серед приматів лише деякі види шукають м'ясну їжу і тільки шимпанзе та павіани можуть полювати на інших ссавців. Крім того, шимпанзе інколи не гребують канібалізмом, до чого інші особини в популяції ставляться цілком нормально. Вони споживають близько 15 кг м'яса на рік, пережовуючи навіть кістки.

На території Східної Африки склалися досить різноманітні екологічні умови для реалізації альтернативних стратегій живлення. Зокрема, там, де в посуху великі траводні та хижі ссавці скупчувалися біля води, створювалися передумови для переходу на м'ясну дієту. В тих регіонах, де ссавці мігрували і щільність їх популяцій періодично зменшувалась або залишалась на приблизно постійному рівні, зміна характеру живлення не давала адаптивних переваг і гоміноїди продовжували вживати низькоякісні рослинні продукти.

Реалізація саме таких стратегій живлення в умовах африканських саван повністю відповідає основним принципам самоорганізації складних систем. Зокрема, збереження певного гомеостазу зовнішніх умов (другий варіант, понгідна лінія) сприяє підтримці стаціонарного стану завдяки адаптаційним механізмам і не супроводжується формоутворенням. Натомість суттєві відхилення від оптимального функціонування (перший варіант, гомінідна лінія) зумовлюють те, що системи опиняються в біфуркаційній точці й вимушено знаходять новий стаціонарний

стан. У випадку гомінідів він значною мірою забезпечувався вживанням м'яса, якого, на відміну від рослинної їжі, було достатньо.

Включення м'яса до раціону мінімізувало сезонні коливання доступності їжі, що, у свою чергу, зменшувало конкуренцію з трав'ядними видами. Одночасно послаблювалась і конкуренція з хижакими, для яких посушливі сезони – час повного забезпечення їжею, що сама скупчувалася біля водойм.

Крім того, перехід на м'ясну діету сприяв суттєвому прискоренню розвитку головного мозку та виробленню все гнучкіших програм поведінки. Це, зокрема, пов'язано з тим, що чимало нейромедiatorів синтезується з амінокислот (переважно незамінних), якими збагачені саме м'ясні білки. Вони ж постачали будівельний матеріал для біосинтезу регуляторних нейропептидів. Формувалась якісно нова система керування поведінкою, що давала все більші та різноманітніші можливості для неконфліктного пристосування до змінних умов середовища. Так спосіб живлення зумовлював значне зростання коефіцієнта енцефалізації. Внаслідок цього збільшувався рівень загальної активності (в тому числі й статевої) та докорінно перебудовувалися механізми саморегуляції. Подібні системні перетворення сприяли формуванню нових адаптивних стратегій, які, у свою чергу, спричинювали подальше вдосконалення винайдених способів виживання. Реалізація такого способу життя значно полегшувалася в угрупованнях, завдяки чому посилювалася соціалізація та стимулювався соціогенез. Одночасно збільшувалися розміри ареалу (для того, щоб прогодувати групу, треба вести пошук їжі на більшій площі) та розвивалася територіальна поведінка. Відповідно перебудовувалися інші екосистемні взаємозв'язки.

Зміна стратегії розмноження, а саме, перехід від сезонного розмноження до поліциклічності. В головному мозку існує особлива сітка нейронів, яка активує статеву поведінку. Для успішного виживання виду необхідно, щоб вона функціонувала не завжди, а тільки певний час. Це забезпечують особливі речовини, з яких одні посилюють, а інші послаблюють чутливість певних синапсів. Зокрема, норадреналін стимулює сексуальну поведінку, його активність гальмується серотоніном, який, у свою чергу, перестає синтезуватися під впливом парахлорфеніла-ланіну (ПХФА). Парглілін блокує епіфіз і разом із ПХФА викликає спалах шаленої статевої активності, що може тривати годинами (сьогодні відомо

чимало сексуальних стимуляторів, але тільки ПХФА і парглілін здійснюють *реальний* вплив).

Можливість метаболічної регуляції статевої поведінки зайвий раз демонструє взаємну узгодженість системних процесів різного рівня. Наприклад, ПХФА синтезується на основі амінокислоти (фенілаланін), що зв'язує харчову поведінку зі статевою. Недаремно стимуляція рецептивних самиць здійснюється їжею. При цьому слід також ураховувати, що нервова система не діє ізольовано, а входить до складу системокмплексу нейрогуморальної регуляції. Відповідні механізми більш ефективно діють у самиць, спричинюючи існування нібито двох різних норм реакції протягом одного місячного циклу. Життєві показники постійно коливаються від нижчого рівня до вищого, "тренуючи" всю систему нейрогуморальної регуляції осіб жіночої статі. Внаслідок цього вони відзначаються більшою життєздатністю й краще пристосовуються до зовнішніх впливів навіть екстремального рівня.

Для приматів найбільш сексуально привабливими є особи, що мають риси подібності з тими родичами, які оточували їх у дитинстві. Потім – особини меншого ступеня спорідненості. Так сексуальна поведінка узгоджується з турботою про потомство та соціалізацією.

Внаслідок переходу до поліциклічності активізувався надзвичайно високий енергетичний потенціал приматів, які вживають у 4 – 5 разів більше кілокалорій, ніж собака, кінь або корова. При цьому на оновлення своєї маси вони витрачають не більше 5 – 7 % цієї енергії, тоді як, наприклад, кінь – близько 35 %. Іншими словами, у приматів близько 95 % спожитої енергії припадає на *вільну енергію*, котра може використовуватися для найрізноманітнішої рухової активності. Це неодмінна умова збереження гомеостазу системи з надлишком енергії. Організм приматів – надзвичайно економічний, міцний і могутній приймач і постачальник енергії.

Тварини із сезонним розмноженням суттєво активізуються тільки протягом шлюбного періоду і залишаються пасивними після нього, витрачаючи енергію тільки на добування їжі або втечу чи оборону в разі небезпеки. Особливо це актуально для самців. Натомість самиці у таких тварин, як правило, більш рухливі, присвячуючи досить багато часу догляду за малечюю. Материнська поведінка, як і репродуктивна, належить до інстинктивної. Вона забезпечується системою нейроендокринних реакцій у відповідь на появу ключових подразників у довкіллі. Та-

кими зовнішніми релізерами можуть слугувати зміна довжини світлового дня, кількість опадів, температура, поява відповідних елементів ландшафту, рослин, інших кормових джерел тощо.

Зовсім інакше протікає життя тварин поліциклічних видів, у яких розмноження не обмежується шлюбними періодами. Їм властива *постійна* активність, рухливість і витривалість – всі ті елементи поведінки, що потребують постійних витрат енергії, надлишок якої може витрачатися на пошукову діяльність, маніпулювання, ігрову активність тощо.

Додатковою перевагою стає відсутність життєвої необхідності за будь-яку ціну і в жорсткі терміни репродуктивного періоду знайти статевого партнера. При поліциклічності час перестає бути домінантою поведінки. Такі тварини ніби стають незалежними від статі. Умовно-рефлекторна діяльність самців не тільки не переривається у присутності самиць, а й навіть може активізуватися. Таким чином перехід до поліциклічності розмноження створював деякі передумови для прогресивного розвитку приматів.

Неотенія – затримка онтогенезу, котра сприяє збереженню у дорослих особин ознак, властивих раннім стадіям онтогенезу предкових форм. Неотенія характерна для виживання в *екстремальних умовах середовища*. Протягом антропогенезу вона проявилася в тому, що у дорослих людей зберігаються деякі риси, властиві дитинчатам понгідів і відсутні у дорослих мавп. А саме, у малят шимпанзе тіло вкрите рідким волоссям, порівняно великий головний мозок, захищений опуклим черепом із тонкими кістками, немає яскраво вираженого надочного валика і потиличного гребеня, обличчя недорозвинене і не виступає вперед, зуби та щелепи невеликі, спинний мозок з'єднується з головним через отвір, розташований під середньою частиною черепа, завдяки чому при ході на двох ногах рівновага стає більш досконалою, тощо.

Ембріоналізація в антропогенезі пов'язана з додатною анаболією, котра подовжує терміни росту певних систем органів. До них, перш за все, відносять структури, пов'язані з прямоходінням і трудовою діяльністю. Онтогенез гомінідів спеціалізувався до максимальної мобільності індивідуальних адаптацій, в тому числі й пристосувань до суспільного способу життя. Це досягалося завдяки гнучкій перебудові системи нейрофізіологічних зв'язків головного мозку. Відбувалася спеціалізація до

деспеціалізації. Лідером еволюційного розвитку гомінідів стає адаптивна поведінка, особливо елементарна розумова діяльність.

Будь-яка поведінка суттєво зумовлюється екологічними умовами існування виду, вона становить собою реакцію на ті вимоги й обмеження, що створюються цими умовами.

Початково гомініди виникли в умовах тропічного середовища, де займали різноманітні біотопи:

- вологий тропічний ліс (більшість),
- високігірні райони,
- ліси з вираженою сезонністю,
- лісисті та трав'янисті савани, заходячи навіть у напівпустельні області.

Доісторичний ареал приматів охоплював Африку, Європу, Азію та Північну Америку, де вони вимерли близько 36 млн. років тому. Протягом останніх 10 млн. років територія, зайнята мавпами, звузилася до Африки, тропічних районів Азії та Центральної і Південної Америки. Причиною стало зниження температури, що супроводжувалося зменшенням площі тропіків. Але вирішальним фактором стали дощі, періодичність яких суттєво впливає на первинну продуктивність екосистем. Перехід від середовища стабільного, врівноваженого за багатьма параметрами і збагаченого рослинними видами, до трав'янистих саван із сезонними опадами спричинював докорінну перебудову всієї системи трофічних зв'язків.

Відповідні модифікації адаптивного системокomплексу відбулися і серед приматів. Зокрема це стосується *терморегуляції*. У більшості ссавців незалежність температури тіла від зовнішньої температури забезпечується наявністю волосяного покриву, що виконує функцію теплоізоляції. Ефективність відповідного пристосування залежить від конкретного біотопу. Рівень сонячної радіації у савані значно вищий, ніж у тропічному лісі. Це пов'язано з реальною можливістю теплового стресу для надмірно волохатих істот. Додатковими факторами, що суттєво впливають на ступінь перегріву, є вологість повітря та його циркуляція. Певною мірою такі проблеми вирішуються добовою активністю тварин. Більшість із них пасивно перечікує несприятливий температурний період. Але примати, що вимушено засвоювали савани, були позбавлені такої можливості, адже саме в цей час активність хижаків була

мінімальною, отже зменшувалась і небезпека бути впольованими. Крім того, з'являлась можливість попоїсти самим.

Інтенсивна рухова активність у спеку ставить організм у дуже складне становище. Для збереження гомеостазу він має винайти нові механізми охолодження. Найпростішими способами загальнобіологічного рівня є:

- редукція волосся,
- збільшення поверхні тіла відносно його об'єму,
- подовження кінцівок,
- розширення периферичних кровоносних судин,
- запобігання шкідливому впливу сонячної радіації за рахунок уникання освітлених місць протягом дня або перехід до винятково нічного способу життя,
- зростання інтенсивності дихання,
- зменшення тієї поверхні тіла, котра підлягає безпосередньому впливу сонячного випромінювання (біпедія), тощо.

Всі ці способи, окрім переваг, мають і свою недоліки. Найефективнішим із усіх можливих способів є терморегуляція за допомогою посиленого потовиділення (не потребує додаткових інновацій, тільки посилення функції), тому саме вона реалізувалася в антропогенезі (сучасна людина може тривалий час виділяти до 1 л поту за годину). Але одночасно це зробило перших гомінідів залежними від води, запаси якої в організмі вони мали постійно поповнювати. Внаслідок цього найперші стоянки гомінідів з'являються саме біля водойм, а проблема питної води залишається актуальною до сьогодні. Така екологічна залежність визначила можливий ареал існування цих істот: він обмежувався зонами з наявністю поверхневих вод. У саванах подібні джерела зустрічаються досить рідко. Внаслідок цього гомініди вимушені були здійснювати пошук їжі таким чином, щоб завжди можна було повернутися до води або використовувати ресурси живлення біля неї. Так установлювався зв'язок між терморегуляцією, харчовою поведінкою та залежністю від води.

У міру зростання денної активності гомінідів збільшувалася і потреба у воді. Це було особливо важливим для особин без щільного волоссяного покриву. Відбувалося становлення принципово нової адаптивної системи підтримки стаціонарного стану, причому інноваційні зміни будь-

якого компонента такої системи спричинювали відповідні екологічні наслідки. Зокрема,

- збільшення енергетичних витрат гомінідами супроводжувалося зростанням харчових потреб, розширенням ареалу і зменшенням щільності популяцій;

- зменшення відносних енергетичних витрат збільшувало виживання при використанні низькоякісних продуктів;

- зростання мобільності підвищувало пристосованість до холодного клімату і дозволяло використовувати різноманітну їжу;

- збільшення часу затримки тепла в організмі пов'язане не тільки з можливістю кращої адаптації до низької температури і високою активністю. Одночасно зростає залежність від води і можливість теплового стресу в тропічному середовищі;

- певне зростання м'язової сили та швидкості пересування дозволяє краще опиратися хижакам або втікати від них;

- збільшення розмірів головного мозку та перебудова його структури спричинюють можливість використання різноманітних джерел їжі, гнучкість поведінки і зростання соціалізації;

- подовження термінів життя дозволяє збільшувати ефективність репродуктивної поведінки і вдосконалювати догляд за потомством тощо.

При цьому жодна із пристосувальних ознак не реалізувалась окремо. Видозмінювалась уся система життєзабезпечення організмів, яка встановлювалась на оптимальному для конкретних умов рівні.

Оскільки певні екологічні переваги часто мають види з *більшими розмірами тіла*, слід очікувати відповідних змін і серед гомінідів. У крупніших особин

- стає досконалішою теплорегуляція та метаболізм,
- зменшується кількість енергії, необхідна для підтримки основного обміну, і зростає кількість *вільної енергії*,

- розвивається головний мозок і нервова система,

- підвищується мобільність та інтелект,

- подовжуються терміни життя,

- розширюється ареал,

- жертви великих розмірів мають більше шансів утекти від хижаків, а ті, у свою чергу, ефективніше полюють на них тощо.

Найперші гомініди були невеликих розмірів, але екологічні переваги крупних розмірів тіла сприяли виживанню все крупніших особин.

При цьому внаслідок алометричного росту (різна швидкість ростових процесів окремих органів) відповідно змінювалась і *форма* тіла. Морфологічні особливості організму в більшості випадків безпосередньо визначаються його розмірами, встановлюючи оптимальне для функціонування співвідношення різних органів.

Завдяки переліченим системним процесам зростає конкурентна здатність окремих особин та їх угруповань. Це суттєво полегшує виживання та диференційоване відновлення особин, що мають оптимальний комплекс адаптивних ознак. Виникає спрямованість природного добору в бік переважного виживання найбільш ефективних (з точки зору біологічної доцільності) систем. У різноманітних локальних умовах саванних екосистем формувались відповідні комплекси інноваційних пристосувань, які по-різному вирішували конкретні екологічні проблеми. Адекватність кожного системного варіанта зовнішнім умовам перевірялась репродуктивним успіхом окремих особин – носіїв відповідних ознак. Екстремальні умови докільля забезпечували збереження у часі тільки найбільш пристосованих особин.

Внаслідок цього r-стратегія виживання поступово змінювалась K-стратегією, екологічними корелятами якої є приблизно постійний і врівноважений склад популяції, гостра внутрішньовидова та міжвидова конкуренція (наближує систему до біфуркаційної точки і спричинює активний пошук нових стаціонарних станів), майже постійний рівень смертності, більша тривалість життя тощо. Така стратегія сприяла подовженню термінів індивідуального розвитку, зростанню конкурентної здатності, збільшенню розмірів, народженню меншої кількості крупніших дитинчат, багаторазовому залишенню потомства тощо. Внаслідок цього зменшувалася продуктивність, але зростали шанси на виживання кожної особини, тобто зростала ефективність добору, котрий сприяв подібним перебудовам. Завдяки цьому розвивалися нові пристосувальні системоконспекти, оскільки тиск добору ніколи не визначається тільки одним фактором (завжди діє певний набір факторів докільля на складну систему організму чи угруповання) і не сприяє розвитку тих чи інших окремих ознак. Завжди реалізується компромісний варіант, оптимальний для збереження стаціонарного стану всієї складної системи. Адаптивні ознаки – це конкретні способи вирішення тих проблем, що ставить перед організмом середовище його існування.

Зростання посушливості клімату в середині міоцену супроводжувалося поширенням саванних біотопів. Це сприяло формуванню більш диференційованої та мінливої екосистеми, що, у свою чергу, спричинювало зменшення розмірів популяцій гомінідів і розширення їх ареалів. Ізоляція, що неминуче супроводжувала подібні процеси, зменшувала потік генів між популяціями. Зростала дивергенція і підвищувалась ефективність дизруптивного добору. На периферіях ареалів складались умови для алопатричного видоутворення внаслідок дрейфу генів або формування адаптацій до різних локальних умов.

Новоутворені види мають визначитись із своїм місцем в екосистемі. Тут можливі два варіанти: співіснування або конкурентне виключення. В обох випадках відповідні системи вимушено проходять через низку біфуркацій, у яких перевіряється гнучкість організації та діапазон пристосувальних можливостей тих інновацій, що виникали як оптимальні для тієї чи іншої групи.

У межах ареалу ранніх гомінідів Африки поставали популяції з різними адаптивними комплексами. Нерідко внаслідок екологічних змін вони вимирали, зливались і виникали заново. Еволюція ранніх гомінідів – це справжнє мереживо різних системотворчих процесів. Зміцнення домінуючого положення одного виду (стаціонарний стан відповідної складної системи) неодмінно спричинювало загострення конкуренції з іншими видами (біфуркаційна точка) і необхідності пошуку нових адаптаційних режимів функціонування. Реалізувались різноманітні альтернативні шляхи розвитку, внаслідок чого еволюція гомінідів набувала характеру справжньої адаптивної радіації.

Гомініди являли собою вкрай неоднорідну групу приматів, окремі складові якої еволюціонували з різною швидкістю. Але майже в усіх випадках перевагу отримували популяції, в яких число відносно розумних істот було хоч трохи більшим. Внаслідок цього складались передумови для формування свідомості.

Біологічні передумови формування свідомості

СВІДОМІСТЬ – найвища, властива тільки людині, форма узагальненого відображення дійсності, яка дозволяє

- виявляти стійкі властивості, зв'язки та закономірності зовнішнього світу,
- прогнозувати тенденції майбутнього розвитку ситуації;

– регулювати поведінку і діяльність з урахуванням особливостей довкілля та внутрішніх бажань і цілей людини;

– аналізувати власну поведінку, думки і почуття, свою відмінність від інших (самосвідомість, рефлексія).

Становлення такої складної системи психічного відображення потребувало наявності відповідних морфофункціональних ознак. У численних досліджах було доведено, що розміри ГМ і багато його характеристик, таких як, наприклад, товщина кори, розмір ядер нейронів, хімічний склад нервової тканини, активність ферментів тощо, можуть змінюватися залежно від умов утримання тварин і від впливу різних факторів середовища, тобто *ці ознаки відносять до ПРИСТОСУВАЛЬНИХ*. А це означає, що певні зміни у спадковій мінливості, котрі викликають модифікації нервової системи, на певних етапах еволюції будуть *підпадати під дію природного добору і зберігатися чи елімінуватися із популяції*.

Протягом антропогенезу в структурі головного мозку людини, що має в основі мавпячий тип будови, сталися такі зміни:

1. Головний мозок збільшився у висоту.

2. *Збільшилися лобні частки*, без відповідного розвитку яких було б неможливим прямоходіння, планування дій, абстрактне мислення. Пошкодження переднього мозку навіть рибу позбавляє ініціативи.

3. Розвиваються і такі структури мозку як *скронево-тім'яний блок і потилична область*, котрі беруть участь у виразному мовленні.

4. Прогресивними темпами розвивалася *нова кора, особливо її асоціативна частина*. Зокрема, у пацюка вона становить приблизно 11 % від загальної площі неокортексу, у мавпи – 56 % (1 млрд. нейронів), а у людини – 84 % (14 – 16 млрд. клітин).

5. Розвиваються півкулі, формується їх *асиметрія*, яка є однією із основних психофізіологічних функцій людини. Латеральна спеціалізація великих півкуль донедавна розглядалася як унікальна особливість мозку людини, як якісний стрибок у еволюції хребетних. Але пізнішими дослідженнями було доведено, що міжпівкульна асиметрія є і у тварин, тобто це загальна властивість ГМ, яка тільки розвивалася і перетворювалася під впливом соціальних факторів гомінізації, а не виникала заново в ході антропогенезу.

6. *Збільшилися резервні можливості ГМ* за рахунок прискорення розвитку філогенетично нових ланок ГМ, з якими пов'язані вищі психо-

логічні функції. Зростає кількість нейронів з одночасним зменшенням цільності їх розташування. Різко збільшується ступінь галуження дендритів, що дозволяє збирати інформацію від значно більшої кількості нейронів і сприяє формуванню складних інтегрованих систем вищих рівнів організації. При цьому стають більш упорядкованими у морфологічному відношенні різні області неокортексу. Суттєво ускладнюється структура і збільшується різноманітність синапсів тощо.

Ці процеси природним способом виникали внаслідок системних перетворень нервової системи загалом. Відповідні зміни супроводжувалися суттєвим зростанням потенційних можливостей головного мозку. Філогенетичний шлях виникнення надлишкового резерву нервових елементів має тривалу еволюцію, що базується на прогресивному розвитку світлочутливої та нюхової рецепції. Важливим етапом було *об'єднання проєкційних систем головного мозку* (нюхових, зорових, слухових, соматокінетичних) *у єдину інтегровану морфофункціональну систему та ускладнення таламо-кортикальних відносин*. Одночасно з процесами інтеграції виокремлювалася функціональна спеціалізація різних структурних одиниць головного мозку. Вона підтримувалася механізмом вибіркової експресії генів у тих чи інших нейронах. Генетична диференціація нейронів стала основою сприйняття подразників різних модальностей і специфічних способів переробки інформації. Об'єднання їх у єдину систему потребувало ускладнення системи контактів між нейронами, число яких вимушено зростало протягом еволюції вищої нервової діяльності. Це створювало можливість для формування практично нескінченної кількості ансамблів нервових клітин і ставало передумовою елементарної розумової діяльності. Становлення складної системи нервових зв'язків супроводжувалося перебудовою всіх, навіть найдавніших відділів головного мозку.

Еволюційним наслідком подібної організації нервової системи, яка зумовлювала становлення відповідних взаємин із довкіллям, стало те, що організми з примітивною НС (мало відрізняються один від одного, всі однакові) елімінуються хижаками *не вибірково*. Тому швидкість їх еволюції мінімальна. Організми із складними формами вищої нервової діяльності, добре розвиненими пам'яттю і здатністю до навчання *елімінуються вибірково*, тобто першими гинуть ті особини, які не здатні до швидких змін поведінки, а сама поведінка стає потужним фактором, який значно прискорює швидкість еволюції.

Серед предків людини, котрі вели груповий спосіб життя, вирішення евристичних питань, зумовлене елементарною розумовою діяльністю, здійснювалося не одним індивідом, а різними, тобто ступінь навантаження на нервову систему був помірним. Завдяки імітаційній поведінці результати такої діяльності ставали досягненням усіх членів угруповання. Це забезпечувало суттєві переваги у виживанні групи, особливо у змінних умовах середовища.

Внаслідок перелічених вище складних морфофізіологічних перебудов головного мозку ступінь резервування, необхідний для формування поліфункціональної поведінки, набагато підвищився. А саме, постійно діючими у людини є лише кілька десятків відсотка нейронів кори мозку, а в антропоморфних (людиноподібних) мавп приблизно 14 – 20 %, тобто *у людини ступінь резервування досягає декількох сотень разів, а у мавп – лише 5 – 7 разів*. Це дуже важливий аспект еволюційних перетворень головного мозку, оскільки ступінь резервування показує надійність і потенційні можливості керуючих складних систем. Чим він вищий, тим більша ефективність функціонування складної системи, особливо в умовах випадкових зовнішніх впливів.

Подібні еволюційні перетворення у будові ГМ зумовлювали те, що, майже не змінивши свій фізичний тип з часів неоантропів, *Homo sapiens* радикально змінив свою поведінку й умови існування. Це сталося досить пізно з еволюційної точки зору, про що свідчать хоча б такі факти: у приматів ГМ до моменту народження вже в основному закінчує своє формування, а у людини функціональна система мозку значною мірою розвивається після народження. Так, ГМ до дорослого стану збільшується у 5 – 6 разів, лобні частки – утричі, нижньотім'яна частка – на 80 % тощо.

Важливу роль у формуванні функціональної активності ГМ та його основних центрів відіграє адекватне сенсорне навантаження і потоки різноманітної інформації із зовнішнього середовища.

Формування центрів вищих психічних функцій людини пов'язане із здатністю до швидких перебудов і рухомістю нервових процесів. Із поширенням цієї суто людської індивідуальної діяльності зростала потреба у все більш гнучких психологічних процесях. Усе більше значення мав баланс стійкості та рухомості нервової системи, почали поширюватися самостійні винахідницько-продуктивні типи діяльності. Тривав поступовий перехід від переважно інстинктивної поведінки, яка базується на першій

сигнальній системі, до поведінки, котра заснована на знаково-символічних структурах, що характерно для другої сигнальної системи.

Гнучкі типи нервової системи, котрі починали переважати в первісних угрупованнях людей, схильні до психічних реакцій з елементами страху. Серед них розвивалися неврози, збільшувалася чутливість до навіювання. До цього ж стану були схильними й особини із сильними типами НС внаслідок більшої інерції нервових процесів. Істерія як прояв ще погано збалансованої нервової системи у примітивній культурі відіграла і продовжує відігравати суттєву роль у житті колективів. Як засіб психологічної стабілізації виникла МАГІЯ. При виконанні ритуалів люди спільно настроювалися на оптимальне виконання якоїсь діяльності, позбавлялися страху та невпевненості. Віра в себе відіграла величезну роль у боротьбі за існування. Біологічною основою виникнення магії в першому наближенні можна вважати рептильний комплекс, а пізніше сформована лімбічна система значною мірою керує емоційним та релігійним аспектами нашого життя.

Таким чином, протягом біологічної еволюції сформувалася ціла низка структур ГМ, котрі в комплексі із соціальними факторами і викликали появу свідомості. Свідомість є результатом взаємодії інтелекту і чуттєвого сприйняття дійсності. Це шлях від жорстко запрограмованих моделей поведінки до гнучких програм дій, які зробили можливим ускладнення соціальних відносин між давніми гомінідами.

7.6. Соціальні фактори гомінізації

З найдавніших часів антропогенезу до сьогодні не збереглося жодних прямих даних про соціальну організацію популяцій ранніх гомінідів. Тому суспільні відносини найдавніших предків людини реконструюються за непрямыми даними, що включають інформацію про стадні взаємовідносини мавп, деякі палеонтологічні, археологічні та етнографічні матеріали.

Співставлення і аналіз таких непрямих даних дозволяє скласти загальне, хоч і досить гіпотетичне уявлення про суспільне життя перших гомінідів.

Людиноподібні мавпи мають невелику кількість моделей організації життя у групі й, цілком вірогідно, що ці моделі не надто відрізняють-

ся від тих, що були типовими для спільних предків людини і мавп. Для сучасних приматів характерні такі типи угруповань:

- материнська сім'я, що складається із самиці та дитинчат (*лемури*);
- сім'я з двома батьками (*гібони*);
- стадо з одним самцем, який вороже ставиться до інших (*гамадрили*);
- стадо з багатьма самцями та віковою ієрархією (*капуцини, горили*);
- стадо із системою гнучкої олігархії і явищами кодомінування та співробітництва (*шимпанзе*).

Жодна з цих моделей не є загально визнаною, але перевагу усе ж таки віддають лісостеповим і степовим шимпанзе, оскільки вони філогенетично ближчі до людини. Шимпанзе відзначаються тямущістю, розвиненою комунікативною системою, здатністю адекватно використовувати природні предмети для задоволення своїх потреб. Вони можуть навіть певним чином вдосконалювати їх та обробляти, демонструючи при цьому неабияку кмітливість. Використання "знаряд" передається у популяціях як традиція: самиці навчають дитинчат. Але шимпанзе – далеко не янгольські створіння, вони завзяті ксенофоби, що дуже пильно доглядають за своєю територією і вкрай неприязно ставляться до чужаків. Їх не просто виганяють, а намагаються знищити і навіть іноді потім використовують у їжу. Під час бійок шимпанзе відрізняються надзвичайною жорстокістю: відривають частини тіла, п'ють кров, добивають суперників. Натомість у міжродинних стосунках вони часто стають дуже турботливими і товарицькими. Кооперація зменшує внутрішньовидову агресію, з'являються елементи дружньої поведінки: поцілунки, обійми, пестливі дотики. До спілкування вводяться і сексуальні елементи. При цьому згуртованість більша в тих колективах, що вимушено засвоїли відкриті місцини із сухим кліматом. Вона дозволяє тваринам ефективніше протидіяти хижакам.

Звичайно, шимпанзе не тотожні нашим спільним предкам, але значно більше подібні до них, ніж люди. Це дозволяє вважати припустимою екстраполяцію суспільних відносин у шимпанзе на ранні етапи гомінізації. Внаслідок таких пізнавальних процедур у нас з'являється, нехай і певною мірою імовірнісне, але знання, що суттєво відрізняється від незнання.

Додатковим аргументом на користь придатності екстраполяційної моделі суспільних відносин у шимпанзе є те, що вони мають значний поведінковий потенціал із вираженим тяжінням до соціальності: ізольо-

вані тварини гинуть через неврози, серцеві напади і тугу. Відповідна зумовленість поведінки соціальними факторами характерна й для гомінідів. Доведена подібність соціальної поведінки понгідів і людей за вісьмома із 14 досліджених ознак. Зокрема це стосується структури соціальної групи, взаємовідносин між особинами, міжгрупових стосунків тощо. Висока залежність окремих істот від групи протягом антропогенезу зумовила прогресивний розвиток соціалізації, що відбувався паралельно із соціогенезом.

7.6.1. Соціалізація та соціогенез

СОЦІАЛІЗАЦІЯ – процес, який складається як із біологічних передумов, так і з уходження індивіда у соціальне середовище, котре зумовлює соціальне пізнання, соціальне спілкування, оволодіння навичками практичної діяльності, активну перебудову навколишнього світу, зміну і якісні перетворення самої людини.

Процес суспільного розвитку значною мірою визначається філогенезом людства. Соціалізація як процес перетворення реальних біологічних істот має двобічний характер:

- з одного боку, біологічна морфофункціональна організація тваринних предків людей створила можливість їх соціалізації і була причиною неминучості цього процесу;
- з іншого боку, соціалізація здійснювала все більший вплив на морфологію людини, визначаючи саме такий, а не будь-який інший напрям розвитку.

Саме соціалізація містить у собі причину того, що люди стали на шлях не спеціалізації своїх пристосувальних функцій, а розвитку універсального ставлення до природи. Про ступінь досконалості організму індивідів свідчать уже не тільки морфологічні адаптації до зовнішнього середовища, а і їх пристосованість до соціального типу життя, їх здатність бути носіями соціального досвіду. В цьому розумінні соціалізація виступає як основна закономірність і рушійна сила антропогенезу.

Кожна особа орієнтувалася вже не тільки на зовнішні умови, а й на інших членів групи. До зовнішнього середовища пристосовувалася не особа, а спільнота. Соціальні фактори почали відігравати провідну роль в антропогенезі. Складався компроміс між інтересами суспільства та індивіда. Думки, почуття і поведінка окремих людей почали регулюватися зовсім інакше, ніж у тварин. Зокрема, кожна особа постійно пере-

буває під впливом фактичної або уявної присутності інших людей і відповідно поводить ся. Цей феномен започаткував формування такої наукової галузі як соціальна психологія. У її межах було проведено чимало цікавих дослідів із несподіваними результатами.

Зокрема, Нюрнберзький процес свого часу викликав немало дискусій на тему доцільності виконання звірячих наказів керівництва. Багато людей у світі вважали, що есесівці мали не виконувати наказів щодо масового знищення мирного населення та полонених. Виправдання винуватців, що, мовляв, вони виконували накази, вважалися жалюгідними. І ось експеримент: звичайні мешканці міста, вибрані випадково, одержали запрошення для участі в проведенні психологічного дослідження. Їм було запропоновано виконати таку роль: за списком ставити питання "піддослідному" і після кожної неправильної відповіді натискати на кнопку для подачі слабкого електричного розряду, сила якого зростала після невдалих відповідей. Звичайно, ніхто нікого не бив струмом, роль "піддослідного" виконував актор, який розігрував біль. Якоїсь миті він починав прохати, щоб його відпустили, бо в нього нібито хворе серце і він не витримає наступного приступу. Майже ніхто із обтяжених владою "карати й милувати" не зглянувся на страждання ближнього, практично довівши його до смерті на електричному стільці. При цьому ніяких додаткових екстремальних умов не було – звичайна рольова гра. Опублікування цих результатів стало світовою сенсацією, люди були шоковані: адже виходило, що персонал для концтабору можна набрати у будь-якому провінціальному містечку.

Інший експеримент: студентам другого курсу коледжу (середнього статку, законслухняним, емоційно врівноваженим) запропонували взяти участь у рольовій грі "тюрма". Їх випадковим чином поділили на дві групи, одна мала виконувати роль наглядачів, а друга – ув'язнених. Експеримент мав тривати близько місяця. Через тиждень його довелося перервати, бо він вийшов з-під контролю: "наглядачі" почали поводитися з "ув'язненими" як із бидлом, ті обурилися й збунтувалися. Бунт почали дуже жорстко приборкувати. Потім ніхто з учасників цієї гри не зміг виразно пояснити причини своєї поведінки.

Соціальна зумовленість наших вчинків проявляється і в тому, що марно сподіватися на допомогу на багатолюдній вулиці. Причина: кожен думає, що це зробить хтось інший і, коли він бачить відсутність ентузіазму в найближчому оточенні, то й сам не поспішає з втручанням

у конфліктну ситуацію, бо наслідують поведінку інших людей. В американській пресі було описано випадок, коли в невеликому містечку злочинець вбивав жінку на очах сусідів, що стояли біля парканів і дивилися на це. Ніхто не викликав поліцію, бо думав, що це вже зробив хтось інший, і поводився як усі – споглядав.

Таких прикладів можна навести чимало і будь-хто може згадати безліч випадків із власного життя, коли навіть думка про реакцію оточення певним чином змінювала поведінку. Соціально зумовлені норми стають провідними у діяльності людини і можуть суттєво змінити її світосприйняття.

Відповідно спрямований тиск групи робить принципово можливим будь-який ідеологічний, культовий, політичний, економічний або психологічний контроль свідомості.

Структура особистості включає три складові частини: почуття, думки і вчинки, які суттєво залежать від якості інформації, що надходить до людини. Змінивши будь-яку із цих складових у певному напрямку, можна зруйнувати актуальну особистість і легко побудувати нову, культуру. Тільки зворотний процес виявляється надзвичайно важким. За допомогою вже самого факту свого існування соціальне середовище зумовлює чимало поведінкових актів, яких люди звичайно навіть не усвідомлюють. Вплив суспільства на діяльність окремих осіб надто потужний завдяки дуже глибоко вкоріненим процесам залежності особи від соціального середовища, які в антропогенезі були безпосередньо пов'язані з виживанням і тому мають відповідні функціональні центри навіть у середньому та проміжному мозку. Внаслідок цього людина просто не усвідомлює всієї глибини своєї залежності від суспільства.

СОЦІОГЕНЕЗ – процес формування суспільних відносин, які утворюють світ людини. Відносно *початку* соціогенезу розглядається концепція двох стрибків, двох переломних періодів:

– перехід від тваринних предків до стадії людини, асоційований із початком виготовлення знарядь. З'являються соціальні закономірності і *первісне людське стадо*;

– зміна палеоантропів неантропами на межі середнього і пізнього палеоліту. Для цього переходу характерне панування соціальних закономірностей в об'єднаннях людини. *Розвиток людства як суто біологічного виду припинився.*

Внаслідок кооперації складається новий суперорганізм із власним гомеостазом, який він намагається зберегти завдяки новим можливостям і навіть усупереч інтересам окремих індивідів (за Фройдом, конфлікт між особою та суспільством є основним у виникненні неврозів). Добір починає йти на рівні угруповань: зберігається, тобто виживає, те, котре має кращу організацію і внаслідок цього виявляється краще пристосованим до умов середовища.

Таким чином, соціогенез еволюціонував у напрямку від біологічно доцільних угруповань, як у приматів, до власне людського соціуму, що був представлений первісною спільнотою.

Існує гіпотеза, що *ПЕРЕХІДНОЮ ФОРМОЮ* між цими двома упорядкованими системами було *емоційно напружене угруповання*, пов'язане з відносно швидкими змінами стереотипів поведінки у відповідь на різкі зміни умов довкілля. В першому наближенні воно могло відповідати *НАТОВПУ*. Доведено, що оптимальний розмір натовпу складає близько 20 – 25 чоловік. Це приблизно відповідає розмірам популяцій найдавніших гомінідів. Керування натовпом здійснюється на рівні *першої сигнальної системи* (жести, вигуки, будь-які ритми, скандування), а стан людей оцінюється як *гінноїдний*, різко збільшується схильність до *навіювання*.

Ці процеси відображають співвідношення між свідомістю та підсвідомістю. Коли інформації обмаль для прийняття розумного і логічного рішення за допомогою неокортексу і свідомості, керування поведінкою переключється на емоційний рівень, як більш давній і спільний у людей та тварин. Починає переважати імітаційна поведінка, заснована на першій сигнальній системі. Аналогічний перебіг подій є характерним і в тому випадку, коли в силу тих чи інших причин свідомість особини перебуває на низькому рівні.

Натовп не давав переваги під час життя на деревах, але у савані створював враження єдиного організму з високою агресивністю та імітаційною здатністю. В цей час формувалися нові стереотипи поведінки, котрі фіксувалися у відносно стабільні періоди. Це сприяло виживанню та утворенню адаптаційно стійких угруповань.

Поява первісної родини збігається у часі з появою свідомого виготовлення і використання знарядь праці, регуляцією добування і розподілу їжі, регламентацією статевих відносин: проміскуїтет змінювався гаремною організацією, сороратом (шлюб із кількома сестрами або сестрами загиблої жінки), левіратом (шлюб із дружиною брата чи його вдовою) і

моногамією. Це посилювало дію природного добору, який сприяв збереженню тих колективів, у яких соціальні зв'язки були сильнішими, а це дозволяло успішно протидіяти зовнішнім впливам. Суттєву роль у цих процесах відіграло адекватне використання різноманітних знарядь, що активізувало дії щодо їх виготовлення.

7.6.2. Роль праці в антропогенезі

Вперше на значення цього пристосування в антропогенезі звернув увагу Ф. Енгельс у публікації "Роль праці у процесі перетворення мавпи на людину". Це одна з глав його незакінченої книги "Діалектика природи", яка вийшла з друку в 1875 році. Основна теза: "Праця створила людину".

Трудова теорія Ф. Енгельса

Докладний аналіз різних аспектів еволюції людини дозволив Енгельсу сформулювати такі основні положення трудової теорії:

- розвиток прямоходіння як вирішального кроку на шляху гомінізації,
- розвиток руки як органа і продукту праці,
- виникнення звукової виразної мови,
- розвиток людського мислення внаслідок соціалізації.

Фрідріх Енгельс підкреслював якісну своєрідність антропогенезу як процесу активного пристосування до середовища й екологічну перевагу людини над іншими видами.

Після нього цією проблемою займався багато фахівців, які підтвердили трудову теорію численними прямими та непрямими доказами.

Сьогодні вважається доведеним, що використання знарядь було надзвичайно важливим для гомінізації. Це була адаптація до середовища, за якої *виживання окремих особин та їх груп вирішальним чином залежало від виготовлення і використання знарядь*.

При цьому самі дії з виготовлення знарядь *не становлять собою акту пристосування до середовища*, тобто є біологічно недоцільними. *Актом адаптації є тільки використання знарядь*, але його ефективність суттєво залежить від ступеня розвитку дій з їх виготовлення. Виробнича діяльність, яка не була пристосуванням сама по собі, становила необхідну умову виживання. Її розвиток ставав об'єктивною біологічною необхідністю.

Психічні процеси, пов'язані з трудовою діяльністю

Внаслідок трудової діяльності виникали такі *нові функції психічного відображення*:

- засвоєння нових механічних прийомів діяльності,
- ускладнення ланцюга дій,
- поява високорозвиненої координації рухів у просторі,
- поява уявлень про складну часову послідовність і причинну взаємозумовленість дій.

Висновок про те, чи були такі ознаки поведінки у наших предків, можна зробити на підставі аналізу характеру знарядь і методів їх обробки з одночасним порівнянням розвитку відповідних кіркових центрів аналізаторів сучасних мавп та викопних гомінідів. Була доведена не тільки велика схожість кіркових формацій мозку людини і мавп, а і якісна їх відмінність, пов'язана з прогресивним розвитком у людини певних областей, які зумовлюють її вищі психічні функції. Саме ці, суто людські формації, більше ніж інші ланки мозку, беруть участь у здійсненні суспільно-трудова навичок. До них належать лобна частка, нижньотім'яна, скронево-тім'яна ітім'яно-потилична підобласті великого мозку.

Вища психічна діяльність проявляється у трудових процесах завдяки таким їх особливостям як: рефлексорний характер трудової діяльності, наявність багатьох етапів при виготовленні навіть найпростіших знарядь, системність трудових процесів.

РЕФЛЕКТОРНА ДІЯЛЬНІСТЬ. Відомий вітчизняний фізіолог А. П. Анохін довів, що будь-який фактор зовнішнього середовища, який є корисним для життя організму, має сигнальне значення відносно кінцевої ланки усієї послідовності впливів цього фактора. Оскільки організм реагує на зовнішні впливи значно швидше, ніж змінюються самі природні явища, то за умови повторюваності цих впливів *функціонування нервової системи організується згідно з принципом ВИПЕРЕДЖАЛЬНОГО ВІДОБРАЖЕННЯ ДІЙСНОСТІ*. Це характерно не тільки для нервової, а і для будь-якої іншої складної системи, оскільки усі фізичні, хімічні та живі форми, що не мають такої здатності, просто не зможуть існувати у змінних умовах середовища і будуть руйнуватися. Центральна нервова система, яка також формується за таким принципом, вже у самій своїй структурі ніби враховує не тільки ті впливи, які були в минулому і є зараз, а й ті, що будуть. Іншими словами, умовні рефлекси тварин є пристосуванням не тільки до актуальних, а і до майбутніх подій. Трудові акти, як

правило, вже з самого початку становлять собою дії, розраховані на майбутній час, на те, що повинно вийти і як це буде застосоване.

Таким чином, у самій структурі нервової системи і природі умовних рефлексів міститься нейрофізіологічна основа трудової діяльності людини.

БАГАТОЕТАПНІСТЬ НЕРВОВИХ ПРОЦЕСІВ. Із цією властивістю нервової системи пов'язане існування залежності між сприйняттям і його трансформацією в абстрактні уявлення. А саме, при роботі людини з кам'яними або дерев'яними предметами тактильні, зорові та механічні рецептори отримували потік інформації про властивості цих предметів. Ця інформація багаторазово переробляється в корі мозку. При цьому спочатку спрацьовують центри кіркового аналізу в ядерних зонах аналізаторів, які здійснюють *первинний синтез і аналіз інформації*.

Відповідним чином відібрана інформація спрямовується до зони розсіяних елементів кори або до периферичних відділів ядерних зон. Тут здійснюється вторинний аналіз, тобто комплексна переробка сигналів, яка приводить до утворення нового потоку імпульсів. Він має більш складні характеристики і пов'язаний із формуванням дещо абстрагованих уявлень, які дозволяють вилучити *деякі загальні ознаки предметів*.

Кінцева ланка, третій етап переробки інформації, відбувається у філогенетично нових утворах кори – *третинних асоціативних полях*. Інтеграція вже оброблених сигналів зумовлює формування абстракцій, до встановлення логічних, причинних зв'язків, до концептуального мислення. Складалась єдина універсальна психосоматична система забезпечення все ефективнішого виготовлення знарядь.

Оскільки знаряддя пізнього палеоліту мали досить *визначену і закріплену форму* (ручні рубила), можна припустити, що вони були виготовлені на основі абстрактних понять про форму і елементарних уявлень про причини та наслідки. Це слугує непрямим підтвердженням багатоетапної роботи головного мозку людей того часу. Протікання кожного етапу відзначалося складними взаємодіями усіх нервових елементів не тільки центральної, а і периферичної нервової системи. Це досягалося за допомогою розгалуженої мережі нервових волокон між ними.

Подібна нервова регуляція характерна і для трудової діяльності сучасних людей. Основна різниця полягає в ступені складності цієї роботи.

ЗВОРОТНА АФЕРЕНТАЦІЯ всіх етапів нервового процесу полягає в тому, що будь-які дії, що виконує організм, становлять собою сигнали

для наступної ланки загального процесу одержання якогось кінцевого результату. Відбувається поступовий синтез, співставлення задумано-го чи реально необхідного з тим, що виходить.

Ключовими нервовими механізмами відповідної функціональної системи є:

- аферентний синтез інформації від рецепторів, який полягає в конвергенції збуджень від окремих чутливих нейронів на один полімодальний нейрон. При цьому інформація з багатьох нейронів перекодується й концентрується в одному з них (значно полегшується загальна регуляція). Виникає домінуючий мотив, який узгоджується з обставинами довкілля, наявністю чи відсутністю пускової ситуації та пам'яті про минулі події. Визначається характер дій;

- прийняття рішення;
- воно фіксується у нервовій моделі майбутнього результату, котра одержала назву *акцептор дій* (створюється образ того, чого прагне жива істота);

- формується програма конкретних дій;
- протягом її реалізації результат, отриманий на кожному етапі, порівнюється з акцептором дії (бажаним результатом). На основі такої зворотної аферентації приймається рішення відносно доцільності проведеної роботи. Корисний пристосувальний результат є головним рушійним стимулом поведінки тварин і людей.

Основним біологічним механізмом формування гомінідів був природний добір, але *напря́м* його дії визначала суспільна праця. Природний добір сприяв таким змінам морфологічної організації давніх людей, які дозволяли прогресуючими темпами розвивати трудову діяльність і соціальну поведінку.

Діяв *індивідуально-груповий добір* індивідів на відповідність до групи і добір груп на виживання у середовищі. Необхідність збереження відповідних навичок і передача їх іншим членам угруповання та нащадкам зумовлювала прогресивний розвиток комунікаційних систем.

7.6.3. Формування виразної мови

Системи біокомунікації тварин

Спілкування між тваринами здійснюється за рахунок генерації (ви-роблення) та передачі певних сигналів однією особою і рецепції

(сприймання) цих сигналів іншою особою. Генерація і рецепція утворюють відповідні *канали зв'язку*, такі як, наприклад, акустичний, зоровий, хімічний. Інформація, що надходить різними каналами зв'язку до ЦНС, відповідним чином переробляється і використовується для формування адекватної реакції організму на зміни навколишнього середовища.

Біокомунікація полегшує: пошуки їжі; створення сприятливих умов існування; захист від ворогів і шкідливих впливів середовища; зустріч особин різної статі і взаємодію між ними; формування груп і регуляцію відносин між особинами, пов'язаних із територіальною поведінкою та ієрархією; розвиває взаємні стосунки між батьками і потомством; сприяє формуванню негенетичної пам'яті, заснованої на навчанні за принципом: "Роби як я!". Це, на додаток до інстинктів, забезпечує стандарти поведінки, без яких ані співтовариство, ані окремі його члени, не можуть вижити.

Біокомунікація, як правило, здійснюється при одночасному використанні не одного, а декількох каналів зв'язку, що робить поведінку тварин більш інформативною і цілісною, системною. Розглянемо детальніше деякі з типів біокомунікації.

– *Хімічний канал зв'язку* відносять до числа найбільш давніх і поширених у природі. Реалізується він таким чином: тварини виділяють у навколишнє середовище певні речовини, котрі діють на рецептори інших особин і викликають відповідні зміни їх поведінки. Такі метаболіти називаються *феромонами*. Наприклад, самці деяких риб виділяють у воду певні речовини, котрі прискорюють дозрівання самиць, що допомагає синхронізувати розмноження; форель може знайти свій дім по запаху води за 3 км; риби розрізняють феромони представників багатьох інших видів тварин і тому не можуть жити у дистильованій воді, тому що нестача нюхової інформації дезорієнтує поведінку. Існують речовини волі, страху, смерті, настрою тощо. Так, бійка між рибами припиняється, якщо додати воду з "мирного акваріума", і навпаки. У комах хемокомунікація відіграє виняткову роль, визначаючи харчову, статеву та інші форми поведінки, а у суспільних комах – ще і розвиток організмів, розподіл функцій між особинами, всю складну структуру вулика або мурашника. Пахучі речовини використовуються і багатьма видами хребетних тварин для мічення території і стабілізації зв'язків між особинами в угрупованнях.

– *Тактильна біокомунікація* має форму *алопрінгу* у птахів і *грумінгу* у ссавців. Вона являє собою комфортну поведінку, котра пов'язана із чищенням пір'я або хутра і адресується іншій особині. Вона немов сигналізує: мені добре, у мене все в порядку, я не заподію тобі шкоди. Грумінг властивий видам із колоніальними поселеннями (байбаки, лугові собачки тощо) або із мобільними замкнутими групами (примати). Він слугує механізмом підтримки ієрархії, може входити до складу статеві поведінки. Наприклад, у приматів особини низького рангу чистять хутро тварин, які мають високий ранг, самиці – самців; у байбаків і піщанок – навпаки. Як елемент статевої поведінки грумінг має місце і у деяких видів, які проживають відкритими стадами мінливого складу, наприклад, у коней.

– *Зорова комунікація* використовується тваринами для розпізнання сигнальних ознак інших особин, що відповідно змінює їх власну поведінку. Зовнішніми зоровими подразниками можуть бути специфічне забарвлення, кольоровий візерунок, контури тіла або його частин тощо. Еволюційний розвиток зорової комунікації зумовив виникнення ритуалізованих рухів. *Ритуал* у тварин – стереотип взаємодії між особинами одного виду в певній стандартній ситуації. Наприклад, конфлікт із сусідом за територію, утворення шлюбної пари, прояв переваги домінантної особини над підпорядкованою і тому подібні випадки. Він становить собою специфічну, генетично детерміновану мову, якою тварини користуються при виконанні спільних дій, і тому є поширеним серед видів, які живуть у різних угрупованнях. Стереотипність ритуалів зумовлена стереотипністю демонстрацій кожного учасника взаємодії. *Демонстрація* – забарвлення тварин, що робить їх помітними на тлі навколишнього середовища. Розрізняють декілька варіантів такого забарвлення:

– *яскраве* – притаманне тваринам, які добре захищені або отруйні. Наприклад, контрастні поєднання червоного та чорного у комах із отруйною гемолімфою; чорного та жовтого у жалких комах; яскраве забарвлення деяких риб, саламандр, жаб, птахів, ссавців з отруйними чи пахучими залозами;

– *погрозливе* забарвлення демонструється зненацька, часто супроводжується погрозливими позами і звуками. Захисний ефект полягає у тому, що хижак сприймає беззахисну тварину як небезпечну. Наприклад, гусінь винного бражника відлякує птахів, піднімаючи і розширюючи передній кінець тіла, що робить її схожою на змію. Птахи можуть

лякатися метеликів, які мають плями, що нагадують очі. Ящірка вухаста круглоголовка при небезпечі набирає погрозливої пози, піднімаючи тіло та широко відкриваючи рот. При цьому вона демонструє червоне забарвлення великих рогових складок шкіри та шипить.

– *Приваблююче* забарвлення привертає увагу особин іншої статі цього ж виду. Воно нерідко поєднується з особливими звуками, запахами, ритуальною поведінкою і забезпечує надійність запліднення та успіх у розмноженні, перешкоджає міжвидовому схрещуванню. Всі види демонстрацій мають велике біологічне значення для реалізації багатьох складних форм поведінки тварин. Порядок обміну демонстраціями, послідовностями рухів і звуками у тварин жорстко визначений і подібний до ритуальних церемоній людини. Розвиток демонстрацій і ритуалів здійснювався під впливом природного добору з елементів повсякденної активності тварин і йшов у напрямі підвищення "екстравагантності" забарвлення і виразності рухів.

– *Акустична комунікація*. Звук забезпечує найбільшу відстань інформаційної взаємодії. Наприклад, у воді світло швидко втрачає силу, а джерело звуку силою в 1 кВт чути і за 40 км. Крім того, в житті тварин часто зустрічаються ситуації, коли важливою стає здатність сприймання низькочастотних звуків типу шерхотів. У такому режимі пошуку слух, на відміну від зору, має практично кругову діаграму спрямованості, що значно підвищує шанси тварин своєчасно відреагувати на небезпечні та неочікувані події. Звукова комунікація виконує такі функції: сприяє забезпеченню оптимальної відстані між особинами під час комунікації; повідомляє про видову або статеву належність партнера за спілкуванням; несе інформацію про вік і стан обміну речовин в організмі тварин; попереджає оточуючих особин про зміни в навколишньому середовищі, закликаючи до певного типу поведінки, наприклад, до підвищення уваги; повідомляє про зайнятість території; сповіщає про соціальний статус особини, про її домінантність, субдомінантність тощо; повідомляє про емоційний стан тварин: дискомфорт і тривога супроводжуються різкими високими звуками, а низький звук звичайно свідчить про задоволення, відчуття комфорту; слугує для орієнтації тварин, у тому числі і за допомогою *ехолокації*. В останньому випадку найчастіше використовується ультразвук (частота понад 20 000 Гц). Для успішної ехолокації дуже важлива короткочасність сигналу, бо в протилежному випадку відбувається накладання звуку, який відбивається від певної

перешкоди, і звуку, котрий видається твариною, а це робить орієнтацію неможливою. Ехолокацією володіють багато тварин, наприклад, деякі комахи, птахи, рукокрилі, морські свинки, пацюки, сумчасті летяги, миші, землерийки, кашалоти, фінвали, білухи, дельфіни.

Із дельфінами пов'язаний цікавий науковий прецедент, зумовлений тим, що експериментатори-дилетанти недостатньо кваліфіковано проводили дослідження. Так, через відсутність відповідної професійної підготовки в ентузіастів-популяризаторів поширилося уявлення про те, що у дельфінів є інтелект і мова, котрі не поступаються розумовим здібностям людини. Однак детальне дослідження цих тварин дозволило встановити, що клітинна структура кори головного мозку дельфінів має багато примітивних ознак і за архітектонікою не дорівнює навіть ГМ тлоленів, не говорячи вже про приматів. Число первинних сигналів у “мові” дельфінів не більше 15, в той час як, наприклад, у курей їх 20, а у свиней – 23, тобто за цією ознакою дельфіни істотно не відрізняються від інших тварин. Зоопсихологи, які професійно досліджували здатність дельфінів до навчання, дійшли висновку, що і в цьому сенсі підстав для оптимізму немає, а саме при виконанні простих логічних завдань типу розпізнавання плоских і об'ємних фігур дельфіни роблять до 25 % помилок, а макаки – 7%, хоча маса головного мозку у них приблизно у 22 рази менша, ніж у дельфінів. Іншими словами, кожне мислення є переробленням сигналів, але не кожне перероблення сигналів є мисленням.

У тварин сигнали часто свідчать лише про фізіологічний стан особини і не мають адресата. Наприклад, коли у крові солов'я або дрозда підвищується концентрація статевих гормонів, вони починають співати, незалежно від того, чи є поблизу інші особини, яким може бути адресованим цей спів.

Останнім часом багато дослідників доходять висновку, що тварини не ставлять перед собою мети передати якусь конкретну інформацію, а лише реагують на зміни зовнішнього і внутрішнього середовища. Після проведення відповідних досліджень була сформульована гіпотеза *градуюальної сигналізації*. Вона полягає в тому, що структура комунікативного сигналу може плавно змінюватися залежно від фізіологічного стану відправника, а комунікативне навантаження несуть уже не окремі звуки чи рухи тварин, а певна їх послідовність у часі, яка складається з усіх проявів життєдіяльності організму. Інформацію несе вся поведінка

тварин. Як наслідок формується відповідна реакція не на окремі подразники, а на ситуацію в цілому.

Тварини обмінюються найрізноманітнішою інформацією, яку, в першому наближенні, можна поділити на декілька категорій:

- *ідентифікація* – повідомлення, що дозволяють визначити належність відправника;
- *імовірність* – повідомлення про відносну ймовірність того, що відправник виконає ті або інші чинності;
- *локомоція* – повідомлення, що передаються тільки під час пересування або перед його початком;
- *агресія* – повідомлення, що вказують на імовірність нападу;
- *втеча* – повідомлення, що вказують на імовірність втечі;
- *неантагоністичний комплекс* – набір повідомлень, які вказують на те, що ворожі дії малоімовірні;
- *асоціація* – повідомлення, що передаються в тих випадках, коли одна тварина наближається до іншої або залишається поблизу неї;
- *комплекс, обмежений зв'язками* – повідомлення, котрі передаються тільки між особинами, що об'єднані тривкими зв'язками, наприклад, між членами шлюбної пари, батьками та дітьми;
- окрему групу становлять повідомлення, що передаються лише під час гри або *копуляції*;
- *фрустрація* свідчить, що певна імовірна форма дії з якоїсь причини припиняється;
- *загальний набір* становить собою групу повідомлень, які використовуються тваринами у таких різних ситуаціях, що їм важко приписати яку-небудь одну функцію.

Особливістю всіх невербальних, тобто безмовних, комунікативних систем тварин є генетична фіксація не тільки передачі необхідної інформації, а і її адекватного сприймання. Носіями ключових подразників у таких випадках виступають тварини того ж виду.

Важливою умовою формування складних взаємин між членами індивідуалізованих угруповань тварин є елементарна розумова діяльність. Вона зумовлює можливість урахування всіх нюансів взаємовідносин, які складаються в даному співтоваристві, забезпечує порозуміння між його членами. Тільки на її основі могли сформуватися такі акти поведінки як взаємодопомога та співробітництво. Тому не випадково, що в ході ево-

люції тварин розвиток елементарної розумової діяльності, комунікативних систем і становлення соціальних відносин відбувався паралельно.

Розвиток мовлення в антропогенезі

Ускладнення комунікації є загальним біологічним явищем, яке розвивається під час еволюції під впливом стадного способу життя. Експериментально доведено, що тварин із високорозвиненою НС можна навчити використовувати складні системи спілкування. Причому виявляються як талановиті, так і бездарні особини. Тобто за цією ознакою існує *спадкова мінливість* і відповідні характеристики можуть підтримуватися або елімінуватися природним добром залежно від конкретних умов середовища, від того, підвищували вони виживання або смертність.

Іще Ч. Дарвін звертав увагу на те, що між виразами обличчя людини і мімічними реакціями тварин, особливо приматів, існує багато спільного. У наш час вважається загальноновизнаною подібність невербальних способів комунікації людини (мова жестів, міміка) і демонстрацій тварин. *Мімічні реакції* людини та інших ссавців звичайно розглядаються як вираз емоцій або афекту. Крім афективної міміки виділяють й інші класи невербального спілкування, у першу чергу за допомогою адаптерів. *Адаптери* можуть виконувати як комунікативні, так і некомунікативні функції. Наприклад, рухи очищення тіла, рухи наміру тощо. Окремі предмети з оточення людини також здатні набувати комунікаційного змісту. Наприклад, посуд, що стоїть у шафі, ніякої комунікативної функції не виконує, але, спостерігаючи за тим, як саме людина накриває на стіл і розставляє цей посуд, можна дізнатися чимало цікавого про її ставлення до тих осіб, що мають ним скористуватися. Відмінною особливістю невербальної мовної системи є її *сигнальний характер*.

Чим складнішою стає суспільна діяльність тварин, тим більш багатими, різноманітними і тонкими повинні бути засоби стадних взаємовідносин індивідів. Кожен із цих засобів мав велике значення, бо ніс у собі певну інформацію, котра кодувала або емоційний стан особини, або зміни зовнішнього середовища. Ця інформація орієнтувала дії інших тварин, внаслідок чого вони набували узгодженого характеру, що *збільшувало виживання групи*. У зв'язку з цим перевагу у боротьбі за існування одержували групи з більш доскональними інформаційно-сигнальними засобами, розвиток яких тісно пов'язаний із соціогенезом.

Відповідно до соціально зумовлених потреб відбувалися певні анатомічні перетворення мовленнєвого апарату:

- корінь язика загнувся до гортанної порожнини;
- зміцніли зв'язки і з'явився голосовий м'яз;
- розрослися краї черепахоподібних хрящів гортані, внаслідок чого повітря розділилося на верхній і нижній потоки, зумовлюючи більш чітку диференціацію звуків;
- збільшилася рухливість язика, що сприяло вимовлянню якісно різних звуків;
- зменшення нижньої щелепи дозволило швидше змінювати артикуляцію;
- формування підборіддя забезпечило більш якісну фіксацію м'язів язика тощо.

Узгоджений розвиток нижньотім'яної, верхньолобної та верхньоскрової звинин дозволив ефективно координувати різні збудження і пов'язувати їх із голосовим апаратом. Поступово наші предки засвоїли голосні звуки "а", "і", "у", що стали основними в усіх мовах світу.

Таким чином, мова загалом і мовлення як звукова трансляція інформації становлять собою форму існування знання у вигляді системи знаків. Розвиток соціалізації і соціогенезу стимулює зростання інформаційної ємності повідомлень між членами соціуму (пересічний англієць XIX ст. за все життя одержував менше інформації, ніж міститься в одному номері газети "Нью-Йорк таймс").

За допомогою мови людина змогла перейти від пізнання поодиноких предметів і явищ до їх узагальненого відображення у формі понять, уявлень.

Однією з головних ознак, що відокремлюють мову людини від інформаційних систем тварин, є *перемішуваність* – здатність мови сигналізувати про відділені у часі та просторі події. Наприклад, розповідь про минуле, планування (прогнозування) майбутнього, розвиток мистецтва.

Із цією особливістю мови пов'язана акумуляція досвіду попередніх поколінь і передача його далі у стислій, концентрованій формі. Інтелектуальний багаж передається *тільки* за допомогою мови. При цьому не тільки мовлення, а й будь-яка дослідницька, пізнавальна активність детермінуються соціально. Дитина, яку не заохочують до навчання, залишається байдужою до нього.

Через соціальну зумовленість мовної функції важко визначити конкретний час її виникнення (відсутні прямі дані). Відносно цієї проблеми є

кілька версій, за якими мова могла виникнути навіть у пізніх австралопітеків, які почали виготовляти знаряддя (необхідність передавати набутий досвід). Не викликає заперечень лише поступовість цього процесу.

Природний добір формував і посилював ті особливості біологічної організації людини, які найбільше сприяли подальшому прогресу трудової діяльності, розвитку суспільства і мови. З часом дія природного добору знімалася і провідну роль у формуванні мови починали відігравати суспільні відносини.

7.7. Центри сапієнтації

Відносно прабатьківщини людства науковці до сьогодні ведуть запеклі дискусії. Розглядається кілька гіпотез.

1. *ВУЗЬКОГО МОНОЦЕНТРИЗМУ*. Автор – Ч. Дарвін, який вважав, що центром виникнення людини є область Східноафриканського рифту. Аргументи на користь цієї гіпотези: Африка – ареал найближчих родичів людини – шимпанзе та горили, і тут наприкінці третинного періоду склався комплекс умов, сприятливих для "олюднення" мавп: зникли ліси, поширився рівнинний ландшафт, багаті водні ресурси, різноманітна фауна, збільшення рівня іонізуючої радіації внаслідок розломів земної кори і частих вивержень вулканів тощо. Нові умови сприяли переходу частини вищих приматів до прямоходіння, зростання ролі м'ясної їжі, вдосконалення руки та ГМ, застосування природних, а потім і штучних знарядь, активної трудової діяльності. Саме у Східній Африці виявлені численні рештки дріопітеків, австралопітеків, хабілісів і близьких до них форм, архантропів (*неандертальці* – *перші представники роду Homo*) тощо. Тут знайдені найдавніші знаряддя з гальки і різні культурні шари розташовуються на одному місці: нижчі представлені хабілісами, а вищі – архантропами й ашельськими знаряддями. Основне ЗАПЕРЕЧЕННЯ: ізольовані групи рідко започатковують види, що розселені по всій планеті. Крім того, цій гіпотезі суперечать і деякі палеонтологічні та інші дані.

2. *ШИРОКОГО МОНОЦЕНТРИЗМУ = ГЕННОГО ПОТОКУ = ГИБРИДИЗАЦІЙНА*. Запропонував Я. Рогінський у другій половині 40-х років ХХ століття. Згідно з нею центр походження людства охоплює Північно-Східну Африку, Передню Азію, Південну та Південно-Східну Європу. Свого часу це була найбільш поширена версія, але сьогодні

проти неї накопичується все більше заперечень. Різновиди гібридаційної гіпотези розроблялися деякими західноєвропейськими та американськими вченими.

3. *ПОЛІЦЕНТРИЗМ*. Вперше обґрунтував німецький вчений Ф. Вайденрах (30-ті роки ХХ ст.), який виділив чотири основні осередки формування неоантропів: Східна Азія – основний представник синантропо – прашур монголоїдної раси; Південно-Східна Азія – пітекантроп – родоначальник австралоїдної раси; Південна Африка – родезійська людина, що започаткувала негроїдів; Передня Азія – "прогресивні" неандертальці – дали початок кроманьйонцям Європи. Таким чином, для кожної раси виділяється окремий центр її формування. Але у нижньому та середньому палеоліті знайдені лише поодинокі расові ознаки. Становлення расових комплексів відбулося у післяпалеолітичний час, тобто розумність є давнішою за раси, а процес сапієнтації збігається з расогенезом лише частково.

4. *ДИЦЕНТРИЗМ* активно розроблявся впродовж 60 – 80-х років ХХ ст. радянськими антропологами, перш за все В. Алексєєвим. Згідно з цією гіпотезою виділяють два центри сапієнтації: західний та східний.

– *ЗАХІДНИЙ* (афро-європейський). Пращури неоантропів виникли на Африканському континенті, звідки згодом емігрували в Європу через Передню Азію, започаткувавши дві морфологічні лінії. Перша хвиля міграції започаткувала вид *Homo sapiens NEANDERTALENSIS*, який існував у діапазоні часу 230 тисяч – 28 тисяч років тому на території Європи, Близького Сходу та Західної Азії. Друга хвиля міграції зумовила появу "прогресивних" палеоантропів, які започаткували новий вид *Homo sapiens SAPIENS*, прашури якого жили в Африці близько 150 тис. років тому і розповсюдилися на Близькому Сході приблизно 90 тис. років тому.

– *СХІДНИЙ* (південноазійський). Відокремлення цього центру сапієнтації ґрунтується на таких підставах: тут виявлені численні кісткові рештки досить високорозвинених приматів кінця третинного періоду: рамалітеків, удабнопитеків, гігантопитеків тощо. Наприкінці міоцену – початку пліоцену через аридизацію клімату відбулося масове переселення з Центральної Азії до Європи, Африки та Південної Азії високорозвинених приматів, які вже значною мірою пристосувалися до життя на відкритих просторах і стояли на порозі гомінізації. Південно-Східна Азія була ареалом однієї з найчисленніших груп архантропів – явансь-

кого пітекантропа, а також їх попередників – мегантропів, які за своєю будовою близькі до африканських австралопітеків. У Південно-Східній Азії до сьогодні мешкають такі людиноподібні мавпи як гібони та орангутани. Загалом для обґрунтування гіпотези дицентризму були використані численні краніологічні, молекулярно-генетичні та інші дані. Інколи ці два центри розглядають як самостійні.

Таким чином, дискусія щодо центрів сапієнтації не вщухає до сьогодні. Не викликає сумнівів тільки те, що Америка, Австралія та Океанія не були прабатьківщиною людства. Тут ніколи не мешкали людиноподібні мавпи і зовсім відсутні сліди перебування давніх гомінідів. Усі найдавніші знахідки датуються верхньопалеолітичним періодом. До Австралії вони потрапили приблизно 35 – 40 тисяч років тому із Південно-Східної Азії (Нова Гвінея) через мережу островів, які наприкінці плейстоцену з'єднували острови Індонезії та Австралію. У Північну Америку люди прийшли близько 30 тис. років тому із Сибіру через Аляску. Протягом останнього Вюрмського (Віконсинського) зледеніння, коли чверть Євразії та три чверті всієї Північної Америки були вкриті кригою, існувала так звана БЕРИНГІЯ – велика зоогеографічна область, до складу якої входили Чукотка, Камчатка, Західна Аляска. Вони сполучалися суходільним мостом завширшки близько 1 000 км. За верхнього палеоліту тут мешкали вихідці із центральних регіонів Азії. Приблизно 11 – 10 тис. років тому сталося глобальне потепління, значно зріс рівень світового океану і Берингія перестала існувати. Потік генів між Азією та Північною Америкою припинився і відповідні популяції місцевого населення розвивалися самостійно.

Перші цивілізації виникли в Азії та Африці на межі четвертого – третього тисячоліть до н. е., у Європі – близько 1 тис. н. е., в інших регіонах Землі це сталося ще пізніше.

7.8. Типологічна і популяційна концепції рас

РАСА – група людей, яка відрізняється від інших популяцій частотами генів, хромосомними перебудовами і спадковими фенотипічними ознаками.

Серед населення Землі можна виділити близько 100 морфологічних варіантів будови тіла, котрі формувалися як адаптації до конкретних умов довкілля. Зокрема це стосується пігментації шкіри, будови

обличчя, волосяного покриву, співвідношення маси і поверхні тіла, основного обміну речовин, компонентів крові, рівня ферментів і гормонів тощо. За цими ознаками відрізняють не тільки расові, а й конституціональні типи.

Важливим фактором закріплення локальних пристосувальних властивостей є *ізоляція*, в тому числі й соціальна. Внаслідок дії цього еволюційного фактора генетична будова ареалу будь-якої біологічної форми (в тому числі і людських популяцій) виглядає так: у центрі найбільш поширеними є домінантні гомозиготи, потім – гетерозиготи, а на окраїнах – рецесивні гомозиготи, котрі завжди витісняються на периферію території, зайнятої певною популяцією. Наприклад, Скандинавський півострів не входив до початкового ареалу расоутворення і був заселений не раніше мезоліту, що спричинило накопичення тут рецесивних гомозигот за багатьма ознаками.

Судячи з викопних знахідок, особливостей біохімічного складу крові та інших даних, можна стверджувати, що першою від загальної поліморфної групи наших прашурів відокремилася *монголоїдна раса*. Це сталося близько 100 тис. років тому. Розмежування негроїдів і європеїдів відбулося дещо пізніше, а остаточні расові варіанти склалися приблизно 30 – 40 тис. років тому внаслідок розселення людства у різні кліматичні умови. Зокрема, згідно з археологічними даними, негроїди були досить поширеними у Європі верхнього палеоліту і протягом багатьох тисячоліть (неоліт, епохи бронзи і заліза) цей антропологічний тип зустрічався серед населення Швейцарії, Англії, Північної Італії, в регіонах Нижньої Оки та в Україні.

Але менша пристосованість до суворих кліматичних умов з часом зумовила те, що негроїдний морфологічний варіант поступився місцем європеїдному типу, у межах якого розрізняють північну (Скандинавія, Ісландія, Ірландія, Англія, північні райони Німеччини, Фінляндії та Прибалтики) і південну (Індія, Афганістан, Іран, Туреччина, Туркменістан, Азербайджан, Грузія, Південна Італія та Франція, Іспанія і Португалія) гілки.

Між ними існує чимало проміжних варіантів.

Згідно з *типологічною* концепцією, раси становлять собою *елементарну біологічну одиницю* людства, яке поділяється на чотири основні расові типи: монголоїдний, негроїдний, європеїдний та австралоїдний.

З наукової точки зору, це старий погляд на антропологічний склад людства, який суперечить сучасним генетичним дослідженням. Зокрема, типологічна концепція нехтує той факт, що раси – це *відкриті* генетичні системи і внаслідок змішання (метисації) все більше поширюються змішані за походженням популяції. Тому прихильникам цієї концепції довелося виділити понад 30 малих і перехідних рас, наприклад, ханти і мансі становлять собою перехідний варіант між європеоїдами та монголоїдами, ефіопи – між європеоїдами і негроїдами тощо.

Найбільше процес змішання проявляється у таких регіонах: Судан, Передня Індія, Індокитай, Індонезія, Середня Азія, Західний Сибір, Алтай, південні штати Північної Америки, Центральна та Південна Америка.

Усвідомлення великої ролі змішання в расоутворенні та суттєве розширення діапазону антропологічних досліджень зумовило те, що у 50-х роках ХХ ст. сталися якісні зміни у поглядах на динамічність людських рас. Виникла нова концепція розуміння біологічної структури людства, яка одержала назву популяційної.

Згідно з нею, *ПОПУЛЯЦІЯ* – елементарна одиниця біологічного складу людства, котра становить собою групу споріднених осіб, що проживають на певній території, мають свої мовні та соціальні особливості й відокремлені від інших популяцій генетичними бар'єрами різної щільності.

Ця концепція була офіційно прийнята резолюціями нарад експертів ЕНЕСКО з расової проблеми, які проходили у 1964 р. у Москві й у 1967 р. – в Парижі. Вона підтримується переважною більшістю антропологів.

Таким чином, усе сучасне людство належить до єдиного поліморфного виду *Homo sapiens*. Ця єдність базується на спільності походження і соціально-психічного розвитку, необмеженій здатності до схрещування, практично однакового рівні загального фізичного і розумового розвитку представників різних рас.

Загальна картина сапієнтації виглядає як *нерівномірна мозаїчна еволюція* різних груп палеоантропів. Вона супроводжувалася *змішанням і потоками генів* між популяціями. Це уповільнювало дивергенцію і зумовлювало розвиток *за сіткоподібним типом*.

Одночасно на території нашої планети існували різні морфологічні та культурологічні варіанти гомінідів, пристосованих до тих чи інших умов довкілля. При цьому швидкість змін будови тіла не збігалася з темпами молекулярної еволюції. В різних колективах роль праці та соціальний

устрій були неоднаковими. Не було чіткої відповідності між морфологічною організацією та культурою. За такої ситуації практично неможливо визначити *конкретних* предків, що є додатковим підтвердженням системності розвитку будь-якого виду, в тому числі й такого унікального як *Homo sapiens*. Відновлення його минулого проводилося численними методами, що дозволило скласти цілком прийнятну картину еволюційних перетворень вузьконосих приматів на гоміноїдів, а потім – на гомінідів.

7.9. Австралопітеки та олдувайська культура

Остання епоха неогену третинного періоду (пліоцен) пов'язана з існуванням групи приматів, названої австралопітеками, тобто південними мавпами. Віднайдено понад 500 викопних решток цих істот у Південній і Східній Африці, в інших районах Старого Світу. У 1990-ті роки в Ефіопії були знайдені рештки нової форми: *Ardipithecus ramidus*, якого вважають можливим прабатьком австралопітеків. Ці істоти вели наземний спосіб життя, а за формою зубів наближалися до бонобо (карликовий шимпанзе). Вони вже почали засвоювати біпедію і заселяли область Південно-Африканського рифту (від Червоного моря до півдня Африканського материка). Значні розміри ареалу австралопітеків свідчать про наявність у них досить великої різноманітності варіантів анатомічної будови, які можна згрупувати у п'ять видів, котрі розвивались як у гомінідному, так і в погідному напрямках.

Поява австралопітеків приблизно 4 – 5 млн. років тому (за іншими даними, це сталося дещо давніше: 6 – 4 млн. років тому) і подальша їх еволюція пов'язані зі змінами *ГЕОЛОГО-КЛІМАТИЧНИХ УМОВ*. Так, у пізньому міоцені спостерігалось зрушення пластів земної кори. Воно зруйнувало сформовану в ранньому третинному періоді систему внутрішніх водних басейнів. Почала складатися сучасна гідрологічна система. Уздовж лінії Великого рифтового розламу і в деяких інших геологічно нестабільних частинах континенту активувалася вулканічна діяльність, змінювався рельєф місцевості. Завершальна стадія цих процесів збіглася зі значним зниженням температури в Європі на початку плейстоцену. У пізньому третинному періоді відбулося скупчення пісків Калахарі, а на місці вологих тропічних лісів поширювалася посухостійка ксерофітна рослинність.

Ці події відіграли велику роль у прискоренні еволюції гомінідів 9 – 6 млн. років тому, коли почав складатися морфологічний тип австралопітеків.

Морфологічні особливості австралопітеків

Викопні рештки рамапітеків і австралопітеків дуже подібні між собою. Основні відмінності полягають у появі в австралопітеків *БПЕДІІ* і розвитку протиставлення великого пальця руки. Загалом ці примати відзначалися великою морфологічною різноманітністю. У ранніх австралопітеків тіло було вкрите волоссям, яке з часом зникло, але натомість з'явилися потові залози. Загалом австралопітеки були представлені багатьма формами: від тих, що зберігали типово біологічний комплекс адаптацій до середовища (гігантопитек, австралопітеки Південно-Східної Азії тощо), до тих, які виживали завдяки використанню предметів і знарядь (Південна Африка та інші регіони). Поширеними були й інші форми, котрі мешкали як в Азії, так і в Африці. Таким чином, на еволюційній арені одночасно боролися за існування різноманітні істоти і саме життя перевіряло надійність функціонування тих адаптацій, що в них формувалися. У першому наближенні за морфологічними ознаками австралопітеків можна поділити на дві великі групи: масивні та грацильні.

АВСТРАЛОПІТЕКИ МАСИВНІ (ПАРАНТРОПИ) становили собою еволюційно молодшу групу (2,5 – 1,5 млн. р.) і були представлені такими видами як *A. robustus* (кремезний, міцний) та *A. boisei* (зінджантроп). Еволюція цієї групи австралопітеків пов'язана із силовою спеціалізацією. Парантропи були вищими від грацильних австралопітеків і досягали 160 см, маса тіла становила близько 60 – 70 кг. У них був низький лоб, чітко вирізнялися виступи та гребені на черепі (прикріплювалися жувальні м'язи), обличчя було крупним і широким, дуже великі корінні зуби та редуковані різці з іклами, череп різко звужувався у скроневої області, ніс плоский і широкий ("мавпячий") тощо.

За типом живлення вони були рослиноїдними, що й стало однією з причин їх вимирання. Але розвиток пристосувань за рахунок нарощування м'язів виявився неефективним і група масивних австралопітеків вимерла близько 1 млн. років тому, виявившись сліпою гілкою еволюції.

ГРАЦИЛЬНІ (КЛАСИЧНІ) АВСТРАЛОПІТЕКИ були представлені австралопітеком африканським (3 – 2,5 млн. р. тому), який включив до свого складу більш ранній вид *A. афарський* (4,9 – 3,0 млн. р. тому), які вимерли

близько 850 тис. років тому. Зріст цих гомінідів складав 105 – 110 см, а маса тіла коливалася від 12 – 15 до 36 – 37 кг (для порівняння: шестирічна дитина важить близько 35 кг). Об'єм головного мозку складав близько 500 см³ (для порівняння: у шимпанзе – 345, а у горили – 420 см³) із тенденцією до зростання. До *примітивних* рис черепа цих істот можна віднести низький лоб, великий надочний валик, обличчя, що виступає вперед, плоский і широкий ніс, скошене підборіддя. *Прогресивними* рисами будови черепа можна вважати відносно зменшений лицьовий відділ, більший мозковий відділ, параболічну зубну дугу, редуковані ікла, "узор дріопітека" на нижніх молярах.

За типом харчування грацильні австралопітеки були всеїдними. Зміна способу живлення була пов'язана з тим, що в умовах савани значно розширилися джерела одержання тваринного білка і різко обмежувалося споживання фруктів. Це всіляко сприяло розвитку характерної для приматів схильності до полювання. Перші гомініди були стервоїдні: поширеним було підбирання залишків трапези після традиційних хижаків відкритих просторів. Із часом вони навчилися активно добувати собі м'ясну їжу. Полювали в основному на тварин дрібних та середніх розмірів. М'ясо вживали сирим. У жертв найчастіше виявлялися зламаними кістки черепа в лівій скроневій ділянці, тобто мисливці наносили удар правою кінцівкою. Це дозволяє припустити, що більшість класичних австралопітеків була праворукою. Цю групу австралопітеків вважають безпосередніми предками людей.

Для австралопітеків важливим адаптивним досягненням виявилася двоногість і зумовлене нею *ПРЯМОХОДІННЯ*. Виникнення саме такої, а не будь-якої іншої, локомоції можна пояснити кількома причинами: перехід до життя у саванах (відкрита місцевість), носіння в руках предметів, демонстрації, біоенергетичні переваги тощо.

Піднімання на задні кінцівки для оглядання більшої території є поширеним біологічним пристосуванням. Воно властиве усім ссавцям, але особливо – тим, що живуть на відкритих просторах. Збільшення зросту (за рахунок біпедії) від 0,5 до 1,5 м дозволяє розширити огляд місцевості до 4 – 5 км. Це досить суттєва перевага, особливо коли згадати, що близько 90 % інформації про зовнішній світ людини одержує від органів зору. Завдяки цьому прямоходіння вникало неодноразово у різних лінійх гомінідів, тобто біологічний комплекс морфологічних ознак, необхідний для біпедії, міг сформуватися внаслідок мутацій як преадаптація.

Остаточне формування біпедії потребувало суттєвих змін у будові тазового пояса. До них можна віднести розширення клубової кістки, ствердіння її передньої частини, зміщення і зближення крижово-клубових і тазово-стегнових зчленувань, розвиток відповідного м'язового апарату, завдяки якому двонога хода людини потребує значно менше енергії, ніж у приматів.

Відсутність подібних структур в інших приматів спонукає їх пересуватися на двох ногах швидко, зігнувши тулуб уперед. Двонога хода австралопітеків також іще не була досконалою. Про це, зокрема, свідчить наявність у них таких ознак: не повністю розвинений механізм стабілізації тіла під час пересування; недосконала передача ваги тіла на нижні кінцівки; можливе неповне розгинання тазостегнового суглоба; певна зігнутість колінного суглоба; дещо відведений великий палець стопи; неповністю сформоване її склепіння; відносно короткі ноги тощо. Порівняно з тим, як пересуваються інші тварини, біпедія виглядає складним акробатичним номером: це безперервне балансування, яке потребує по чергового скорочення і розслаблення м'язів стопи, гомілки, стегна і спини відповідно до синхронних сигналів спинного і головного мозку. Таке пристосування дорого обійшлося людям: важкі пологи, радикуліт тощо.

Багато тварин можуть епізодично пересуватися на двох кінцівках, але тільки люди – *постійно*. Біпедія не давала значних переваг у швидкості, зате забезпечувала колосальну витривалість і універсальність гомінідів, зокрема, людина може загнати оленя (у зебри настає колапс після 800 м бігу); в розрахунку на 1 кг ваги – нести більше за осла; бігти зі швидкістю 25 км/год., а на короткі відстані – понад 35 км/год.; стрибати в довжину більше ніж на 8 м; пройти за день понад 75 км; перепливати річки й підніматися в гори тощо. Для людей практично не залишилося недоступних місць на земній кулі.

Значною мірою це відбулося завдяки прямоходінню, яке сформувалося близько 3 млн. років тому. Про це, наприклад, свідчить подібність тазових кісток австралопітеків з людськими; більш середнє положення великого потиличного отвору; відбитки ніг, знайдені у скам'янілому вулканічному попелі, які вказують, що істоти, котрі жили в той час, пересувалися на двох ногах.

Системність морфологічних перебудов австралопітеків зумовила те, що у них сформувався увесь комплекс ознак, необхідний для переходу до трудової діяльності. Але подібний стрибок у розвитку мав су-

проводжуватися тонкими і складними перетвореннями відповідних структур головного мозку.

Австралопітеки відзначалися вже добре розвиненими півкулями головного мозку, у них збільшилися сенсорні відділи переднього мозку, з'явилися фронтальні борозни та звивини, відбулася подальша еволюція неокортексу, яка із часом викликала появу у *пітекантропів* кіркових *полів третинного аналізу*. Подібні перетворення свідчать про формування нового, людського типу мозку. Але головний мозок прегомінідів, незважаючи на певні специфічні властивості, відзначався багатьма *спільними рисами будови*, які мали понгідний характер, тобто були характерними як для мавп, так і для австралопітеків. До них належали: невеликі абсолютні розміри мозку; малі лобні частки, які щільно поєднувалися зі скроневою зоною, що мала мавпячий тип будови; сферичність поверхні всіх часток мозку без зон інтенсивного росту; відносно велика потилична і дуже мала нижньотім'яна частки; кора мозку складалася із ядерних і розсіяних зон аналізаторів, які дозволяли здійснювати тільки два із трьох вищих етапів переробки імпульсів, а саме: для австралопітеків була притаманною обробка інформації лише на рівні чуттєвих образів і простих уявлень.

Таке мислення ще не вийшло за межі елементарних конкретно-чуттєвих форм і не могло відобразити причинні зв'язки предметів і явищ. Але навіть без таких властивостей австралопітеки були здатними збагачувати своє світосприйняття за рахунок особливої діяльності, зумовленої систематичним використанням різних предметів. Це потребувало вельми розвинутої здібності до складного аналізу ситуації, особливо із просторово-часовими співвідношеннями.

Виживання австралопітеків більшою мірою, ніж у сучасних мавп, залежало від досвіду та здатності вирізняти корисні, найбільш доцільні ознаки безлічі предметів, розташованих навколо. У здійсненні такої діяльності особливу роль відігравала не тільки можливість аналізу окремих властивостей предметів (розмір, вага, гострота, зручна форма тощо), скільки швидка і точна *оцінка усього набору необхідних якостей в одному об'єкті*. Для подібного мислення потрібна інтеграція чуттєвих образів, переробка необхідних імпульсів у асоціативних зонах (або зонах розсіяних елементів) і відтворення цих уявлень у відповідній ситуації з пам'яті.

Розвиток головного мозку, вдосконалення його функціональних можливостей і відповідних психічних процесів забезпечували можливість

систематичного й адекватного використання природних предметів. Складався адаптивний системокомплекс, який відігравав провідну роль при полюванні та захисті від ворогів. Досвід, що набувався при цьому, ставав тією силою, котра у поєднанні із суспільною згуртованістю значною мірою забезпечувала виживання прегомінідів.

Соціальна організація австралопітеків

Реставрація способу життя австралопітеків – досить складне завдання, оскільки практично не залишилося матеріальних свідчень про поведінку цих істот в угрупованнях. Тому уявлення про їх внутрішньовидові взаємовідносини базуються, в основному, на непрямих даних.

Жили австралопітеки невеликими ізольованими популяціями мінливого складу, що вели бродячий спосіб життя, мігруючи територією Африки, Європи та Азії. У пізніх форм австралопітеків виявлені й базові стоянки, в основному біля води. Перехід до більш осілого способу життя міг бути пов'язаним із зростанням тривалості періоду дитинства і ролі навчання у виживанні молоді, яка значно довший час залишалася несаможиттєвою і залежною від дорослих (близько 5 – 6 років).

Угруповання австралопітеків, вочевидь, складалося з трьох – чотирьох самців, самиць та малечі. Жінки з дітьми збирали рослинну їжу й переносили її на стоянку на шматках кори або шкурах. Чоловіки і бездітні жінки займалися загінним полюванням на малих та середніх за розмірами тварин (молоді антилопи, свині тощо), не гребували й залишками трапези після інших тварин або їх рештками. На стоянку приносили вже оброблену здобич і розподіляли їжу.

Олдувайська культура

Пізні форми австралопітеків, що жили 1,5 – 2 млн. років тому в плейстоцені четвертинного періоду кайнозойської ери, були представлені *зінджантропами* (іноді їх називають *бойсовими австралопітеками*) і *презінджантропами*.

Природне середовище того часу було подібним до сучасної екосистеми долини Серенгеті в Танзанії (Східна Африка): переважали степи з острівками зелені на узбережжях мілких озер із солонуватою водою. Для виживання в таких умовах необхідна висока пластичність морфологічного типу і поведінки, що і спричинило розвиток *ГАЛЬКОВОЇ* або *ОЛДУВАЙСЬКОЇ КУЛЬТУРИ*. Цей термін застосовують щодо вілафранкських

комплексів із Південної і Східної Африки. Аналогічні знахідки на інших територіях одержали назву *ПРЕ-АШЕЛЬ*.

Подібність цих культур зумовлюється спільними функціональними завданнями, які виконувалися за допомогою відповідних знарядь (*артефактів*). Терміном артефакти об'єднують будь які предмети штучного походження: від лат. – *arte* (штучний) і *factum* (зроблений). Висновок про здатність австралопітеків до їх виготовлення робили на підставі того, що деякі примітивно оброблені камені знаходили поряд із кістковими рештками відразу декількох представників цих прегомінідів.

Спочатку припускали, що такі знаряддя були виготовлені зинджантропом, який є більш пізньою формою (*жили приблизно 1,7 млн. років тому*). Проте невеликий розмір їх головного мозку і низка інших ознак робили це твердження сумнівним. Пізніше були виявлені кісткові залишки більш прогресивних істот – *презінджантропів*, які жили близько 2 млн. років тому. Вивчення цієї знахідки привело до висновку, що саме цей прегомінід міг бути одним із творців олдувайської культури. Артефакти віднайдено і поряд з деякими іншими представниками австралопітеків: парантропів, грацильних австралопітеків, бойсових та інших. За ознакою наявності трудової діяльності групу *із кількох видів австралопітеків* об'єднали в одну і назвали *ЛЮДИНА ВМІЛА* або *НОМО НАВІЛІС*. Морфологічно хабіліси суттєво не відрізнялися від інших австралопітеків. Вони мали зріст близько 120–130 см і масу 30–40 кг, зуби у них були більшими, ніж у сучасної людини, але меншими, ніж в інших австралопітеків. Кисть гнучкістю пальців була подібна до такої у мавп, що пересувалися, спираючись на руки. Наявність добре розвинених подушечок пальців свідчить про прогресивний розвиток дотикового апарату, що дозволяло виробляти хоч і примітивні, але усе ж таки *знаряддя* праці. З цією метою використовувалося головним чином силове охоплення каменя (жменю), але могло бути і точне охоплення каменя, яке дозволяло виготовляти більш досконалі знаряддя.

На двох ногах хабіліс пересувався ще досить швидко (як і більшість приматів), але вже міг і ходити *кроком*. Ця властивість пов'язана з тим, що перший палець стопи у них уже не був відставленим убік. Об'єм головного мозку цих істот наближався до 700 см³, але його морфологія суттєво не відрізнялася від структури мозку інших прегомінідів. Добре сформованими були ділянки, пов'язані із загальною чутливістю (*верхньотім'яна і прецентральна*), а також зони стереогнозу і ручної рецепції.

Вони стали основою для виникнення більш високого рівня функціонування головного мозку і зробили можливим подальше виникнення абстрактного мислення і складної трудової діяльності. Хабіліси виготовляли декілька типів знарядь, які за формою поділяються на *чопери* або *ударники* – основний тип. Вони становили собою гальку розміром 7 – 10 см із декількома сколами робочої поверхні й природним опуклим торцем, який замінював рукоятку; *уніфаси* й *біфаси* мали один – два сколи робочої поверхні; *клівери* – подібні до сокири; *сфероїди* – кулеподібні; *поліедри* – гранчасті; *допінги* – знаряддя, оббиті з обох боків із загостреним краєм; *скребки* – із відщепів.

Для виготовлення знарядь у хабілісів ще не існувало певних норм. Кожен винаходив власний спосіб обробки каменю методом спроб і помилок. У тих місцях, де гальки було мало, для виготовлення знарядь використовували шматки лави або кварцу. Знаряддя олдувайської культури було інвентарем, за допомогою якого хабіліси забезпечували себе різноманітною рослинною та тваринною їжею.

Засвоєння навичок трудової діяльності зумовило порівняно високу швидкість еволюції пізніх австралопітеків. Внаслідок цього наступний перехід до *Homo erectus* здійснювався вже майже винятково за рахунок розвитку матеріальної культури і приведення в дію механізму зворотних зв'язків між фізіологічним і культурним розвитком. Природний добір почав сприяти все ефективнішому виготовленню знарядь праці, умінню пригасити агресивність і здатності до колективних дій, тому що тільки такі соціальні ознаки забезпечували виживання.

7.10. Архантропи й ашельська культура

Найдавніші рештки архантропів (найдавніші люди, людина вміла, *Homo erectus*) нараховують близько 1,5 млн., а найбільше поширення цієї групи відбулося 700 – 300 тис. років тому і збігається у часі з великими материковими зледеніннями. Розрізняють чотири послідовні льодовикові епохи, назви яких походять від річок у Швейцарії: Гюнц, Міндель, Ріс і Вюрм. Під час наступу льодовиків під кригою опинялося до 30 % поверхні Землі, а в прилеглих до них зонах утворювалися заболочені рівнини і тундри.

У помірних широтах Європи та Азії того часу з'являються арктичні тварини (мамонти, волохаті носороги, печерні ведмеді тощо). Натомість

у тропічних широтах Африки та Азії клімат ставав усе посушливішим і поширювалися савани.

Гомініди мали вирішувати численні екологічні проблеми за допомогою інноваційних і адекватних засобів виживання. Атрактором, який притягував до себе відповідні перебудови, слугувала трудова діяльність і соціальна організація, оскільки це були майже єдині суттєві переваги найдавніших людей порівняно з іншими конкуруючими видами в тогочасних екосистемах. Завдяки їм архантропи продовжували розширювати свій ареал. Вони населяли Східну півкулю і були представлені пітекантропами, синантропами, гейдельберзькою та давньоугорською людиною (будували землянки), атлантропами та іншими викопними формами, що входили до складу одного поліморфного виду.

Синантропи жили в Китаї 500 – 400 тис. років тому і мали об'єм головного мозку 880 – 1 220 см³. Перші знайдені рештки цих істот зникли під час Другої світової війни, коли їх переправляли до США, але у 1958 р. розкопки відновилися. Було знайдено численні рештки синантропів, в тому числі й найдавніші, до яких належить синантроп із Центрального Китаю (1,15 млн. р.) та синантроп із Південно-Західного Китаю (1,8 – 1,6 млн. р.). Їхні знаряддя нагадують знахідки з енісейсько-байкальського району Центрального Сибіру. В 1991 р. у Південній Грузії були віднайдені стоянки архантропів віком 1,8 млн. років, тобто *Homo erectus* міг сформуватися в Азії, а вже звідти емігрувати до Африки. Північно-Східну Азію приблизно 1,7 – 0,5 млн. років тому заселяли *яванські пітекантропи*, що мали мозок об'ємом 750 – 975 см³. У Східній Африці жили *олдувайські пітекантропи* з об'ємом головного мозку близько 1 000 см³. Північно-Західну Африку населяли *атлантропи* (360 – 115 тис. р. тому, ГМ \approx 1 300 см³). У Європі окремі групи людей з'явилися близько 1,5 млн. років тому, а її масове заселення відбувалося 450 – 200 тис. років тому в напрямку від півдня до центру і далі на схід. Рештки архантропів, знайдені в Японії, налічують 600 тис. років.

Така поширеність архантропів доводить, що *людина вміла* досить інтенсивно засвоювала різні регіони Землі. Навички до трудової діяльності та вдосконалення соціальності виявилися універсальними адаптаціями.

Морфологічні особливості архантропів

Узагальнений морфологічний тип: зріст 150 – 170 см; маса від 40 до 73 кг; кістяк несуттєво відрізнявся від скелета сучасної людини; сильно

розвинені надбрівні валики і потилична частина голови; справжній підборідний виступ відсутній; череп масивний, у скроневій частині сильно звужений (ця ознака характерна для шимпанзе), на ньому виділялися шви (з'єднання черепних кісток) та гребені, до яких кріпилися сильні жувальні м'язи; щелепи масивні, зуби великі; чоло низьке; ніс плоский; обличчя прогнатне (тобто виступає вперед); об'єм головного мозку складав $775 - 1\,215\text{ см}^3$. Висока мінливість цієї ознаки свідчить про те, що відбувалися інтенсивні перебудови мозку і виникали різні варіанти його будови.

Для розуміння еволюційного значення подібних процесів в антропогенезі треба враховувати деякі загальні принципи самоорганізації складних систем. А саме, будь-яка структура, що складається з декількох компонентів з елементами невизначеності, внаслідок накопичення випадкових відхилень від стаціонарного стану (*гомеостазу*) неминуче опиниться в ситуації, коли вона вже не зможе зберігати попередню організацію. Починається пошук нових форм достатньо сталої будови чи функції. Це провокує зростання мінливості й утворення найрізноманітніших систем. Їх досконалість перевіряється зовнішнім середовищем: залишаються тільки ті варіанти організації, які забезпечують доцільність структури і функції, що підвищує виживання особин. Інші форми гинуть протягом більш або менш тривалого часу. Особини, що залишаються, отримують перевагу в розмноженні та заселенні різних екологічних ніш. Висока швидкість еволюції зберігається лише певний проміжок часу, доки система не досягне рівноваги. Потім певний час зберігається стабільність структури і функції системи, коли вона може існувати без суттєвих перетворень. Але накопичення нових відхилень від гомеостазу через статистичний характер переважної більшості природних процесів знову виведе систему зі стану рівноваги. Розпочнеться новий виток пошуку оптимальних варіантів структури і функції у зміненних умовах довкілля.

Загальна схема виглядає так: будь-яка природна система має мінливу компоненту, а зовнішні умови привносять до неї додаткову нестабільність. Це спричинює пошук нових адаптацій. На фоні природної різноманітності (гетерогенності) особин у популяції виживають тільки ті, що випадково відзначаються тими чи іншими пристосувальними властивостями, саме вони одержують і перевагу в розмноженні, тому ці пристосування починають поширюватися у популяції, але діють лише до тих пір, доки умови середовища залишаються приблизно постійними (*таки-*

ми, до яких ці організми пристосовані). Діапазон мінливості такої популяції буде іншим, але її певний рівень обов'язково зберігається. Чергові зміни умов довкілля спричинюють новий цикл пошуку оптимальних варіантів збереження гомеостазу. Ситуація повторюється, але вже на новому витку розвитку.

Такий перебіг подій багаторазово повторювався й під час антропогенезу, забезпечуючи формування оптимальної структури головного мозку, яка реалізувалася у все більш пластичному психічному відображенні та відповідній гнучкій поведінці. Це і призводило до високої конкурентної здатності гомінідів. Їх еволюція із самого початку спрямовувалася не на збільшення розмірів головного мозку, а на *розвиток якісно іншої системи зв'язків між окремими нейронами й ланками* головного мозку.

На *ендокрані* (відбиток внутрішньої поверхні черепа) архантропів спостерігаються такі зміни:

- виділяється асиметрія борозен головного мозку.
- У лівій півкулі лобна частка має більш виражений гомінідний характер, що може бути пов'язаним із праворукістю найдавніших людей. Між скроневою та лобною частками мозку з'являється досить довга і широка щілина.
- Змінюється лобний край, надто його задня частина, де формується латеральний бугор, який відповідає *центру Брока*.
- Розрізняється більше випинань осередків інтенсивного росту нижньотім'яної, верхньоскроневої та нижньолобної ділянок. Тут містяться *зони третинного кіркового аналізу* узагальнених абстрактних сигналів, які вже були попередньо оброблені в зонах первинного (центральні ядра аналізаторів, безпосередня сенсорна рецепція) і вторинного (периферійна зона аналізу, початковий етап синтезу інформації від різних рецепторних зон) кіркового аналізу.
- Особливе значення для ефективного протікання цих процесів має *нижньотім'яна підобласть*. У сучасної людини вона інтегрує слухову, зорову і тактильну рецепцію. На цій основі здійснюється *стереогноз*, установлюються зв'язки між окремими подіями та явищами, відбувається розуміння чужого і власного мовлення, стають можливими письмо і рахування. Нижньотім'яна підобласть, як правило, не має безпосередніх контактів з аналізаторами. Вона одержує інформацію з інших кіркових зон через спеціальні ядра зорового бутра проміжного мозку.

Завдяки складним зв'язкам і переключенням між відповідними нервовими структурами здійснюється узагальнення інформації і вироблення комплексного, абстрагованого сигналу, який спрямовується у філогенетично нові зони кори (39 і 40). Аналогічні поля є у *людиноподібних мавп*, але їх площа набагато менша, а диференціація на підполя значно слабша, асоціативні волокна ще не розвинені, відрізняється й цитоархітектоніка.

Завдяки цьому мавпи, навіть такі кмітливі як шимпанзе, не можуть *до початку* певної діяльності встановити зв'язки між різними предметами та явищами, не мають уявлення про доцільну форму.

Будова головного мозку архантропів дозволяла їм при виготовленні знарядь ще *заздалегідь* узагальнити інформацію від рецепторів руки та ока, відчуття вагу, форму, розмір, рельєф, колір та інші властивості каменя, його просторові співвідношення із власним організмом. Ці первинні відомості відносно предмета праці з початком його обробки доповнювалися руховими імпульсами, пов'язаними з установленням просторово-часових співвідношень, розрахунком послідовності ударів, їх цілеспрямованості й розміру силових зусиль.

Системний взаємозумовлений розвиток головного мозку і трудової діяльності неминує сприяти формуванню більш досконалої *комунікації*. Але спинний мозок архантропів був набагато тоншим, ніж у сучасної людини (товстіші кістки) і через нього не могла проходити достатня кількість нервів, яка була б здатною контролювати дрібні та точні рухи грудної клітки, без яких складне виразне мовлення стає неможливим. Та все ж, у архантропів прискореними темпами розвивалися ті зони головного мозку, що відповідають за мовлення (зони Верніке і Брока). *Зона Верніке*, розташована у скронево-тім'яній підобласті лівої півкулі, в антропогенезі виникла раніше. Вона контролює *розуміння мови*. Її дефекти викликають сенсорну афазію, тобто втрату здатності розуміти чужу мову. *Зона Брока* сформувалася дещо пізніше. Вона розташована в задній частині лобної частки (скронево-лобна підобласть) лівої півкулі і контролює мовну діяльність. Це центр моторики, рухових образів слова, який відповідає за правильну артикуляцію в момент вимовляння слів. При її ушкодженні розвивається моторна афазія, тобто втрачається здатність говорити. Обидві ці зони в сучасної людини формуються в онтогенезі досить пізно, близько 17 – 20 тижнів внутрішньоутробного життя.

Вдосконалення морфологічної структури головного мозку архантропів супроводжувалося її стандартизацією, тобто мінливістю за цією озна-

кою ставала усе меншою. Паралельно відбувалася в стабілізація поведінки. Трохи збільшилась і тривалість життя, хоча 68 % населення ще не доживало до 14 років.

Спосіб життя архантропів

Соціальні відносини в угрупованнях пітекантропів і розвиток відповідної культури значною мірою зумовлювалися кліматичними умовами, які були досить жорсткими. Для часу існування архантропів характерний льодовиковий період (Гюнцьке та Міндельське зледеніння) із відносно короткими міжльодовиковими стадіями, коли відбувалося потепління (морозів не було приблизно один місяць на рік). Такий температурний режим примушував архантропів активно шукати схованки (печери) і будувати примітивне житло.

У лісових зонах стоянки *H. erectus* ще були відсутніми, а оселялися вони головним чином біля води у саванах. Подібні території багаті пасовищами і тут завжди скупчуються великі трав'яні тварини (бізони, кабани, олені, косулі, коні тощо). Таке товариство сприяло зміні типу харчування: м'ясо міцно ввійшло в раціон архантропів у вигляді мисливської здобичі. В цьому відношенні вони досить успішно конкурували з такими великими хижаками як шаблезубі тигри, ведмеді, вовки, але нерідко й самі ставали їх здобиччю.

Полювання мало колективний характер і було більш організованим, що давало можливість полювати навіть на великих тварин: на африканських стоянках виявлені рештки гігантських бабуїнів (павіанів), а в Іспанії – слонів. Загальна кількість видів тварин, які були об'єктами мисливської активності архантропів, досягала 70. Не виключається можливість використання рогів копитних тварин як зброї.

Стійбища мали діаметр 30 – 300 м² залежно від кількості людей, які їх заселяли (35 – 40 або 75 – 90 осіб). Більше число осіб в угрупованнях є малоімовірним, тому що через дуже слабо розвинену систему господарювання для прогодування однієї людини була необхідна площа близько 25 км². Збиральництво у тропіках та субтропіках забезпечувало 80 % раціону, а у помірному кліматі – 20 – 40 %, тобто тут основну їжу люди мали добувати полюванням.

Широка розповсюдженість кулінарної обробки їжі маловірогідна, оскільки *сліди вогню* виявлені тільки на декількох стоянках початку середнього плейстоцену в Азії (синантропи: потужні шари золи до 6 – 7 м), Єв-

ропі (в центрі хатинок будували ями діаметром 30 – 40 см, які вимощували галькою і оточували кам'яною огорожею) та Північній Африці. Але навіть такі примітивні зміни харчової поведінки супроводжувалися вкороченням тонкого кишечника, ослабленням жувального апарату і лицьового відділу черепа, видозміною зубів. Корелятивно тоншими ставали і стінки черепа. Новий склад їжі позитивно позначався й на розвитку головного мозку: багато важливих нейромедіаторів є похідними амінокислот, з яких складаються білки.

Популяції архантропів еволюціонували з різною швидкістю залежно від рівня пристосованості й матеріальної культури, котра розвивалася паралельно з формуванням більш досконалого головного мозку і психічного відображення.

Культура архантропів

Культура архантропів включає два часові зрізи: *шельський* (1,5 млн. – 400 тис. років тому) і *ашельський* (400 – 150 тис. років тому). Кожен із них тривав приблизно 200 тис. років. Близько 1 мільйона років тому (до початку середнього плейстоцену) гомініди, котрі виробляли кам'яні знаряддя, поширилися не тільки на Африканському континенті, а й у Південній Європі та Азії (до Індонезії та Китаю). Сама несхожість зазначених регіонів припускає високу здатність цих гомінідів до екологічної адаптації за допомогою виготовлення все досконаліших знарядь. Результатом такого специфічного пристосування до середовища стало не тільки відхилення від біології виду, а й суттєве зростання різноманітності кам'яних знарядь.

Для археологічної традиції типу *ШЕЛЬ* були характерними ще досить примітивні знаряддя з малим числом сколів. Це зумовлено застосуванням грубого кам'яного молота або дерев'яного ковадла. Знаряддя, що були представлені в основному кам'яними рубилами, кліверами, скреблами, свердлами, розповсюдилися аж до 50-ї паралелі, а носії цієї культури розселилися в багатьох районах Старого Світу, включаючи Європу. Використовували й необроблене каміння – манупорти. Пізніше при виготовленні *рубил* уже застосовувалися нова техніка. Вона полягала в тому, що кам'яні нуклеуси (камені відповідної форми і якості, з яких виготовляли знаряддя) розколювали, одержуючи великі відщепи, тобто виготовлення знарядь базувалося на *розділенні цілого на частини* (аналіз), а не на створенні виробу із окремих компонентів (синтез). Подібний підхід до

маніпулювання предметами типовий для мавп, які вивчають властивості тих чи інших об'єктів зовнішнього середовища, головним чином, за допомогою обмацування та розламування ("ручне мислення" приматів).

В архантропів при виготовленні знарядь *рука* також відігравала велику роль. Вона дозволяла не тільки відчутти масу, форму, температуру каменю, силу нанесення удару, а й була провідним аналізатором під час вибору матеріалу для виготовлення знаряддя, давала змогу розрахувати напрям кожного удару. Зросла й точність удару, внаслідок чого поширилися знаряддя з відщепів, що були сильно ретушовані.

Суттєвими ознаками шельських знарядь була наявність ріжучого краю в поєднанні з оптимальною вагою, котра посилювала необхідні властивості цих кам'яних виробів. Експериментальні дослідження технології виготовлення рубил дозволили встановити, що сколи на кремнієвому нуклеусі виходять кращими, якщо беруть вологий шматок каменю безпосередньо із породи. Після кожного удару необхідно робити перерву для того, щоб знайти нову точку удару, котрий необхідно завдавати тільки по самому краю нуклеуса і тільки у відповідному місці. Це досить складна процедура, яка потребує не тільки старанного вивчення зовнішнього вигляду знаряддя, а і ретельного обмацування рукою рельєфу каменю. Тільки після докладного аналізу рецепції руки можна остаточно визначити напрям наступного удару, оскільки найменша помилка призводить до того, що нуклеус розщеплюється навпіл або розтріскується, і вся попередня робота виявляється марною.

Таким чином, рука в архантропа брала безпосередню участь у процесах пізнання властивостей предметів. Це означає існування тісного зв'язку трудової діяльності з тими відділами головного мозку, де розташовувалися кіркові кінці аналізаторів руки. Оскільки виживання архантропів суттєво залежало від уміння виготовляти і використовувати знаряддя, то особини, що мали будову мозку, котра дозволяла їм ефективніше здійснювати трудову діяльність, виявлялися набагато краще пристосованими, довше жили, мали більше шансів залишити нащадків і передати їм відповідні адаптивні ознаки, перш за все – прогресивну структуру мозку.

Внаслідок цього в антропогенезі еволюція головного мозку і психічного відображення, трудова діяльність і соціогенез, проблема виживання як окремих індивідів, так і їх угруповань, виявляються настільки міцно з'єднаними, що утворюється складна система надвидового рівня,

своєрідний адаптивний комплекс, у якому жодна з частин не могла існувати без відповідного розвитку іншої. Так, саме з початком виготовлення знарядь спостерігаються зміни в загальних пропорціях головного мозку та відзначається нерівномірність розвитку його окремих ділянок. Водночас відповідне вдосконалення психічного відображення було необхідним і для подальшого формування трудової діяльності, для вибору каменя з певними властивостями, котрі б задовольняли функціональні особливості майбутніх знарядь.

Матеріалом для виготовлення рубил найчастіше слугували жорсткі скельні породи (кварцит, уламки лави). Ці знаряддя широко використовувалися для відрубування гілок, обробки здобичі, пробивання отворів у шкурах забитих тварин тощо. Для виробництва невеликих знарядь з відщепів звичайно вибирали дрібнозернисті гірські породи (кварц, сланець). Вони забезпечували гострий ріжучий край і легше піддавалися ретуші, тобто тонкій обробці. Це властиво й для виготовлення скребкових знарядь.

АШЕЛЬСЬКІ стоянки, які належать вже до середнього плейстоцену (400 – 150 тис. р. тому), відзначаються тим, що знайдені артефакти загалом відповідають шельським знаряддям, але мають менші розміри і є більш досконало обробленими (значно зросла кількість ретушованих виробів). Застосовується *техніка м'якого удару* – замість кам'яного використовується відбійник із твердих порід дерева або кісток, завдяки чому відколювалися довші й тонші відщепи. Знаряддя мали правильнішу форму, але для їх виробництва потребувалося значно більше праці та вміння. Це були перші вироби, котрі відповідали певним стандартам і виготовлялися за встановленими зразками. Ашельський тип археологічної культури був поширений в усьому світі, і тільки на Далекому Сході робили більш примітивні знаряддя з одним робочим краєм. Але згодом вони також удосконалилися.

Процес удосконалення знарядь праці відбувався дуже повільно і для кожного етапу видимих технологічних змін потребувалося близько 2 500 поколінь, а пізніше (у палеоантропів) – 200 – 300 поколінь. Для порівняння: з часів Римської імперії до сьогодні минуло усього 70 поколінь (одне покоління приблизно дорівнює 20 рокам).

В усіх популяціях гомінідів спостерігалися спільні риси у виготовленні знарядь: подібність предмета праці; схожість засобів праці; аналогічні методи створення відповідних виробів.

Предмети були такими ж, як і в шельській культурній традиції: камінь середніх розмірів, уламки дерева, іноді кістки. Спеціальних *засобів* праці для отримання більш досконалих знарядь, як і раніше, ще не виготовляли. Іноді використовували вогонь і воду як спосіб впливу на предмет. Основним *методом* для виготовлення знарядь залишалося відбивання каменю.

Суттєвою відмінністю, порівняно з шельською культурою, було лише збільшення діапазону способів використання знарядь для того, щоб рубати, різати, підколюпувати, виконувати більш тонкі операції з обробки шкур (зішкрябувати, зрізати тонкими шарами) тощо. Подібні прийоми застосування знарядь ще залишалися в межах задоволення безпосередніх біологічних функцій (їжа та оборона) і були розраховані на *контактну дію*. Загалом техніка шеля й ашеля прогресувала в напрямі збільшення числа сколів для одержання нового знаряддя. Ашельські рубила мали правильнішу геометричну форму, що свідчить про подальший розвиток нервових процесів у людей того часу.

Збільшення розмірів головного мозку відбувалося поступово без помітних стрибків, але спостерігалися певні якісні відмінності, пов'язані з особливостями трудових навичок:

– *змінювався розподіл уваги*, котра концентрувалася на предметі праці. В численних дослідах було встановлено, що мавпи, навіть коли вони зосереджувалися на обробці якогось предмета, основну увагу звертали не на той об'єкт, котрий оброблявся, а на той, який містився в руці. Гомініди, навпаки, більше уваги приділяли предмету праці, тобто самим знаряддям, які виготовляли;

– *зростала зосередженість* при виготовленні знарядь. Це було б неможливим без збільшення ролі вищого кіркового гальмування (осередок інтенсивного росту бічного краю лобних часток, поле 45 попереду зони Брока). Диференціювалися силові прийоми (для створення рубила потрібні були удари з одним силовим навантаженням, а для ретушування – з іншим);

– *другий осередок інтенсивного росту*, характерний для людей ашельської епохи, був розташований попереду премоторної зони й межував із центром Брока (поле 44). Його поява свідчила, що функція гальмування, котра досить добре була розвинена в ашельських людей, мала відношення не тільки до виготовлення знарядь, а і до вимовляння звуків. Внаслідок цього постало питання про *можливість існування мов-*

лення у пізніх архантропів. У сучасних людей звукове мовлення локалізоване не тільки в центрі Брока, а й у тім'яно-скроневої та нижньолобній ділянках. Усі ці структури вже були достатньо розвиненими в людей ашельської культури завдяки розвитку трудової діяльності, тому однозначно виключити ймовірність існування мовлення у цієї групи архантропів ще немає достатніх підстав;

– потреба постійного *зорового контролю* за процесом виготовлення знарядь і кінцевим результатом. Особливість такого контролю – багатоетапність зорової рецепції та постійне її співставлення з абстрактно задуманою формою. Це стало можливим після формування зворотної аферентації від зорового аналізатора, спрямованої на визначення необхідності продовження, зміни або припинення діяльності. Із цими властивостями психічного відображення пов'язані кіркові поля зорової зони, очнорухове поле 8 лобної частки. В еволюційному плані спочатку сформувалася кора тім'яно-скронево-потиличної і нижньотім'яної, а потім і лобної часток;

– формування ефекту *випереджального відображення*: людина почала використовувати відщепи (другорядний продукт праці), не чекаючи остаточного виготовлення самого знаряддя. Стабілізувався цей процес, коли людина почала навмисне виготовляти знаряддя закріпленої форми із самих відщепів без багатьох проміжних етапів.

Велику роль у гомінізації відігравали *емоції* через здатність зумовлювати гнучкі адаптивні реакції завдяки можливості вибору за принципом: "подобається – не подобається". Виникає зовні орієнтована мотивація, котра може поширюватися в популяції завдяки емоційному зараженню. Зокрема, емоції радості та інтересу забезпечують соціалізацію, зменшують фрустрацію, підвищують упевненість у своїх силах. Емоції смутку й туги також стимулюють соціалізацію. Гнів мобілізує енергію, необхідну для самозахисту, і дає відчуття сили й хоробрості, що дозволяє відстоювати свої права. Внаслідок емоційного стресу суттєво збільшуються прояви імітаційної поведінки. Це дуже давній і могутній механізм адаптації та виживання.

Еволюційний розвиток подібних перетворень головного мозку і психічного відображення, з урахуванням специфіки трудових процесів, зумовив те, що верхній плейстоцен уже характеризувався *однотипністю* знарядь у різноманітних умовах зовнішнього середовища. Це дозволяє припустити наявність загальної моделі організації життя в усіх

заселених людиною регіонах. Іншими словами, у жодному районі Землі пристосування гомінідів до середовища не могло здійснюватися тільки за рахунок суто біологічних адаптацій. Переважне виживання забезпечувалося тепер зовсім іншими способами за допомогою *свідомості, соціального спілкування і трудової діяльності*. Такий своєрідний адаптивний комплекс виявився *універсальним* і сприяв виживанню на всій Ойкумені (заселена людиною територія Землі).

Упродовж 1,5 – 1 млн. років тому гомініди колонізували Середній Схід і півострів Індостан. Помірні широти, включаючи середземноморські області Європи, почали засвоюватися близько 1,0 – 0,7 млн. років тому. Північні помірні широти люди заселили 700 – 300 тис. років тому, а пізніше – й північні регіони.

Розселення гомінідів зумовлювалося впливом екологічних факторів. Особливого значення набувала їх інтенсивність, яка обмежувала ареал існування конкретних видів. Зокрема, географічні бар'єри (океани, гори, льодовики) стримували колонізацію Австралії та Північної Америки. Відповідну стримувальну роль могли відігравати температурні фактори, структура тих чи інших біотопів, наявність або відсутність певних джерел їжі тощо. Послідовність заселення конкретних екосистем відбувалась у напрямку зменшення їх подібності із саванами (вихідна для формування гомінідів).

Радіація гомінідів відбувалась паралельно з диференціацією ареалів інших тварин (леви, леопарди, вовки, гієни тощо), разом з якими вони покидали територію Африки, досягнувши помірних широт Євразії практично в один і той же час. Такий перебіг подій дозволяє припустити, що фактори докільля у районах еміграції сприяли організмам із певними ознаками. Перш за все, ними були великі розміри тіла, хижацтво і соціальність.

Види з такими характеристиками відзначаються високою адаптивною здатністю до засвоєння нових середовищ існування. Це пов'язано з тим, що м'ясна дієта потребує меншої спеціалізації та формування локальних адаптацій (для хижаків немає суттєвого значення, кого він уположе, аби було м'ясо). Натомість рослиноїдність певним чином прив'язує тварин до тієї місцини, де поширені відповідні рослини, і сприяє формуванню спеціалізованих адаптацій до їх споживання. Через це радіація хижаків, на відміну від травоядних, може протікати без скільки-небудь вираженого видоутворення чи морфологічних перебудов. Природний добір сприяв загальному зростанню ефективності хижацтва, що для гомінідів могло

реалізуватися тільки завдяки вдосконаленню таких універсальних адаптацій як виготовлення знарядь і соціалізація. Наступний виток подібного системного розвитку пов'язаний із палеоантропами.

7.11. Палеоантропи і мустьєрська культура

Палеоантропи (давні люди, неандертальці) жили приблизно 250 – 50 тис. років тому на великій території Східної півкулі: від Китаю через Африку до Європи. Тільки Америка й Австралія ще були безлюдними. Місце їх проживання збігалось з ареалами стадних трав'янистих тварин, яких використовували в їжу. Перевага при заселенні території віддавалася відкритим, порослим трав'яною переліскам, саванам, негустим листяним лісам середніх широт. Незаселеними залишалися пустелі, тропіки, густі ліси, тундра. У лісах люди не могли жити через труднощі, пов'язані з полюванням, а в тундрі – через невміння ефективно захищатися від холоду.

Ойкумена спочатку була привітна до палеоантропів, але приблизно 200 тис. років тому почалося похолодання. Сніг не встигав розтанути навіть за літо. У момент найбільшого просування льодовики вкривали понад 30 % усієї суші (*на території України вони досягали географічної широти сучасного Дніпродзержинська*), а товщина криги становила один – два кілометри. Подібні кліматичні умови склалися внаслідок зміни кута нахилу осі обертання Землі навколо Сонця та її орбіти. Це і спричинило зменшення кількості сонячного тепла, яке доходило до Землі. Поблизу льодовиків утворювалися заболочені рівнини і тундри, а на південь від них – холодні ліси та лісостеги. У помірних широтах Європи та Азії з'явилися арктичні тварини: мамонти, шерстисті носороги, північні олені, печерні ведмеді тощо. У тропічних районах Африки та Азії спостерігалося аридизація клімату, котрий ставав усе більш посушливим.

Таким чином, у час становлення палеоантропів довколишній світ суттєво змінювався: рослини і тварини, усе середовище існування ставали іншими. Для виживання вже потребувалося набагато більше зусиль, що стимулювало розвиток інтелекту. Неандертальці мігрували за трав'янистими тваринами і вчилися захищатися від холоду за допомогою одягу, вогню, штучних сховищ. У цей час, близько 100 тис. років тому, з'явилися справжні неандертальці й перехід до них від більш ранніх форм завершився.

Морфологічні особливості палеоантропів

Узагальнений зовнішній вигляд неандертальців відзначався такими особливостями:

- зріст – середній порівняно із сучасною людиною;
- статура дуже сильна;
- кістки черепа товщі, ніж у сучасної людини;
- лобна частина черепа низька;
- надбрівний валик великий;
- підборідний виступ відсутній або виражений слабо;
- расові ознаки не виражені;
- розмір головного мозку збільшився до 1 200 – 1 600 см³.

РАННІ неандертальці жили близько 200 – 100 тис. років тому й химерно поєднували у своїй зовнішності архаїчні риси (добре розвинений надочний валик, сплюснена потилиця, відсутність підборідного виступу) та ознаки, властиві сучасним людям (відносно високий череп із об'ємом головного мозку приблизно 1 450 см³, досить опуклий лоб). Дехто із фахівців вважає, що саме від них походять люди сучасного фізичного типу.

ПІЗНІ (КЛАСИЧНІ) неандертальці поширилися в Європі 80 – 35 тис. років тому. Вони заселяли прильодовикову зону і мали товсті, короткі та викривлені кістки. Череп у них був видовжений із спадистим лобом і великим надочним валиком, обличчя широке з великим носом (для зігрівання повітря), підборідний виступ практично відсутній (ледве простежується), у зубах була велика внутрішня порожнина (тавродонтизм). Об'єм мозку коливався від 1 350 до 1 700 см³.

Носії більш "сапієнтного" комплексу ознак сформувалися на території Африки (родезійська людина) та Азії (тешикташець із печери Тешик-Таш на півдні Узбекистану). За палеонтологічними даними та на підставі результатів, одержаних за допомогою генетичного маркування, аналізу груп крові, імунологічних досліджень та інших методів, було встановлено, що за часів палеоантропів відбулося кілька хвиль міграції. Вони й зумовили формування різних пристосувальних системоконплексів, які були адаптивними в тих чи інших локальних умовах середовища. Відповідно змінювався і генофонд різних популяцій, сприяючи їх розділенню в часі та просторі.

Суттєво зросла мінливість основних відділів мозку, особливо його лобних часток. Структура мозку ще залишалася досить примітивною. Зокрема, лобні частки, у яких розташовуються асоціативні центри і

центри гальмування, ще були недостатньо розвиненими, тобто в неандертальців здатність до логічного мислення була обмеженою, вони відрізнялися різкою збуджуваністю в поведінці і не могли довго зосереджуватися на виконанні якоїсь роботи. Добре розвинуті скронева і нижньотім'яна частки свідчать про цілком імовірну наявність *виразного мовлення*.

Загалом для зовнішності палеоантропів характерним був дуже широкий діапазон морфологічної мінливості. Його межі перекривали сучасні. Це означає, що ті чи інші риси неандертальців можна побачити у звичайних перехожих на вулицях міста, але повного морфологічного комплексу, характерного для давніх людей, не буде ні в кого з наших сучасників.

Більшість антропологів вважає, що факт наявності в неандертальців багатьох різноманітних морфологічних типів зі спорідненістю до сучасного свідчить на користь того, що майже всі їх популяції стали предками *H. sapiens*, хоча й еволюціонували з різною швидкістю. Лише в Західній Європі, незважаючи на безліч знахідок, не виявлено проміжної ланки між неандертальським і кроманьйонським типами. Це наводить на думку, що західноєвропейських або класичних неандертальців можна виключити з лінії, котра веде до людини розумної. Зникнення цієї групи палеоантропів могло статися з декількох причин, наприклад геологічних катастроф типу пересування льодовиків, про що побічно свідчать численні знахідки скелетів зі слідами рахіту. Не виключається також і негативна роль ізоляції, яка зводила контакти між заходом і сходом до мінімуму.

Сапієнтація, швидше за все, завершилася десь за межами Європи, найвірогідніше в Африці або на Близькому Сході (територія сучасної Палестини). Європейські неандертальці були ослаблені тяжкою боротьбою за існування. Вони не витримали конкуренції й були витиснуті та винищені або частково асимільовані палеоантропами, що прийшли ззовні та почали панувати в Європі під назвою *прогресивних неандертальців*. Такий перебіг подій є цілком імовірним, але єдиного погляду на еволюційну долю європейських неандертальців поки що немає. Остаточне вирішення цієї проблеми потребує додаткових досліджень.

Культура палеоантропів

Археологічна культура мусьє належить до середнього палеоліту, коли вперше почали заселятися ліси та пустелі. Використання нового

середовища існування було б неможливим без прогресуючого розвитку інтелекту та виробничих навичок, тому відбувається прискорена еволюція знарядь. Протягом 25 тис. років не тільки намітилася регіональна спеціалізація, а й швидко зросла кількість та різноманітність кам'яного інвентарю з кремнію (крем'яна індустрія). Неандертальці, що жили в більш суворих умовах Європи, винайшли *новий спосіб виготовлення знарядь*: дископодібний нуклеус обробляли відбійником, спрямовуючи удар до центру, і відколювали відщеп за відщепом, поки від нуклеуса майже нічого не залишалося. Одержували *два типи відщепів*: тонкі, широкі (левалуа) та довгі – типу ножових пластин. Робочі краї відщепів додатково обробляли, використовуючи двобічну ретуш. Це була ера спеціалізованих знарядь, яких нараховувалося понад 60 видів, у тому числі: скребла, ножі, гостроконечники (кінджали, шила, наконечники списів тощо). З'являються кістяні та дерев'яні знаряддя, а також перші складні вироби з кількох матеріалів: дубини та списи з кам'яними наконечниками, бойові сокири з крем'яним лезом та інші. У Європі вперше почали виготовляти одяг. Жодна з груп неандертальців не мала всього набору знарядь, але інвентар кожної з них був досить різноманітним.

Загальні особливості трудової діяльності мустьєрців:

- використання кістки, головним чином, у вигляді коваделка або для підкладання при виготовленні сколів чи ретуші;
- ретельне формування самого кремнієвого нуклеуса, від якого одержували відщепи правильної конфігурації;
- виготовлення знарядь переважно не з нуклеуса, а з відщепів, що дозволяло одержувати гостроконечники і скребла;
- створення знарядь, як і раніше, за допомогою поділу цілого на частини (альтернативна технологія з'являється лише в пізньому мустьє);
- використання відбивання та ударної ретуші як основного прийому обробки каменю.

Прогресивний розвиток техніки виготовлення знарядь у мустьєрців забезпечувався шляхом зменшення числа сколів і збільшення різноманітності знарядь. Ці процеси найтіснішим чином були пов'язані з відповідною структурою *головного мозку та його диференціацією*. Про це свідчать такі морфологічні зміни:

- велика *нерівномірність* осередків інтенсивного росту *лобних часток* свідчить про першочергове значення саме цих мозкових струк-

тур для виживання тогочасних гомінідів. Вони необхідні для узагальнення всіх нервових процесів, планування дій, абстрактних уявлень тощо;

– складна диференціація характерна для *скронево-тім'яного комплексу*, розвиваються зір і слух, які починають діяти узгоджено при маніпулюванні предметами;

– перебудовуються *зони вторинного кіркового аналізу* тонких рухів під контролем зорового аналізатора. Це дозволяє гальмувати неадекватні рухи, здійснювати переключення з одних рухів на інші й перетворювати окремі рухові акти на серійно організовані навички, виробляти нові стереотипи рухів;

– розвиток задніх *третинних філогенетично нових кіркових полів 39 і 37*: *поле 39* об'єднує сигнали від кінестетичних, вестибулярних і зорових аналізаторів, здійснює орієнтацію у просторі, контролює просторові дії індивідів під час трудових операцій, які потребують чіткого уявлення про схему власного тіла. У сучасної людини це поле пов'язане також з усною мовою і контролем за діями інших. *Поле 37* відповідає за координацію імпульсів від слухового та зорового аналізаторів. Це стало можливим за рахунок такого новоутворення кори як *скронево-тім'яно-потилічна підобласть*. Крім того, завдяки полю 37 зберігаються зв'язки кори із більш давніми формаціями мозку, що мають відношення до регуляції тонуусу кори й афективних процесів. За його допомогою здійснюються складні функції збереження в пам'яті серій слів і фраз; просторової координації процесів, що виникають під час орієнтації на місцевості (у лісі, степу, горах тощо), під час зорової та мовленнєвої діяльності. Як наслідок розвитку цих полів кори головного мозку палеоантропів (39 і 37) з'являються перші знаряддя, призначені для ураження віддаленої цілі (спис) і розвивається полювання. Для успішності подібної діяльності в давніх людей повинен був сформуватися цілий комплекс морфологічних та нейропсихічних особливостей (стійке стояння на двох ногах, збалансованість тіла під час кидання якогось предмета, розвинена здатність руки до утримання предметів, стереоскопічний зір, здатність розраховувати силу кидання на певну відстань тощо);

– Модифікація та ускладнення зон *первинного (поле 17) і вторинного (поля 18, 19) зорового аналізатора та первинного (поле 41) і вторинного (поля 22 і 42) слухового аналізатора*, які також мають велике значення для розвитку трудової діяльності, полювання і мови.

Формування відповідних нейрофізіологічних механізмів зумовило суттєве зростання адаптаційних можливостей палеоантропів за рахунок удосконалення методів виготовлення знарядь і полювальної активності. Вони ефективно розвивалися внаслідок того, що у складних умовах прильодовикової зони палеоантропи мали їсти втричі більше, ніж сучасні люди, а м'ясо становило основне джерело їжі (85 %). Шлунок неандертальців виділяв особливі ферменти, що дозволяли перетравлювати велику кількість сирого м'яса. Під час колективного полювання мустьєрці за допомогою вогню могли заганяти тварин у прірви та воду. Це дозволяло значно поліпшити ефективність мисливської діяльності і збільшити число видів тварин, на яких полювали. До них почали належати види, що відзначалися значними розмірами та могли швидко пересуватися: олені, коні, гірські козли, тури, олені, ведмеді, зубри, мамонти, носороги тощо.

Для облутування ніг тварин використовували бола – вузькі смужки шкіри, на кінцях яких прив'язані невеликі камінці. На дрібних тварин полювали жінки й діти. Рухливість індивідів, що була необхідною для успішного полювання і збирання рослинної їжі, сприяла поширенню генів (унаслідок зустрічей особин із різних місцевостей) і швидкому поширенню селекційно вдосконалених ознак.

У палеолітичний період розселення відбувалося таким чином: невелика група із декількох особин відокремлювалася від вихідної популяції й оселялася поряд, емігруючи поступово в усе більш віддалені місцевості. Одночасно відбувалася спеціалізація різних груп відповідно до умов середовища: наприклад, північні мустьєрці добре вичиняли шкіру і виготовляли гарний одяг, а сангоанці, що жили на південь від Сахари, були чудовими мисливцями. На рівнинах Центральної Європи не було лісів і неандертальці для виготовлення знарядь замість дерева використовували кістки. У посушливих районах мустьєрці виготовляли посудини для зберігання води зі шкаралупи страусиних яєць.

Швидко зростало число стоянок. Ріст населення був зумовлений умінням людини більш ґрунтовно експлуатувати природні ресурси в найрізноманітніших екологічних умовах, де люди могли тепер існувати. Внаслідок цього на Землі майже не залишилося незайнятих екологічних ніш.

Соціальна організація палеоантропів

Палеоантропи жили групами по 20 – 30 чоловік у печерах, величезний спосіб життя, уміли будувати примітивні *житла* висотою до 3 м і

площею близько 60 м². Для каркаса використовували кістки мамонта і гілки, на які натягали шкури великих тварин. Стоянки розташовувалися вже не тільки біля води, а й на узліссях.

Територія групи охоплювала близько 70 км² – межа денного полювання.

Активне використання *вогню* почалося близько 60 тис. років тому. Деяким дерев'яним предметам за його допомогою надавали певної форми, робили кийки з одним або двома загостреними кінцями, короткі палки-копалки.

Зароджується *абстрактне мислення*, з'являються зачатки мистецтва і суспільної свідомості. Формується новий вид самосвідомості: піклування про явища, які не мають безпосереднього відношення до задоволення суто біологічних потреб (харчових, питних, статевих та інших безумовних рефлексів).

Для пізніх неандертальців, що жили приблизно 70 – 40 тис. років тому, характерними стають *поховання*. Знайдені у них кісткові рештки орієнтовані в напрямку схід – захід, тобто можна припустити, що ці географічні поняття вже були знайомі палеоантропам. Це свідчить про початок формування в неандертальців перших уявлень про пересування світил і їх зв'язку з небіжчиками.

Зустрічається чимало і загадкових поховань. Наприклад, в одній могилі знайдено скелет і череп, розташовані на відстані метра один від одного, при цьому череп був прикритий трикутною плитою. Мета подібного ритуалу залишилася невідомою.

Для поховання використовують не тільки природні заглиблення, а й спеціально зроблені виїмки на периферії печер, тобто неандертальці відокремлювали небіжчиків від світу живих, але не виключали з нього. У багатьох похованнях знайдено різноманітні знаряддя, покладені поряд з мерцем. Вони, швидше всього, мали слугувати померлим у їхньому потойбічному житті. У великій Шандарській печері в Курдистані (на межі Ірану, Іраку й Туреччини) в неандертальських похованнях було знайдено яскраві квіти з лікарськими властивостями. За цією ознакою всю групу назвали "квітковими людьми". Така турбота про небіжчиків може свідчити про наявність культу предків і намагання зберегти пам'ять про них. Не виключаються і можливі сподівання на подальшу допомогу померлих у вирішенні життєво важливих проблем угруповання: "ми вшанували тебе,

а тепер ти допоможи нам". Відповідні забобони збереглися до сьогодні у вигляді поклоніння "святим мощам".

Подібні численні знахідки свідчать, що в пізніх мустьєрців уже *виникло уявлення про потойбічний паралельний світ*, із яким пов'язане було життя людей, які залишалися живими. Організація спеціальних поховань, тобто піклування живих про мертвих, ніби стверджує, що важливий компонент людського життя не вмирає і в якійсь іншій формі продовжує десь існувати після смерті.

Для всіх народів, що перебували (і перебувають) на стадії докласових суспільств, характерною була (і продовжує залишатися) різка двоїстість у ставленні до небіжчиків: за ними тужили, піклувалися про відповідне поховання, але і боялися, що так звані "живі" мерці можуть зашкодити людям. Вважали, що від них іде якийсь таємничий, шкідливий для живих вплив, результатом якого може бути хвороба або смерть. Щоб нейтралізувати цей вплив, мертвих зв'язували, закладали каменями повністю або частково, придавлюючи голову і плечі, палили вогнища над тілами небіжчиків, насипали своєрідні кургани з ґрунту чи каміння для надійнішої ізоляції мерців; розсипали пісок навколо могил, щоб переконатися в тому, що померлий не виходив назовні, тощо.

Це було усвідомлення небезпеки, пов'язаної з розкладанням мертвого тіла, але проявлялося воно в ілюзорній формі. Судячи з етнографічних даних, шкідливий вплив, який іде від мертвих, сприймався як такий, що має обов'язковий характер і загрожує, насамперед, близьким небіжчика. Він існує недовго, доки йде процес розкладання, і зникає після цього. Такий негативний вплив заразливий для тих людей із оточення померлого, що були з ним у контакті.

У пізніх неандертальців зародилась полювально-промислова *магія* і *тотемізм* (поклоніння певним предметам, які мають священне значення і ототожнюються з предками). Поява подібних уявлень тісно пов'язана з усвідомленням спільності людини із природою в наочній і одночасно уявній формі. Такі погляди на зовнішній світ реалізувалися, наприклад, у тому, що сформувалася традиція зберігати кістки, голови і черепи забитих тварин. Вона виявилася дуже стійкою і досягла сучасних культурних шарів навіть у тих країнах, що вважаються цивілізованими (мисливські будиночки з опудалами забитих тварин), а не тільки в примітивних племенах. З мисливською магією пов'язані спроби керувати прихованими силами, котрі заважають полюванню. Наприклад, у печері відьом, розта-

шованій на заході від Генуї, виявлений сталагміт, що нагадує тварину, неандертальці жбурляли у нього грудки глини. З цією ж метою вони навіть спеціально ліпили постаті тварин. Є дуже серйозні підстави для припущення про те, що в Середній Азії існував культ оленя, а у Швейцарії – культ ведмедя. Наприклад, у печері, розташованій у Швейцарських Альпах на висоті 2,5 км, знайшли кубічну споруду із каменя, у якій містилися сім ведмежих черепів, а в нішах печери – ще шість. У Франції знайшли печеру, що вміщувала понад 20 ведмежих черепів, а в одній з австрійських печер – кістки приблизно 30 тис. ведмедів. При цьому варто мати на увазі, що печерні ведмеді – це дуже небезпечні хижаки зростом понад 3 м і впоратися з ними було досить важко.

Виникнення подібних культів і вірувань як спроб осмислення певних явищ пов'язане з особливостями практичної діяльності мустьєрців. А саме, у своєму повсякденному житті вони зустрічалися з двома її типами: діяльність, результати якої залежали, у першу чергу, від самої людини, та діяльність, результати якої були опосередковані грою випадку і містили багато невизначеності. Межа між ними дуже відносна і включає багато проміжних варіантів.

Вирішення цієї проблеми і прогнозування можливих наслідків розвитку тієї чи іншої ситуації при дитячому стані розуму людства неминуче приводило до висновку про існування якихось сил, що впливають на результати діяльності, а тим самим і на все життя людей. Складалося уявлення про владу цих сил над людством, про безпомічність перед ними. Виникав ілюзорний світ з уявними, а не дійсними зв'язками (кореляціями). Орієнтація в такому світі досягалася за допомогою своєрідних дій, ритуалів. Багато в чому це були імітації певних дій під час полювання або іншої практичної діяльності. Внаслідок цього учасники подібних ритуалів виявлялися краще навченими, що і дозволяло більш ефективно та надійно досягати певного результату. Але одночасно підкріплювалося хибне уявлення про те, що можна за допомогою відповідних маніпуляцій закликати на допомогу могутні потойбічні сили, котрі виконують за людину найважчу частину роботи, принесуть добробут і щастя, або навпаки, покарають злочинців.

Таким чином, позитивне, адаптаційне значення ритуалів полягало в тому, що вони були одним із шляхів накопичення практичного досвіду і його передачі наступним поколінням. Крім того, ритуали виконували роль своєрідного психотерапевта, стабілізуючи психіку людини. У той

час люди надто часто стикалися з явищами, значення яких вони не могли усвідомити або пояснити. Такі ситуації невпевненості в адекватному сприйнятті подій зовнішнього світу та в здатності впоратися з ними власними силами досить погано впливають на психіку. Внаслідок цього значно зростає залежність людей від інших членів угруповання (поряд майже завжди можна знайти того, хто знає, що робити). Спільне виконання певних ритуалів створювало ілюзію захищеності та впевненості у собі.

Із цих часів тягнеться ритуалізованість багатьох аспектів життя сучасних людей. Головним у спрацьовуванні психологічних механізмів, пов'язаних із ритуалами, є те, що людина примусово бере на себе певні внутрішні обов'язки (посвячення у певну вікову або соціальну групу). Це створює могутню базу для найрізноманітніших маніпуляцій свідомістю та поведінкою людей. Одночасно посилюється психологічна прив'язаність до своєї групи, котра збільшується пропорційно до труднощів, які має подолати людина під час посвячення. Реалізується простий психолого-соціальний механізм: пообіцяв (узяв на себе обов'язки) – маєш виконувати.

У палеоантропів для регулювання суспільних відносин і забезпечення стабільності соціальної організації з необхідністю виникли "*законодавчі*" *норми*. Вони становили собою безпосереднє продовження суто біологічного пристосування до довкілля за рахунок підпорядкування поведінки окремих особин законам групи. У людських співтовариствах їм на зміну прийшли правила регуляції структури роду і розподілу праці. Наприклад, колективне полювання для чоловіків і збирання їстівних рослин для жінок і дітей. Формуються закономірності упорядкування "зовнішніх" стосунків із представниками інших колективів людей.

Подібна регламентація життя неминуче пов'язана з певними обмеженнями індивідуальних бажань і підкоренням їх інтересам суспільства, що неможливо без становлення відповідних гальмувальних нейропсихічних механізмів.

Обмеження дій, особливо спрямованих на задоволення найважливіших біологічних потреб, означало виникнення *конфлікту*. Палеонтологічні свідчення про такі конфлікти у вигляді кісток, ушкоджених знаряддями, належать саме до цього часу. Не виключається можливість, що порушників спокою навіть їли, оскільки були виявлені сліди обвуглення на кістках, роздроблені кістки, а також розколоти уздовж для добування мозку. Найбільш небезпечним був період дитинства. Про це свідчить,

зокрема, те, що майже половина віднайдених кістяків належить дітям віком до 11 років. Люди того часу або швидко дорослішали, або вмирали; 80 % з них не доживали до 40 років, а половина – до 20 років. Для життя соціуму того часу характерними були не тільки конфлікти, а й толерантність, *піклування про непрацездатних*. Про це свідчать знайдені кістяки людей, які після травми жили досить тривалий час, що було б неможливим без допомоги інших членів громади.

Завдяки регуляції внутрішньосупільних відносин формувалися *соціальна свідомість і самосвідомість*, які узгоджували бажання індивідів із потребами колективу. Іншими стають і головні гаранті існування групи.

Надзвичайно великого значення набувають знання, тобто *інформаційне забезпечення*. Разом з трудовою діяльністю воно дозволяло суттєво збільшити ареал існування палеоантропів. Накопичення та зберігання навичок стали життєвою необхідністю. На додаток до генетичної пам'яті й навчання з'являється ще один *інститут соціальної пам'яті – УЧИТЕЛЬ*, починає формуватися нова система передачі інформації. З функціями соціуму як життєздатної, адаптивної системи пов'язана і поява *табу, магії, а пізніше і релігії*.

Важливу роль у соціалізації відіграє *мовлення*. У зв'язку з цим виникає питання про те, чи було воно в неандертальців. Судячи з вимірів шийних хребців і основи черепа мустьєрців, визначили формулу їхнього голосового апарату, до якого входять порожнини носа, рота, горла та інші ознаки. Було зроблено висновок, що в неандертальців анатомічна будова глотки відрізнялася від тієї, яка є в сучасної людини. Палеоантропи не могли вимовляти голосні *a, y, i, o*, а також приголосні – *m, k*. Використовували, головним чином, звуки *u, e, ue, ua*.

Неандертальці, що жили на території Африки, мали більш сучасну будову глотки, а близькосхідні – майже сучасну, тобто мустьєрці цих регіонів могли використовувати для комунікації значно більшу кількість звуків. Але під час оцінки рівня розвитку мовлення в різних популяціях палеоантропів слід урахувувати і такий факт: для початкової стадії розвитку мовлення немає необхідності у великому запасі слів. Позначення словами тільки *основних понять*, необхідних для досить вдалого полювання і збиральництва, виробництва знарядь і готування їжі, може цілком забезпечити спілкування в межах групи. Крім того, навіть таке мовлення стає основою для більш тісного об'єднання індивідів і розвитку

суспільної свідомості, засобом підвищення загальної ефективності колективу. Мовленнєва специфіка пов'язана з регіональною спеціалізацією і різноманітністю екологічних ніш, які займали палеоантропи. Подальше пристосування до середовища здійснювалося вже за допомогою цієї нової адаптації.

У неандертальців з'являється *естетичне почуття*, про що свідчить використання таких барвників як жовта та червона вохра, окис марганцю тощо. Їх наносили у вигляді порошку за допомогою тонких паличок, котрими явно терли по м'якій поверхні, можливо, по людській шкірі. Це дозволяє припустити наявність у палеоантропів ритуального розфарбовування. У деяких випадках зафіксовані натяки на існування символічного значення предметів у вигляді паралельних і поперечних борозен і подряпин на гальці та кістках. Зміст подібних абстрактних картин до сьогодні не розгаданий. Установлено існування зв'язку між естетичним почуттям і трудовою діяльністю. Відомо, що в ході суттєвого сприйняття життєвих явищ у тварин і людей виникає емоційне ставлення до них. Уже в найпростішій обробці матеріалів, у наданні їм доцільної форми людина починала бачити не тільки корисність, а й красу. Із часом потреба в красивих предметах, які оточували людину, стала впливати і на суспільні відносини, викликала появу мистецтва.

Аналізуючи археологічні та етнографічні дані, вчені дійшли висновку, що *в будь-якому суспільстві всі прояви практичного і духовного життя людини настільки переплітаються, що майже неможливо провести межу між трудовими процесами, полюванням, магією і мистецтвом*. Подальший прогресивний розвиток цих процесів пов'язаний із становленням фізичного і нейропсихічного типу неантропів з притаманними для них особливостями трудової діяльності й соціальної організації життя.

Досить довго неандертальці перехрещувалися з кроманьйонцями у часі та просторі, зокрема, на території Європи вони жили поряд близько 10 тис. років, а в Азії – майже 50 тис. років. Передня Азія (територія сучасної Палестини) слугувала своєрідним мостом, який з'єднував Африку, Азію та Європу. Тут знайдені кісткові рештки палестинських палеоантропів. Ця група диференціювала у двох напрямках: та, що мігрувала до Європи, започаткувала класичних неандертальців, а друга (афро-азійська) еволюціонувала у сапієнтному напрямку. Між представниками різних

гілок розвитку виникала боротьба за ресурс і виживання. В неоліті це вже були різні види з подібними потребами.

За таких умов навіть мінімальні розбіжності в адаптивних стратегіях давали суттєві переваги у використанні можливостей середовища існування. За екологічним правилом Гаузе перебування двох видів із подібними потребами в одному ареалі не може тривати довго – один неодмінно витіснить інший. Така доля спіткала й неандертальців. Без сапієнсів вони ще б могли вижити, а так у них не залишилося жодних шансів. Два види людей зустрілися в Європі, але вижив тільки один. Вимирання неандертальців продовжувалося кілька тисяч років. Поступово вони відступали до сучасних Португалії та Іспанії, зупинившись біля океану. Від протилежного берега протоки Гібралтар (Африка) їх відокремлювало всього близько 30 км, але в той час люди ще не могли виготовляти плоти і човни. Останні представники неандертальців не змогли врятуватися. Так трагічно урвалася лінія європейських палеоантропів.

7.12. Неоантропи – викопні люди сучасного фізичного типу

Неоантропи (кроманьйонці) з'явилися у верхньому палеоліті приблизно 100 – 50 тис. років тому. Розквіт даної групи спостерігався близько 40 тис. років тому на рубежі пізнього плейстоцену і раннього голоцену. Клімат до цього часу став більш теплим і вологим. Середовище було сприятливим для життя мисливців, рибалок і скотарів. Проте із часом клімат ставав усе більш сухим. Спеціальними дослідженнями доведено, що посушливі кліматичні умови стимулюють кочовий спосіб життя не тільки тварин, а і людей. У свою чергу, це сприяє більш швидкому поширенню важливих винаходів і виробничих навичок, тобто має пряме відношення до життєздатності колективів.

Таким чином, кліматична ситуація сприяла еволюції людини в бік вироблення соціальних і економічних адаптацій, що і зумовило появу *Homo sapiens* – людини розумної.

Морфологічні особливості неоантропів

Зовнішній вигляд неоантропів характеризувався такими ознаками: зріст 170 – 180 см; вага 68 – 70 кг; кістки скелета міцніші, ніж у сучасної людини; надбрівні валики відсутні; є справжнє підборіддя.

Процес зміни об'єму *головного мозку* в період пізнього палеоліту відзначався тими ж рисами, що і в мустьєрську епоху: зростала мінливість (від розмірів, близьких до палеоантропів, до сучасних); зменшувались *темпи* росту. Пересічний об'єм головного мозку становив близько $1\ 600\text{ см}^3$. Окремі ланки мозку розвивалися нерівномірно, а саме: *тім'яно-скроневий* осередок росту, який був характерним для давніх людей, існував ще майже у половини кроманьйонців; *а прецентрального* осередок, на відміну від того, що був у палеоантропів, уже анатомічно не виділяється і будовою наближається до сучасного; *верхньотім'яна* частка збільшується рівномірно і досягає максимальних розмірів на пізніх етапах антропогенезу; *потилична* частка зменшується, особливо наприкінці пізнього палеоліту.

Головним осередком інтенсивного росту головного мозку в пізньопалеолітичних людей була *префронтальна передньолобна ділянка*. Тут розташовані кіркові поля третинного аналізу (9, 10, 11, 45, 46). Функціонально вони мають відношення до найбільше інтегрованих форм цілеспрямованої діяльності, до кірково зумовленої поведінки (людина спочатку думає, а потім робить).

Розвивається система асоціативних зв'язків із багатьма іншими ланками кори і підкірковими структурами, особливо з мозочковою системою, що забезпечує спільну роботу всіх формацій головного мозку. Подібне розростання білої речовини зумовлює те, що поверхня півкуль піднімається і розширюється, ускладнюються зв'язки мозолистого тіла з новою корою правої та лівої півкуль. Поглиблюються первинні борозни, з'являються вторинні та третинні.

Прискорено розвиваються філогенетично нові ділянки кори за рахунок відносного зменшення старих. Загалом можна стверджувати, що в антропогенезі поступово зменшуються темпи росту тих зон кори, які пов'язані з чуттєвим сприйняттям світу, й активізується розвиток ділянок, котрі здійснюють високоорганізовані форми поведінки. Внаслідок подібних перебудов створюється функціональна єдність вищих психічних процесів і формується здатність до регуляції поведінки з урахуванням ефекту від виконання дій.

Необхідність складних процесів функціонального дозрівання головного мозку потребувала більш турботливого ставлення до потомства, завдяки чому в кроманьйонців подовжився період дитинства. Це стимулювало удосконалення соціальної організації, її спрямування на

охорону і навчання дітей. Розвиток соціальної та трудової діяльності викликав зміни тривалості життя, яке в середньому почало становити 20 років.

Культура і знаряддя неоантропів

В основі різноманітності археологічних культур пізнього плейстоцену і раннього голоцену, а також їх подальшої спеціалізації, лежали екологічні зміни, але основним стимулом були культурні контакти, дифузія і пересування народів. Спільні риси багатьох культурних традицій свідчать, що максимальна пристосованість до середовища забезпечувалась ідентичними методами. Незначні варіанти культурного розвитку виникали завдяки специфічності умов існування різних колективів.

Особливості трудової діяльності кроманьйонців:

– *виготовлення спеціальних засобів праці*, які були представлені різцями, відбійниками і ретушерами, котрі змінили весь процес праці;

– *оволодіння прийомами роботи з посередником* (засобом праці), котрий починає займати основне місце в обробці каменю і поступово замінює безпосереднє оббивання нуклеуса, яке також суттєво змінюється. Якщо палеоантропи оббивали камінь, утримуючи його в руках, то неоантропам для виконання цієї ж процедури вже потребувався весь нервово-м'язовий апарат організму: сильний короткий поштовх корпусом, спрямований на рукоятку віджимника (посередник праці, засіб праці), повинен був поєднуватися з дуже точним і близьким до краю положенням наконечника віджимника. Пластинка відщеплялася з першого разу лише у виняткових випадках. Пізньопалеолітична людина повинна була виконувати багаторазові спроби, виявляючи завзятість у досягненні мети і чималу майстерність. Вона базувалася вже не тільки на обізнаності з властивостями матеріалу, а і на правильному розрахунку рухів, координованості дій тулуба, рук і ніг. Функціональна складність подібних прийомів дуже висока;

– *необхідність великої підготовчої роботи* з нуклеусом з одночасним спрощенням самого процесу одержання знарядь, який складається практично з одного вдального натиснення або удару по посереднику. Пластинка-відщеп сама по собі вже становила готове дволезове знаряддя праці. Вторинна обробка набувала протилежного значення: ретуш повинна була не загострити, а затупити лезо, щоб край пластинки не різав руку під час роботи;

- *надзвичайна економія матеріалу*, коли використовували майже кожен відщеп-пластинка і навіть залишки нуклеуса застосовували як відбійник під час ретушування;
- *подальший розвиток техніки ретуші*, з'являються нові її різновиди: ударна, контрударна, точкова, віджимна;
- *зміна техніки роботи з кісткою*, засвоюються нові прийоми її обробки: пиляння, свердління, шліфування. Це дозволяло виготовляти голки, шила, кістяні наконечники стріл, які змочували отрутою, тощо;
- *виникнення нових прийомів роботи зі шкірами*: шиття, лощення для забезпечення їх непроникності для води тощо;
- *спроби виправити зіпсовані знаряддя* і повернути їм робочі властивості.

Техніка пізнього палеоліту була дуже раціональною, а процес виготовлення знарядь значно удосконалився за рахунок їх мінімізації і появи виробів, які одержали назву мікролітів. *Мікроліти* – невеличкі пластинки або відрізки подібних до ножів пластин і відщепів, які часто мали визначену геометричну форму. З одного кінця за допомогою ретуші вони затуплювалися, а з іншого формувалася гостра робоча частина. Затуплені кінці дозволяли прикріплювати держак.

З декількох мікролітів, закріплених за допомогою смоли, виготовляли *складні види знарядь*. Природні рослинні смоли використовували в розплавленому вигляді. Після затвердіння вони давали жорстке і міцне з'єднання.

Мікроліти використовували як зубці для гарпуноподібних дротиків, наконечники стріл, складові частини для ножів, серпів, пилок тощо.

Таким чином, у неоліту з'являються перші *складні знаряддя* і здійснюється перехід до синтетичного уявлення про *технологічну* послідовність операцій. Виготовлення таких принципово нових знарядь потребувало і застосування нового матеріалу. З цього приводу кроманьйонці першими звернули увагу на такі дрібнозернисті породи як халцедон, кристалічний кварц, агат, кременистий вапняк тощо.

Суттєве зростання ефективності трудової діяльності неоліту було б неможливим без відповідного *розвитку нервово-психічних процесів*, який у людей пізнього палеоліту здійснювався в напрямі переважання процесів, пов'язаних із оволодінням уявленнями про складні взаємодії між предметами і явищами в часі. Мета (одержання якогось знаряддя) віддаляється від початку роботи на довший час, ніж у мустьєрців.

Причини поширення таких пристосувань: виготовлення знарядь праці і сам процес праці, з погляду психологічних механізмів, стають усе більш опосередкованими й абстрактними, оскільки тепер для виготовлення знаряддя людина повинна мати уявну мету, задум не тільки щодо цього знаряддя, а і відносно посередника – засобу праці. Кінцева абстрактна мета досягається вже не тільки за допомогою безпосереднього порівняння задуму з тим конкретним предметом, що виходить, а більш складним шляхом, коли до цього ланцюга нервових механізмів додається ще одна ланка, котра також базується на абстрактному задумі (одержання засобу праці) і його практичному виконанні (конкретна форма засобу праці).

Така складна форма інтеграції пов'язана головним чином із функціонуванням префронтальної ділянки мозку за участю заднього, тім'яно-скронево-потиличного відділів кори. Вона є результатом третинного аналізу сигналів, які вже пройшли неодноразову переробку в первинних і вторинних зонах. Задум, який формується на основі аналітико-синтетичної діяльності кори задніх відділів півкуль, передається в лобну зону, де здійснюється його перешифрування в серію організованих у часі та просторі рухових актів.

Нервово-психічні процеси ускладнювались паралельно із засвоєнням нової техніки виготовлення знарядь праці. Високого ступеня досягла координація всіх рухів, особливо тих, що зумовлені функцією кори. Техніка роботи з посередником потребувала значної координованості дій усього організму. Віднайдені численні сліди невдалих багаторазових спроб розщеплення каменю. Вони свідчать, що людина пізнього палеоліту досить важко засвоювала руховий комплекс, необхідний для одержання відповідних знарядь. Для цього потребувалися узгоджені рухи, зумовлені діяльністю кірки головного мозку, й пов'язані з волею, настійливістю, раціональним підходом до виготовлення знарядь тощо. Забезпечити подібні властивості здатна була лише більш висока самоорганізація нервових процесів, зумовлена спільною еволюцією передньо-лобних відділів, тім'яної частки і мозочка.

Паралельний розвиток нервової системи, психічного відображення, трудової діяльності й суспільної організації став основою для принципово нового напрямку еволюції живого світу: суто біологічні фактори ставали все менш важливими для виживання людей, а функцію регуляції життєздатності особин брав на себе соціум. Змінювались всі форми

взаємовідносин нового виду (людина розумна) з доквіліям. Так, кроманьйонці першими застосували знаряддя не тільки як інвентар, а й як зброю. Лук і стріли з'явилися приблизно 10 тис. років тому в мезоліті (середній кам'яний вік) і швидко поширилися по всій Ойкумені. Завдяки цим революційним винаходам неоантропи змогли полювати і на прудконогих звірів, оскільки за допомогою лука вони могли влучити в ціль навіть за 100 м і зробити близько 20 пострілів за хвилину.

Почали складатися етнічні й расові особливості, формувалася родова організація суспільства.

Виникло мистецтво у вигляді печерних малюнків, гравюр тварин і людей, глиняних і кам'яних скульптур і рельєфів. Так, відомі «печерні галереї» у Франції, Іспанії, Африці, на Уралі й в інших регіонах Землі. Деякі малюнки зображують постаті напівлюдей-напівтварин. Припускають, що така штучно створена віртуальна реальність мала магічне значення і використовувалася чаклунами і шаманами під час певних ритуалів. Не виключається, проте, і можливість того, що це просто результат фантазії первісного художника. Одночасно подібні фігурки несли і певне психологічне навантаження, доводячи до приблизно такого висновку: якщо те, чого немає насправді, зображується, то, можливо, такі істоти живуть у якомусь іншому світі. Велике значення в мистецтві мав образ жінки, що, швидше, асоціювався з матріархатом.

Важливий матеріал, який висвітлює духовне життя людей того часу, дають поховання і пов'язані з ними ритуали. На стоянках верхнього палеоліту знайдені могили, у яких містилися різні предмети, дорогі прикраси тощо. Отже, у кроманьйонців ідеологічні уявлення вже суттєво ускладнилися, що і відбилосся в появі більш різноманітних обрядів.

У мезоліті клімат став більш теплим, з'явилися нові знаряддя, човники, весла, лижі, сани тощо. Тривалість життя збільшилася в жінок до 35 років, а у чоловіків – до 50. Під час неоліту розвивалися землеробство і скотарство, близько 5 тис. років тому в Месопотамії з'явилися міста.

Таким чином, уся наступна еволюція людини стає пов'язаною з розвитком культури. Вона характеризується усе більш прогресуючим виготовленням і використанням різноманітних знарядь. Але специфічність антропогенезу (пріоритетний розвиток головного мозку, психічного відображення і соціальних відносин) суттєво позначилася і на деяких особливостях життя сучасної людини.

А саме, до сьогодення зберігаються *реліктові особливості вищої нервової діяльності*, з якими пов'язані вірування в існування таємничих нематеріальних сил, енергій, космічного розуму тощо.

В основі таких явищ лежить послідовність формування відповідних структур головного мозку. Найдавніші утвори (довгастих, середній і проміжний мозок) спільні в людини і більшості тварин. Вони регулюють процеси збереження гомеостазу і прийняття рішення твариною в неоднозначній ситуації. Головними координаторами поведінки в подібних випадках виступають позитивні та негативні емоції. Неокортекс і вищі центри третинного аналізу (концептуальне, логічне мислення) сформувалися найпізніше в ході еволюції.

У сучасної людини генетично зумовлюються лише певні анатомічні особливості будови головного мозку і нейромедіаторної системи, а його функціональна активність значною мірою формується після народження, тобто зумовлюється тими соціальними обставинами, у яких опиняється дитина. Залежно від того, які люди оточують її протягом індивідуального розвитку, якими суспільними, моральними, інтелектуальними орієнтирами зумовлюється їх поведінка, будуть складатися і специфічні особливості свідомості індивіда, його здатність до навчання, уподобання, схильність до певних вчинків, якісні особливості інформації, котру може засвоїти така людина, тощо.

Генетична мінливість і різноманітність соціальних стосунків зумовлюють те, що кожна людина є унікальною, має власні погляди на більшість подій довкілля, і єдиної моделі зовнішнього світу, однаково придатної для будь-якої людини, взагалі не існує. Кожна особина створює власний світ і включає у цю модель тільки ті явища і ті типи зв'язків між ними, котрі здатна зрозуміти завдяки біологічним і соціальним особливостям свого індивідуального розвитку.

Найважчим для сприйняття є аналіз закономірностей за допомогою третинних зон неокортексу й асоціативних зв'язків, оскільки вони найпізніше сформувалися в антропогенезі і потребують для своєї реалізації об'єктивної, досить надійної інформації. Якщо ці умови не виконуються (причини можуть бути найрізноманітнішими: від суто біологічних до соціально зумовлених), то поведінка особи починає регулюватися на основі еволюційно давнього і *біологічно доцільного механізму*, характерного для всіх вищих тварин, тобто за допомогою емоцій. Свідомість починає відігравати другорядну роль.

7.13. Еволюційні процеси у популяціях сучасного людства

У популяціях сучасного людства, незважаючи на великий вплив соціальних факторів, продовжують діяти такі основні еволюційні фактори як МП, змішання, ізоляція, добір тощо.

Мутаційний процес і мінливість

Мутації постійно змінюють генотип населення. Вони не мають певного напрямку і підтримують унікальність кожного індивіда. В окремих регіонах темп спонтанного мутагенезу дещо збільшений через локальне забруднення біосфери. Тому, незважаючи на те, що стабільність фізичного типу людини зберігається приблизно із середини палеоліту, її не слід уважати абсолютною. Відбуваються зміни у структурі скелета, головного мозку, темпах розвитку, тривалості життя тощо.

Зокрема, у новонароджених шимпанзе об'єм мозку становить 65 % від дорослого, у австралопітеків – 50 %, у сучасної людини – 25 %, тобто в антропогенезі суттєво подовжується період безпорадності, що має супроводжуватися зростанням турботи про потомство. Людський мозок взагалі не може адекватно розвиватися самостійно: якщо у дитини в перші роки життя немає тісного емоційного зв'язку з дорослими, з неї виростає неповноцінна людина. За останні 100 років головний мозок збільшився у чоловіків на 40 грам, у жінок - на 60 грам. Тільки тисячу років тому у європейців змінився прикус і погіршилась якість зубів. Зростає число людей, змушених користуватися окулярами у молодому віці. Розвиток медицини спричинив збільшення числа людей із поганою спадковістю. Досліди з лабораторними тваринами, яких утримували в умовах, близьких до сучасного міста (перенаселення, скученість, забрудненість води і повітря, постійний шум, конкуренція за їжу та зміну партнера, наявність подразників, які швидко змінюються, тощо) дозволили встановити, що протягом одного – двох поколінь поширилися такі недуги як безпліддя, розумова відсталість, зменшення тривалості життя, канібалізм тощо.

Змішання

Сьогодні воно є одним із головних факторів формування нових расових варіантів. Для гібридів властивий гетерозис. Це стосується й системи шлюбних відносин. Французькі вчені довели, що діти батьків із

різних районів країни характеризуються більшою життєздатністю, котра зростає залежно від просторової відстані між районами, з яких походять батьки.

Ізоляція

У популяціях сучасного людства ізоляція проявляється у двох основних формах: географічній та соціальній.

ГЕОГРАФІЧНА ізоляція пов'язана з існуванням географічних перешкод, які утруднюють процеси змішання. Зокрема, гори та пустелі відокремлюють різні популяції місцевого населення, створюючи своєрідні ізоляти.

СОЦІАЛЬНА ізоляція виникає внаслідок того, що як генетичні бар'єри діють політичні кордони, тип шлюбних відносин, переважна форма господарювання, культурна диференціація, етнічна або мовна своєрідність, психологічні відмінності тощо.

Природний добір

1. *Стабілізувальний* – основна форма природного добору, що діє сьогодні. Він зберігає існуючу біологічну організацію і проявляється у тому, що абортуються зародки з мутаціями; новонароджені з масою, що відхиляється від середньої у будь-який бік, відзначаються меншою життєздатністю тощо.

2. *Дизруптивний добір* – фактор внутрішньопопуляційної різноманітності, адаптаційного поліморфізму. Він біологічно корисний, оскільки збільшує загальну пристосованість виду за рахунок генетично різних форм, які мають переваги у різних умовах існування.

3. *Статевий добір* викликав появу яскраво визначених вторинних статевих ознак, як анатомічних, так і психологічних та поведінкових. Добір пар здійснюється вже не тільки за принципом досягнення статевої зрілості і готовності до спарювання, як у тварин, а й за багатьма іншими параметрами. Статева поведінка стає надзвичайно індивідуалізованою.

Високий соціальний статус пов'язаний звичайно і з сексуальним успіхом. Реакція на соціальне положення особини іншої статі у чоловіків і жінок різна. А саме, для чоловіків біологічно і психологічно адекватними є сексуальні стосунки з жінкою нижчого або рівного рангу. Спроби підвищити свій соціальний статус за рахунок багатих наречених часто закінчуються моральною та соціальною деградацією. Для жінок,

навпаки, сексуально привабливими є більш високорангові чоловіки (кожна Попелюшка мріє про свого принца). З цих та інших причин виникає постійна боротьба за статус, котра певною мірою сприяє еволюції культури та самої людини.

Домінування у суспільстві пов'язане з високою активністю, яка підтримується за допомогою гормонів. Але підвищена активність і агресивність можуть пригнічувати сексуальність, що спричиняється дією природного добору, котрий перешкоджає закріпленню соціально несприятливих генотипів. Садизм, заздрість, схильність до наклепів і доносів значною мірою зумовлені агресивністю та невдоволеною сексуальною потребою. У свою чергу, соціальне пригнічення також може спричинити сексуальну імпотенцію. Таким чином, давні механізми регуляції статевої поведінки зберігають свою актуальність до сьогодні.

Адаптаційні процеси у популяціях сучасного людства

Увесь процес антропогенезу становить собою по суті модифікацію генетичної структури популяцій нашого виду під дією біологічних і соціальних факторів, які визначають напрям дії пристосувальних змін.

Війни, репресії, геноцид, епідемії, расизм, міжетнічні конфлікти нарівні з біологічними процесами змінювали популяційний генотип людства. У людини розмах мінливості значно більший, ніж у будь-яких інших тварин, що створює основу для формування найрізноманітніших пристосовань і вироблення нової норми реакції.

Адаптаційні процеси здійснюються у двох основних формах:

1. *Загальні* – пов'язані із зростанням витривалості у несприятливих умовах, що виражається у збільшенні кістково-м'язової маси тіла.

2. *Специфічні* – різноманітні пристосовання, що зумовлюють поліморфізм за морфологічними, фізіологічними та біохімічними ознаками. Зокрема,

– корінне населення *тропіків* має знижений загальний обмін речовин, масу тіла та концентрацію АТФ, більшу стійкість до захворювань, поширених у цих регіонах і меншу – до туберкульозу. Дієта переважно вуглеводна;

– мешканці *Арктики* відзначаються зниженим синтезом холестерину, меншою здатністю кровоносних судин звужуватися за низької температури, інтенсивнішим обміном ліпідів, більшою швидкістю кро-

вообігу. Ці пристосування сприяють збереженню тепла. Дієта переважно жиром'ясна;

– людям *високогір'я* властивий більший об'єм легенів і число еритроцитів, швидший перехід гемоглобіну в оксигемоглобін та інші пристосувальні зміни кисневого обміну.

Акліматизація у приїжджих розвивається у таких самих напрямках.

Великий вплив на адаптаційні процеси мають соціальні фактори типу харчування, урбанізації, стресів, прогресу медицини тощо.

Розділ 8 | БІОСОЦІАЛЬНИЙ АНАЛІЗ ОСОБЛИВОСТЕЙ АНТРОПОГЕНЕЗУ

Людина – це єдина істота на Землі, яку хвилює проблема її походження й місця в системі навколишнього світу. Виникає питання: чому? Чим саме людина відрізняється від інших представників живої природи? Відповідь нібито очевидна – розумом, свідомістю. Але як виникає така властивість матерії, у чому причина її появи на еволюційному шляху розвитку життя? Існує безліч варіантів пояснення цього явища: від різноманітних теологічних концепцій до псевдоматеріалістичного обґрунтування. Об'єктивна, тобто не залежна від волі та бажання людини, картина зовнішнього світу набагато складніша й відображає загальні принципи самоорганізації матерії в межах Всесвіту. Своє місце в цій системі має й людина. Для того щоб адекватно усвідомити його, необхідно докладно розібратися в сучасних наукових розробках у сфері математики, фізики, біології, психології та соціології. Інформаційні лакуни в будь-якій з них спричиняють підміну й змішання багатьох понять і уявлень. Це створює основу для виникнення містично орієнтованого світосприйняття. Бажання адекватно вирішити цю проблему потребує переходу на принципово іншу інформаційну основу: мову фактів. На сьогодні ми вже знаємо достатньо, щоб добре зрозуміти, як мало нам відомо про реальні природні механізми більшості явищ довкілля. І саме тому ми не можемо беззаперечно погоджуватися з різними спекулятивними концепціями щодо життєво необхідних для людства процесів.

У переважній більшості випадків ми знаємо реальні передумови виникнення тих чи інших уявлень, але ознайомлення з ними потребує спеціальної професійної підготовки й тому залишається невідомим для багатьох людей. До певної міри виправити такий недолік ми й намагаємося в цьому підручнику, який може стати в нагоді фахівцям різного профілю, у тому числі біологам, психологам, викладачам, а також усім тим, хто цікавиться дійсною основою містичного світосприйняття.

8.1. Біологічна основа схильності людини до навіювання

Еволюція людини відбувалася згідно із загальними принципами самоорганізації матерії, які єдині для відомого нам Всесвіту, в тому числі й для живих систем. До них можна віднести: доцільність (зберігаються лише адекватні зовнішньому середовищу системи з мінімальною ентропією), системність (на будь-якому рівні організації жодна структура не розвивається незалежно від інших), ієрархічність тощо. В усіх випадках спрямований вплив здійснює зовнішнє середовище. Серед безлічі його факторів найбільш суттєвими для антропогенезу виявилися психологічні та соціальні. Це відображає загальну закономірність розвитку тваринного світу, пов'язану з тим, що на ранніх етапах еволюції освоєння середовища існування забезпечується морфологічними та фізіологічними адаптаціями, а в міру насичення екологічних ніш життям починають набувати переваги види з більш досконалою будовою нервової системи й відповідно складнішими формами психічного відображення та поведінки. Велику роль у їх виживанні відіграють угруповання, котрі найбільш вигідні для відносно слабких у морфологічному відношенні істот. Формувалися специфічні системи біологічних, психологічних та соціальних адаптацій, які тільки комплексно забезпечували виживання гомінідів. При цьому ті ознаки, котрі сформувалися пізніше в ході еволюції, були й залишилися найбільш уразливими до зовнішніх впливів. Перш за все це стосується архітекτονіки неокортексу, фізіології нервових процесів, соціального статусу людини й пов'язаної з ними свідомості.

До системного блоку *біологічних адаптацій* можна віднести зростання в ході еволюції тварин ролі дистантних аналізаторів, резервної кількості нервових елементів і прогресуючу різноманітність контактів між ними, формування все більш досконалих асоціативних зв'язків і медіаторних систем. Вони склали біологічну основу появи свідомості, абстрактного мислення й виразної мови. Але при цьому зберігалися й еволюційно давні анатомічні та функціональні системи головного мозку (довгастих, середній і проміжний мозок, лімбічна система). Тут зосереджуються центри простих і складних безумовних рефлексів, мотивацій та емоцій. Поведінка людей, як і тварин, на підсвідомому рівні забезпечується саме цими давніми в еволюційному плані утвореннями, а основний механізм прийняття рішення в непевній ситуації пов'язаний з дією мотиваційних та емоційних керуючих впливів. Ці механізми значно

модифікувалися й ускладнювалися протягом еволюції, але їх сутність залишилася незмінною: забезпечити виживання на рівні психологічних автоматизмів.

Еволюційним добутком людей, на відміну від тварин, є тільки свідомість, пов'язана з діяльністю модульних асоціативних систем нової кори великих півкуль головного мозку. Базу для її ефективного функціонування становить коректна інформація, яка об'єктивно відображає події довкілля. На її основі формується цілеспрямована пластична поведінка, котра дозволяє адекватно пристосуватися практично до будь-яких умов середовища за рахунок пізнання механізмів і причинно-наслідкових зв'язків певних явищ зовнішнього середовища. Якщо така інформація з певних причин відсутня або недостатня, керування поведінкою й вироблення її відповідних програм переходить на еволюційно давній рівень, який хоч і більш примітивний, але дозволяє вижити в умовах з непевним прагматичним значенням.

Психологічний блок еволюційного системоконплексу факторів антропогенезу пов'язаний із становленням (на базі генетично зумовленої анатомічної структури головного мозку) балансу між процесами гальмування й збудження в нервовій системі. Існує безліч варіантів їх співвідношення в різних частинах мозку. З ними пов'язані особливості організації пам'яті, навчання, елементарної розумової діяльності тварин і евристичного мислення людей тощо. Комбінації цих фізіолого-психологічних властивостей можуть зумовлювати формування найрізноманітніших типів особистостей. Залежно від них людина виявляється більше схильною до одних вчинків і менше – до інших. Відповідно змінюються й програми поведінки особистості.

Велику регуляторну роль у формуванні поведінкових актів відіграє й соціальне середовище, котре може їх суттєво змінювати. Відповідно до цього (і згідно із загальними принципами самоорганізації матерії) майже на однаковій анатомічній основі може виникнути безліч психологічних варіантів і соціально зумовлених типів особистості людини. Крім того, людина, як і стадні тварини, у своїй повсякденній діяльності орієнтується вже не тільки на конкретні фактори середовища існування, а й на поведінку інших осіб угруповання. І чим більша роль угруповання в житті осіб, тим більше вони залежать від соціальних орієнтирів, котрі можуть бути доречними далеко не завжди. Унаслідок цього виникають численні конфлікти між особистістю та суспільством, між куль-

турним та біологічним у самій людині, між особинами однієї популяції різного віку чи статі, між різними популяціями нашого виду (боротьба між народами, расами, націями, класами) тощо.

Для зменшення стресової напруги в ході антропогенезу виробилися загальні та індивідуальні засоби зменшення психологічного та соціального навантаження на індивідуума. Одним із найефективніших є здатність переходити на більш давній рівень керування поведінкою та забувати про неприємні події життя або переносити свої проблеми на інших. Це можуть бути як конкретні особи, так і вигадані зовнішні фактори. Головну функцію психологічного захисту в будь-якому випадку виконує доккілля: замість того, щоб усвідомити концепцію "я сам винен у своїх негараздах і сам мушу приймати рішення", домінантою стає пошук "зовнішнього ворога". Ефективність таких прийомів значно зростає внаслідок того, що наші думки, емоції та поведінка постійно перебувають під впливом фактичної або уявної присутності інших людей. Подібний "тиск групи" створює принципові можливості для контролю свідомості в різних деструктивних культурах, дозволяє маніпулювати відчуттями та вчинками людей. Причини подібних явищ треба шукати в особливостях еволюційного розвитку психічного відображення тварин і його модифікації упродовж антропогенезу.

Різноманітність психологічних і соціальних варіантів гомінідів із гнучкими програмами поведінки забезпечила їх швидкий еволюційний розвиток. Але одночасно це означає, що залежно від анатомічної будови головного мозку й соціального оточення люди будуть думати по-різному, будувати різні картини зовнішнього світу, по-різному ставитися до одних і тих явищ доккілля.

Таким чином, загальної схеми будови Всесвіту, однаково доступної й прийнятної для всіх людей, просто не існує й існувати не може. Тому на кожному етапі антропогенезу люди вирішували однакові проблеми світогляду різними засобами, котрі мали як своїх прихильників, так і ворогів. Через це немає ніякого сенсу нав'язувати іншим людям свою думку про ті чи інші події, оскільки в будь-якому випадку вони оберуть тільки ту версію, яка зрозуміла їм і не суперечить їх уявленню про доккілля. Будь-які інші варіанти психологічно сприймаються як спроби зміни особистості й викликають опір. Тому треба просто погодитися, що кожний світогляд має право на існування, але тільки до тих пір, доки не починає претендувати на істину в останній інстанції та не нав'язується силоміць іншим лю-

дям. Це обмежує можливі варіанти їх майбутнього розвитку (як і будь-якої іншої матеріальної системи) і тільки завдає шкоди. Проте протягом усього антропогенезу неодноразово робилися спроби цілеспрямовано формувати той чи інший світогляд у великої маси людей.

Біологічну базу можливості цих процесів становить наявність у кожної людини таких анатомічних структур як гіпокамп, мигдалик, лімбічна система та інші давні підкіркові утворення, які дозволяють здійснювати перехід на еволюційно нижчі рівні керування поведінкою, підкоряючи її певним психологічним і поведінковим стереотипам. Це звільнює людину від необхідності самостійно вирішувати життєво необхідні проблеми, перекладаючи їх на плечі інших членів угруповання або "вищих істот". Суб'єктивно такий перехід відчувається як психологічне полегшення, знімається напруга будь-якого стресового фактора, людина легше здійснює соціальні контакти, а її конфлікт із суспільством стає мінімальним. Обов'язковою умовою успішності такої поведінки є вивільнення підсвідомості від контролюючих впливів нової кори й пов'язаного з нею свідомого сприйняття дійсності. Діапазон засобів не такий уже й великий, але всі вони (у різних модифікаціях та сполученнях) упродовж розвитку людства неодноразово випробувалися на практиці й часто приводили до бажаного результату.

Напрями формування світогляду

Згідно із суспільним оточенням у людини можуть формуватися різні світоглядні концепції, котрі можна умовно поділити на дві групи.

ПЕРША ГРУПА ВЕРСІЙ заснована на уявленні про те, що життя людини, її доля визначаються (запрограмовані) певними "вищими" істотами. Такий світогляд пов'язаний з виникненням магії й різних галузей "таємних знань", анімізму, спиритизму тощо. У ХХ ст. до цього напрямку приєдналася віра в прибульців із космосу, які навідувалися на Землю в різні геологічні періоди й спрямовували життя її мешканців у певне русло розвитку.

ДРУГА ГРУПА ВЕРСІЙ базується на аналізі дійсності, що спостерігається людиною. Залежно від вимог до об'єктивності одержуваної інформації можна виділити два різновиди такого ставлення людини до зовнішнього світу. Перший із них полягає в тому, що як реально існуюча приймається будь-яка інформація, котра надходить від наших органів чуття. У більшості випадків це доречно. Але мають місце певні психічні

стани, коли людина не може покладатися на свідчення своїх аналізаторних систем через їх хибність. Наприклад:

- емоції під час спостережень суттєво викривляють сприйняття дійсності. Відомо, що ніхто не може ручатися за точність своїх вражень у разі сильного хвилювання;

- час, який минув після події, також зумовлює помилки пам'яті й уваги. У пам'яті зберігається звичайно те, на чому більше була зосереджена увага людини, що її вразило, хоч це можуть бути й несуттєві ознаки події. Крім того, під час спогадів легко втрачається послідовність подій;

- помилки органів чуття, коли певні ознаки дійсності не реєструються адекватно;

- через індивідуальність психічних процесів кожної людини одну й ту саму подію люди переповідатимуть зовсім по-різному;

- асоціації, які в сприйнятті людини часто підмінюють реальні події й переконують у реальності явищ, котрі мають мало спільного з дійсністю (наприклад, людина в комбінезоні, яка несе чемоданчик, асоціюється із слюсарем, і свідок упевнений, що він бачив саме слюсаря, хоча це може бути хто завгодно);

- напружена увага й очікування також вельми суттєво викривляють точність сприйняття, бо при цьому розвивається втома аналізаторів і всієї нервової системи, що зумовлює зростання кількості помилок;

- відчуття страху, шок, зціпеніння деформують сприйняття дійсності в бік гіперболізації ситуації (прислів'я " в страху очі великі");

- завчасна упередженість примушує людей розповідати не те, що було насправді, а те, що їм вигідно;

- велике значення має й психологічна мотивація, яка примушує людину виступати з тією чи іншою заявою, тобто які мотиви сильніші – ті, що змушують говорити правду, чи ті, що схиляють до вигадки.

Через подібне викривлення сприйняття виникає хибна кореляція між подіями, які, на думку людини, мали місце, бо вона довіряє своїм відчуттям. У науці такому суб'єктивному сприйняттю протиставляється твердження: **неймовірно – не факт!**

Другий різновид версій відносно влаштування зовнішнього світу, що ґрунтуються на фактах, пов'язаний з одержанням тільки об'єктивної інформації; суб'єктивні враження до уваги не беруться. У його межах об'єднуються різні сфери науки.

Одним з її основних постулатів є твердження: існує лише один замінник яви – дослід! Відомий кібернетик, засновник розробки штучного інтелекту Н. Віннер уважав, що диявол, з яким бореться вчений, – це безлад, тобто невизначеність, випадковість. Для роботи з явищами, зумовленими грою випадку, існують спеціальні методи, які дозволяють виділити в них закономірну складову частину. Наприклад, для одержання надійних результатів (за умови правильної організації експерименту) обсяг вибірки може не перевищувати 30 об'єктів через те, що подальше збільшення їх чисельності не дає суттєвого зростання точності. Це може бути своєрідним критерієм перевірки кваліфікації людини, яка виступає з новими екзотичними версіями щодо будь-яких явищ; якщо мова починає йти про сотні та тисячі даних або дослідів, можна не сумніватися – ви маєте справу з дилетантом або шахраєм.

Навіть елементарний здоровий глузд підказує, що невідоме не може бути використане для пояснення причини незрозумілих явищ, бо це в принципі не дозволяє відповісти на питання об'єктивно. Але на основі вигадки, численних уможлидних версій сформувалася ціла наукоподібна система, що претендує на "розкриття сутності явищ", які нібито недоступні справжній науці.

У сфері зовнішнього ефекту псевдонаука має переваги над наукою справжньою; вона обов'язково щось "спростовує", і ці її "спростування" більш зрозумілі непосвяченій людині, ніж справжня "драма ідей". Створюється ілюзорне враження, що будь-хто може зробити відкриття, треба лише добре замислитися. Для з'ясування ж реальних причин загадкових або незрозумілих явищ необхідно застосовувати принципово інший професійний підхід, який вимагає високої кваліфікації саме в тій сфері знань, з якою пов'язане явище, котре вивчається. Загальне визначення "вчений" без указівки фахової підготовки не дозволяє встановити ступінь компетентності того чи іншого експерта.

Достовірністю своїх висновків природничі науки зобов'язані саме тому, що спостереження проводяться в жорстко визначених умовах, за яких можливість помилок через недосконалість приладів і сприйняття людини стає мінімальною, а їх вірогідність обов'язково вказується. Ступінь неймовірності, тобто можливості явищ, які виходять за межі закономірності через невідомі, випадкові причини, також вказується. Іншими словами, для доказу можливості неймовірного містика не потрібна, достатньо математики. Крім того, у науці існує так звана "презумпція

встановленого": вченим не потрібно перевіряти й доводити хибність певного умоглядного твердження, це автор нової гіпотези повинен довести її істинність. Будь-яке припущення має право на існування, але ми можемо оцінити його адекватність тільки оперуючи фактами й цифрами. В іншому разі немає ніякої підстави для серйозної розмови й обговорювати нічого.

Людина має право не рахуватися з наукою в оцінці проблем життя й смерті, приймаючи ту концепцію, яка їй більше задовольняє. Найлегше зробити це тому, хто взагалі не знайомий з природознавством.

Змінені стани свідомості

Усі шахраї та містифікатори добре знають про небезпечність для їх практики об'єктивної оцінки інформації, яку вони видають, тому в будь-яких варіантах містичного світогляду (магія, екстрасенсорика тощо) обов'язково застосовують певні засоби введення людей у змінений стан свідомості, коли людина не здатна усвідомити, яким чином сторонній керує її думками та вчинками. Таких прийомів небагато, й застосовуються вони в різних комбінаціях та модифікаціях. Розглянемо деякі з них.

1. Наркотики. Наприклад, американські індіанці застосовували психоміметики (модифікатори психіки) у вигляді складних порошоків рослинного походження; інки – листя коки; мексиканці – мескалін грибів, а також коноплі; скіфи нагрівали на каменях насіння конопель і дихали його димом; давні арії вживали наркотичні препарати у вигляді таких "напоїв богів", як сома (індуси) і хаома (перси); у Давній Греції під час оргій Діоніса пророчиці в храмах Аполлона були під впливом беладони; перські дерев'яні ("святі люди") вживали опіум і гашиш. Багато наркотиків, які належать до групи ейфоричних, містять речовини, близькі за структурою до індолу. Це дозволяє їм проникати крізь мембрани нейронів і аномально їх збуджувати, що викликає в людини відчуття радості, щастя. Психоміметики (психотики, фантастики) будовою наближаються до нейромедіаторів і діють конкурентно, тобто замінюють природні медіатори й десинхронізують функціонування багатьох нейронів. Унаслідок цього виникають видіння, порушується сприйняття простору й часу. Ретельний аналіз так званих "мазей відьом" дозволив установити, що до їх складу входять коноплі, мандрагора та інші трави, які містять різні наркотики. Такі мазі викликають відчуття втрати ваги тіла, піднесення догори, польоту й супроводжуються видіннями. При-

чина подібних явищ полягає в тому, що в нормі до головного мозку постійно надходять нервові імпульси від рецепторів м'язів, сухожилів, суглобів, шкіри й півколових каналів середнього вуха. Переживання невагомості, політ у навколоземному просторі та космосі зумовлені блокуванням цих імпульсів. У випадку застосування інших препаратів подібної дії нервові сигнали від вестибулярного апарату починають безладно й з високою інтенсивністю надходити до коркової частини суглобно-м'язового аналізатора. Це спричиняє його перевтому й гальмування, що супроводжується аналогічними відчуттями.

2. Обмеження у харчуванні являє собою могутній засіб доведення розладу психічних функцій до екстатичного візіонерства (видіння, галюцинації). Дієта має велике значення для нормального функціонування нервової системи, тому що багато медіаторів утворюється з амінокислот, в тому числі й незамінних. Із цього витікає, що незбалансоване за білковим складом харчування за певних обставин може викликати нестачу деяких нейромедіаторів і аномальне функціонування психіки людини. Крім того, у культурах харчове обмеження звичайно поєднується з іншими способами викривлення свідомості за рахунок обмеження функцій організму внаслідок тривалої ізоляції, коли людина "спілкується з вищими силами".

3. Психічні автоматизми, зумовлені звучанням "у голові" голосів, які наказують виконати певні дії. Вони характерні для деяких психічних захворювань і супроводжуються втратою волі. Їх поява розцінюється людиною як "голос вищої істоти". Вони проголошують нові закони, розкривають таємниці Всесвіту тощо. Такі психічні аномалії можуть бути й у нормальних людей у періоди розумового та фізичного напруження, душевного піднесення. У деяких випадках під час психічних автоматизмів з'являються зорові галюцинації, спрямовані назовні. Так, поетам і письменникам інколи ввижається, що їх творіння написані (продиктовані) надприродними істотами. Психічні автоматизми звичайно супроводжуються розщепленням свідомості. Його причини: фізіологічно функціонування самосвідомості забезпечується скоординованою діяльністю різних систем головного мозку навколо одного домінуючого центра, який і забезпечує переживання актуального "Я". За певних обставин ця система може розщеплюватися на підсистеми з власними домінуючими осередками. Тоді кожна підсистема починає існувати автономно і продукувати

нав'язливі думки, слова, образи. Наприклад, іноді буває дуже важко по-збутися якоїсь нав'язливої мелодії тощо.

4. Психічні захворювання різної природи в багатьох випадках зумовлюють змінені стани свідомості, які викликають яскраві галюцинації і візіонерство. Подібні стани психіки створюють власну, внутрішню несуперечливу картину світу. Вона виглядає досить переконливо навіть для інших, але має єдиний недолік: її основою слугують суб'єктивні відчуття, тобто вона має мало спільного з реальним світом. Такі аномалії психічного відображення характерні для багатьох містиків, які страждають різними типами нервових розладів, і відіграють значну роль у становленні магії та сект.

5. Гіпнаготічні стани супроводжуються видіннями на межі реальність – сон – дійсність, тобто вони характерні для дрімоти. Розуміння природи зміни свідомості в цей час потребує більш детального аналізу механізму сну. Сон складається із чотирьох фаз: розслаблене неспання, дрімота, сон середньої глибини, глибокий сон. Вони супроводжуються гіпнотичними стадіями, під час яких можуть виникати гіпнаготічні явища. Розрізняють декілька таких фаз: зрівняльна (сильні та слабкі подразники викликають однакову реакцію організму), парадоксальна (слабкий подразник може спричинити сильну реакцію) та ультрапарадоксальна (позитивний подразник, який у нормі викликає збудження й активну реакцію, приводить до гальмування й навпаки). В останню фазу впевненість "я один" відразу активує протилежне – "тут є ще хтось". Подібні явища, як правило, швидкоплинні й забуваються. Однак у разі порушення процесів засинання на цих відчуттях може сконцентруватися увага й подібні стани залишають глибокий слід у пам'яті. Це зумовлюється аномальною фіксацією парадоксальної та ультрапарадоксальної стадій, що може спричинювати виникнення галюцинацій. Подібні явища притаманні різним психологічним станам (тривожність тощо), спостерігаються під час тривалого неспання або примусового позбавлення сну. Ці особливості нерідко використовуються для провокування галюцинаторних переживань містичного характеру.

6. Музичні ритми широко застосовуються в багатьох містичних і екзотичних культурах для досягнення ритуального трансу. Вони виконують роль синхронізаторів м'язової активності, яка регулюється центральною нервовою системою. Виникає втома відповідних аналізаторів і розвивається стан, який наближається до гіпнотичного. Крім того, нерідко

музичний супровід певних масових заходів здійснюється в діапазоні частот, відповідних альфа-ритму кори головного мозку. Виникнення резонансу зумовлює розвиток захисної реакції у вигляді виділення мозком ендогенних опіатів (ендорфін, енкефалін). Суб'єктивно це відчувається як ейфорія, задоволення, можливі несподівані видіння, тобто відтворюється ефект наркотиків. Такі зміни свідомості суттєво полегшують реалізацію процесів стороннього впливу на психіку людини, підкорюють її волю наказам "учителя", шамана, гуру й тому подібних "наставників". Можливі масові реакції невротичного характеру.

7. Сенсорна депривація також провокує різноманітні видіння. Справа в тому, що нормальне функціонування психіки неможливе без певного мінімуму зовнішніх подразників. Дефіцит реальних, природних нервових імпульсів від рецепторів органів чуття зумовлює непереборну потребу в будь-яких подразниках. Це явище, з психологічного погляду, можна порівняти з голодом. Для задоволення такої потреби активуються процеси уяви, які впливають на образну пам'ять (своєрідний ейдетизм). Іноді ступінь впливу ейдетичних галюцинацій на психічний стан людини настільки великий, що їх треба переборювати цілеспрямовано й докладати до цього чимало зусиль. Наприклад, в умовах сурдокамери приблизно на десятій добі виникає відчуття присутності когось стороннього. Звичайно цей об'єкт, за відчуттями людини, знаходиться за спиною та не має певної форми, тобто сприймається як "щось" або "хтось". Таке відчуття не підкріплюється ні зоровими, ні слуховими подразниками. Людина при цьому перебуває в пригніченому, тривожному стані.

У численних дослідженнях переконливо продемонстровано, що немотивований страх має стійку тенденцію до об'єктивізації. Це пов'язано із складною перебудовою динамічних взаємовідношень між першою та другою сигнальною системою, котрі спрямовані на певну компенсацію сенсорного голоду й розцінюються як захисні реакції.

Ілюзорне переживання внаслідок емоційного напруження формується в лівій півкулі, котра відповідає за абстрактне мислення й пов'язана з другою сигнальною системою (реакція на слово). Поняття "людина" як абстракція не має ніяких конкретних атрибутів, тобто, говорячи "людина", ми не можемо вказати, який у неї колір волосся, шкіри, очей, яка статура й зачіска тощо, оскільки всі ці ознаки властиві тільки конкретним людям, а не абстракції. Через це уявне враження про когось стороннього не може скластися в чіткий реальний образ, але дозволяє абст-

рактно й емоційно переживати присутність "когось". Одночасно зберігається логічне мислення, а відсутність чуттєвого переживання створює подвійну орієнтацію: людина знає, що сторонніх немає, але не може позбавитися неприємних, емоційно тяжких переживань. Тривала сенсорна недостатність і самотність сприяють перетворенню ейдетичних образів на галюцинації, що є ознакою психічного розладу. Як тільки людина зникає бачити привиди й розмовляти з ними, звичні образи виникають кожного разу, коли відтворюються першопричини. Подібні галюцинації поширені серед народів із містичною орієнтацією світогляду (зулуси, малайці, індуси, греки, італійці тощо). Такі видіння можуть виникати у людей певних професій, яким тривалий час доводиться перебувати в напівтемряві або в повній темряві. До них належать працівники кінофабрик, кіностудій, фотолабораторій, спелеологи, дигери тощо. Багато письменників, поетів, художників для активації творчої наснаги потребують ізоляції. В усіх випадках змінені стани свідомості пов'язані з утратою відчуття часу, зміною форми виразу емоцій, викривленням сприйняття й відчуття власного тіла, гіпернавіюваністю.

Учені І. І. Мечников і В. М. Бехтерев установили, що думка про якусь дію та сама дія за своєю фізіологічною природою – один і той самий процес. Більше того, якщо дія виконується тільки подумки, в уяві, то через свою загальмованість, неможливість зовнішнього предметного виразу й завершення (ніби розрядки) вона суб'єктивно відчувається сильніше, ніж реальний процес фізичної дії. Крім того, будь-яке гальмування психічних процесів у змінених станах свідомості жорстко обмежує арсенал пристосувальних властивостей і людина опиняється закутою в тенета власної уяви. Вона не здатна відрізнити дійсне від уявного, не може виробити адекватні реакції поведінки.

Основним типом нервових захворювань, які мали епідемічний характер, була істерія. Її патофізіологічні механізми були розкриті І. П. Павловим: на фоні природженого слабкого типу нервової системи в корі головного мозку за сильних афектів (бурхлива емоція) розвиваються захисні гальмівні процеси. У зв'язку з поширенням гальмування на більшу частину неокортексу вивільняються підкіркові механізми з-під контролю актуального "Я". При цьому мають місце судомні напади та інші афективні реакції, різко активується наслідувальна поведінка, котра в нормі найбільш активна в дитинстві. Саме вона відіграє ключову роль у поширенні психічних епідемій. Носіями подібних нервових роз-

ладів були, у першу чергу, люди істероїдного типу, яким властиве викривлення в сприйнятті реальних відношень між об'єктами та явищами довкілля, відсутність просторово-часових меж, нездатність відрізнити фантазію від реальності й події, що мали місце уві сні чи в уяві, від тих, що відбулися насправді. Деякі уявні образи в них настільки яскраві, що перетворюються на відчуття. Людина ніби живе у вигаданому нею світі. Це своєрідний захист від психічних травм дійсності. До істероїдів звичайно належать люди з низьким інтелектом і високою активністю підсвідомості. У них нова кора, через ті чи інші причини, функціонально нерозвинена і, як наслідок, замість свідомого механізму прийняття рішення й створення адекватної програми поведінки реалізується підкірковий, емоційний рівень, котрий і домінує в поведінці. Ця особливість психічного відображення притаманна дітям, глибоким старикам, людям малограмотним і соціально пригніченим. Схильність до навіювання в них максимальна. Формуванню істероїдності сприяє й хронічний страх перед життям.

У сучасній Росії, за даними на 2000 р., кожна четверта людина потребує госпіталізації з діагнозом "самонавіювання", а кожна друга знаходить у себе ознаки хвороби, якої немає. Здорову нервову систему має лише 25 % дітей, не кажучи вже про дорослих. Дві третини пацієнтів поліклінік потребують перш за все допомоги психотерапевта, а вже потім – лікаря відповідного профілю. Решта – тільки психіатра. Людина здатна "з нічого" вигадати собі хворобу, а нервова система в змозі її імітувати (від несправжньої вагітності до онкології), тобто самої хвороби немає, а симптоми наявні.

Поза, надлам, декадентство, перебільшення – характерні риси істероїдності в мистецтві.

Інша причина істероїдності пов'язана із фізіологічним механізмом нехтування більшістю соціальних заборон – витіснення із свідомості неприємних реалій, які обмежують сферу "хочу". Таким механізмом "не можна" кожного разу перетворюється на "можна, якщо дуже хочеться". Це так звані аморальні істероїди.

Таким чином, для адекватної поведінки людини вкрай необхідним є збалансоване функціонування її нервової системи відповідно до реальних факторів зовнішнього (природного й соціального) середовища. Свідома діяльність виникає у випадку спільної діяльності всіх відділів нової кори на базі інформації від підкіркових структур. Спеціальними

дослідженнями доведено, що ритуальний (магія) та ієрархічний аспекти нашого життя перебувають під сильним впливом "рептильного комплексу", спільного для людини та рептилій (найбільш еволюційно давні структури головного мозку). Альтруїстичний, емоційний та релігійний аспекти життєдіяльності людини значною мірою регулюються лімбічною системою, до складу якої входять молоді кортикальні формації (наприклад, поясна звивина), давні утворення кори (гіпокамп) і підкіркові структури (мигдалик, деякі ядра таламуса, гіпоталамус тощо). Вони спільні в людини й ссавців.

Ритуали та емоції відіграють колосальну роль у житті людей, а відповідні їм анатомічні структури мають найбільш давнє еволюційне минуле й об'єднують людину з іншим тваринним світом. Але ще важливіше те, що тільки людина здатна до логічного, абстрактного, концептуального мислення, тільки вона має свідомість. Для формування цих властивостей повинні були минути мільйони років еволюції, мільйони років спроб і помилок, сотні тисяч років становлення трудової діяльності, виразної мови й суспільства. Тому віддавати такі, набуті в надзвичайно важких умовах існування, прогресивні досягнення на поталу різним шахраям можуть дозволити собі тільки вкрай знедолені та дезорієнтовані люди для врятування власної психіки.

Навіювання

Людина – істота суспільна. Без спілкування вона жити не може. Люди обмінюються знаннями, досвідом, емоціями, почуттями, тобто через посередництво спілкування впливають на інших людей. Навіювання (сугестія) – вплив на психіку людини за допомогою мови. Він спрямований на те, щоб викликати зміни в її поведінці, душевному стані чи в роботі організму (переконати, заговорити).

У словнику В. Даля цей термін розшифровується так: "Внушать (что, кому) – вносить в уши, вселять, вкореняют, внедряют, передавать, убеждать, поселять в мыслях, помыслах, заставляют думать, хотят, побудить к принятию представленный словами или другим способом".

Навіювати можна не тільки словом промовленим, а й словом написаним, а самонавіювання взагалі відбувається на основі так званої "внутрішньої мови". Поняття навіювання об'єднує три послідовні процеси:

– Прищеплення програми поведінки може виходити від однієї особи або від спільноти (у вигляді звичаїв, домінуючої ідеї, марновірства тощо) і

передаватися одній людині або багатьом. У випадку самонавіювання джерело й виконавець програми зливаються в одній і тій самій людині.

– Мозкові фізіологічні механізми, які забезпечують виконання прищепленої програми поведінки.

– Вихід психонервного процесу на виконавчі системи. Поведінка, сприйняття й тілесні функції стають адекватними до прищепленої програми. Навіювання закінчується перетворенням програми на дії.

Навіювання як предмет наукових досліджень успішно застосовується для вдосконалення психічної, емоційної та фізичної організації людини. Воно стало усвідомленим досягненням людей, які займаються аутотренінгом. Досить значними сугестивними можливостями відзначаються різні види мистецтва, особливо телебачення й кіно. Велику роль навіювання відіграє й у практиці різних містичних культів.

Навіювання як різновид соціальної психічної взаємодії між людьми розраховане на некритичне сприйняття тієї інформації, що передається. Тому воно застосовується в тих випадках, коли звернення до раціонального мислення непотрібне або небажане. Застосування засобів сугестії дозволяє глибоко впливати на думки, настрої, почуття, вчинки людей.

У чистому вигляді навіювання виступає рідко. Найчастіше воно сполучається з псевдологічним переконанням. Використання логіки, навіть у спекулятивній формі, привносить в емоціональне навіювання інтелектуальний компонент, що досить суттєво підвищує ефективність сугестії. Навіювання саме по собі як психологічний феномен не може бути поганим чи добрим. Воно становить закономірне психологічне явище. Негативним, шкідливим для особистості воно стає тільки тоді, коли застосовується з антигуманною метою, тобто критерій оцінки сугестії становить те, в ім'я якого соціального завдання вона застосовується.

Для об'єкта сугестії характерний безконфліктний (без роздумів і аналізу) прийом інформації, оскільки навіювання в стадії його сприйняття переживається як особисте, інтимне, дещо таке, що примушує до дій. До сугестивного впливу найчутливіші жінки та діти, особи з некритичним мисленням і низьким рівнем наукових знань, ті, що настраждалися в житті. Ефективність навіювання значно зростає через наслідування й емоційний резонанс (є вже у вищих ссавців), що робить просто необхідними колективні збори, медитації, обряди тощо. Вони посилюють вплив сугестії, що дає звільнення від минулих і формування нових стереотипів поведінки. Як наслідок змінюється світогляд. Важливу роль

в успішності навіювання відіграє уява людини, котра дозволяє створити досить фантастичні образи й цілі світи. Тут і кентаври з мінотаврами, і лісовики з русалками, й ельфи з гномами, словом, численні різноманітні істоти, які взаємодіють між собою найвигадливішим чином.

Характерною особливістю подібних фантазій є їх антропоморфність, тобто всі герої таких ілюзорних світів, у тому числі боги, мають суто людські переваги й недоліки, вони ворогують, сваряться, миряться, люблять і вибачають, як люди, тільки наслідки їх пристрастей мають більш грандіозні масштаби.

Людина в стані емоційної напруги здатна "розвинути уяву" до виникнення ілюзій та галюцинацій. Тоді вони переживаються як реальність і прирівнюються до неї. Сильні емоції звужують критичне усвідомлення дійсності й затримують свідомість у межах прищепленої програми дій чи сприйняття. Нервові імпульси, які сигналізують про руйнування організму, у таких випадках не досягають деформованої свідомості.

Високий емоційний фон сприяє також і функціонуванню механізму самонавіювання. Він може здійснювати й глибоке знеболювання, і гальмування будь-якої іншої чутливості. Самі емоції при цьому можуть бути як позитивними (радість, задоволення), так і негативними (страх, гнів, тривога).

Тонкий і тісний зв'язок навіювання та уяви підтверджується численними фактами. Багато людей знайомі з випадками, коли до тіла людини прикладають холодний предмет після навіювання про те, що він розпечений. У людини з'являються опіки. Причина подібної реакції організму зумовлена тим, що внаслідок сугестії уявні фантазії піднімаються до рівня галюцинацій, які людина сприймає як дійсність. Це і є навіювання, це і є трансформація уяви в навіювання. Звичайно, не так часто й не у всіх навіювання досягає такої інтенсивності. Є багато перехідних ступенів.

Таким чином, навіювання починається з емоційно насиченої уяви, яка починає сприйматися як реальність і діє на людину як реальність. Принципової різниці між навіюванням ззовні й самонавіюванням немає. Їх об'єднує уява. Більше того, не може бути навіювання без самонавіювання (А. С. Пушкін: "Вам обмануть мене нетрудно, я сам обманываться рад..."). Суб'єкт, який піддається сугестії, завжди є її співавтором, оскільки збагачує надану інформацію власною уявою. Наприклад, людям навіюють, що вони перебувають у саду. При цьому деякі з них бачать дерева у

цвіту, інші – стиглі яблука на деревах, треті – чують ще й спів птахів тощо. Таке співавторство вельми сприяє ефективності навіювання.

Реалізації сугестії сприяють також умови, які підвищують навіюваність суб'єкта. До них належать змінені стани свідомості, психологічна установка й конформність.

Установка – готовність суб'єкта до певної діяльності, вона настраює людину на конкретні дії або сприйняття, тобто це готовність сприйняти навіювання. Установка знижує критичне ставлення до дійсності, диктує характер сприйняття навіть усупереч здоровому глузду й реальності. Психологічна установка до сприйняття навіювання зближується з поняттям марновірства: чим сильніша віра в прикмету, тим інтенсивніший її вплив на психічний і емоціональний стан людини.

Психологічна установка, спрямована на формування активної життєвої позиції, життєстверджувальна, спонукає до подолання труднощів, перепон, переборення страху. У той же час вона може, навпаки, прирікати на пасивність, боягузтво, паралізувати волю. Страх виникає в умовах нестачі інформації (невідомість) і відсутності засобів захисту від небезпеки. Це почуття несвідоме й значно впливає на поведінку людини, звужує мислення, викривлює сприйняття, з'являється відчуття приреченості, безвиході, втрачається здатність до опору. У середні віки була поширена така притча: східний пілігрим зустрівся з Чумою й спитав у неї: "Куди ти йдеш?" Вона відповіла: "Я йду до Багдада, мені потрібно вбити 5 тисяч чоловік". Через деякий час вони зустрілися знову й пілігрим обурено заявив: "Ти сказала, що загубиш лише 5 тисяч, а вбила 50 тисяч чоловік!", на що Чума відповіла: "Ні, я загубила тільки 5 тисяч, усі інші вмерли від страху".

Конформність проявляється в несвідомому, пасивному наслідуванні соціального мікросередовища, у копіюванні уявлень, емоцій, вчинків і сприйняття. Це поняття психологічне. До нього наближається психофізіологічний феномен наслідування й суто фізіологічний процес, відомий як імітаційний рефлекс. Усе це різні рівні одного й того ж явища.

Уперше на феномен конформності звернув увагу В. М. Бехтерев у 1908 році. Він назвав його "суспільною заразою". Його джерело полягає в особливостях стадного життя тварин і адаптивності імітаційної поведінки. Ніяке навчання не обходиться без наслідування, тому що це найкоротший шлях передачі досвіду. Конформність полягає в основі багатьох явищ повсякденного життя: носять те, що модне, а не те, у чому

зручно або в чому людина справді добре виглядає; стають у чергу й купують товари, які в даний момент зовсім не потрібні тощо.

Конформна поведінка може охоплювати маси, проникнуті спільністю потреб, настроїв і почуттів. Мітинги, паради, демонстрації та інші масові заходи породжують спільне емоційне піднесення. Одночасно різко підвищується навіюваність людей, а керування їх поведінкою здійснюється за допомогою лозунгів, вигуків та ритмів, тобто на рівні першої сигнальної системи. Ця особливість активно використовується у культурах різного профілю. Не випадково усі екстрасенси й цілители-шахраї намагаються зібрати якнайбільше людей для посилення ефекту своєї діяльності.

Таким чином, сугестія забезпечується трьома психологічними феноменами: емоційною уявою, психологічною установкою та конформністю.

Навіювання буває прямим і опосередкованим. Під час прямого навіювання інформація, яка передається словами, безпосередньо адресується до системи керування психічною, чуттєвою або тілесною функцією. Наприклад, навіюється припинення головного болю – й він минає. У випадку опосередкованого навіювання припинення болю досягається за допомогою посередника: пацієнту пропонується прийняти знеболювальну таблетку (посередник), яка є абсолютно індиферентною (наприклад, глюкоза), а біль минає. До такого ж засобу можна віднести лікування шляхом накладення рук або маніпуляцій руками навкруги тіла пацієнта. Опосередковану сугестію можна здійснювати за допомогою фізичних, хімічних, біологічних, психічних факторів. Усі вони застосовуються в містичних обрядах.

Виділяють також адекватні та неадекватні типи навіювання. До першого типу належить навіювання, яке правильно відображає реальну дійсність і відповідає потребам людини, яка підлягає сугестії. Адекватним навіюванням можуть бути прищеплені справжні знання, деякі спортивні та професійні навички тощо. Усі навіювання, спрямовані на вдосконалення людини, на підвищення її пристосованості до умов реального світу, адекватні. Неадекватні – це навіювання ілюзорні. Вони інформативно викривляють реальну дійсність. Якщо людині запропонувати склянку підфарбованої води й навіяти, що вона п'є солодкий фруктовий сік, людина відчуватиме його смак. Але така ситуація буде неадекватною. Неадекватна сугестія в стані неспання призведе до роздвоєння особистості, яке стає більш рельєфним у разі навіювань, що потребують дій. Нав'я-

зані бажання вступають у конфлікт із вимогами інших норм поведінки в даній ситуації. Людина відчуває тяжку боротьбу двох мотивів: один вимагає поведінки, відповідної до даної обстановки, а інший унаслідок сугестії примушує діяти протилежним чином. Подібна ситуація, якщо вчасно з нею не розібратися, може мати погані наслідки.

Таким чином, навіювання – явище біопсихосоціальне. Воно біологічне стосовно мозкових механізмів, психологічне – за формою, соціальне – за змістом і суспільною спрямованістю. Утворюється своєрідна складна система, усі компоненти якої тісно пов'язані між собою й взаємозумовлені. Так, було встановлено, що психічний роздвоєності, яка спостерігається в разі сугестії, відповідає фізіологічна розірваність функцій кори головного мозку, розрив функціональних зв'язків між окремими його частинами. Розуміння причин подібних явищ пов'язане з теорією функціональних систем О. П. Анохіна. А саме, перед початком будь-якої діяльності в мозку людини створюється інформаційна модель поетапного й кінцевого результату дій. Сигнали із відповідних систем органів (зорової, тактильної, суглобно-м'язової, слухової тощо) постійно надходять у головний мозок і сповіщають про успішність чи невдачу всіх проміжних стадій процесу й про виконання дій, тобто вони сигналізують про те, наскільки відповідають одна одній побудовані віртуальні моделі і реально виконані дії. Якщо мета не досягнута, у мозок надходить інформація про невідповідність цих двох процесів і тут же в дії людини вноситься поправка. Така порівняльна мозкова система називається акцептором результатів дій або мозковою моделлю "потрібного майбутнього".

Під час сугестії створюються особливі умови. Мозкова інформаційна модель виявляється ізольованою від дійсності. До неї не надходять сигнали про неузгоджене функціонування інформаційної віртуальної моделі й реальної дійсності. Припустимо, людина їсть хліб, а їй нав'яли, що це шоколад. Для того щоб вона змогла спростувати безглуздість сугестії, до мозку повинна надійти інформація про те, що в роті не шоколад, а хліб. А вона не надходить, заблокована гальмуванням унаслідок навіювання, тобто ніщо не сповіщає людині про помилку й мозок залишається ошуканим.

Формування ізольованих функціональних систем значно полегшується в разі сильних емоцій. Ось чому для реалізації навіювання необхідне поєднання уяви з емоційним напруженням.

Навіювання може здійснюватися в станах неспання чи сну. Гіпноз – сон, зумовлений навіюванням. Головна відмінність полягає в тому, що людина прекрасно чує гіпнолога, між ними встановлюється мовний зв'язок (рапорт). Однак людина не здатна співвідносити те, що говорить їй гіпнолог, ні із зовнішніми обставинами, ні зі своєю поведінкою, яка в цей час не контролюється свідомістю. Під час гіпнозу відбувається пригнічення волі, тому людині можна навіяти дуже багато, окрім того, чого не було у власному досвіді. Наприклад, корінним мешканцям Африки, які ніколи не покидали її меж, неможливо навіяти поняття снігу, холоду й пов'язані з ними відчуття.

Зосередження погляду на блискучому предметі або стук метронома слугують додатковими подразниками, які викликають стомлення відповідних аналізаторів, що прискорює перехід до сну. Такий прийом звичайно поєднується із мовним навіюванням: пропозиція розслабитися, відчуття вагу повік, ніг, рук тощо. Це свідчить, що процеси, які відбуваються в лівій півкулі (реакції на слова), надзвичайно важливі для введення людини в стан гіпнозу, але в самому гіпнозі функції лівої півкулі гальмуються, а права півкуля виходить з-під її контролю, тобто різко підвищується регуляторний вплив першої сигнальної системи. Такий перерозподіл взаємовідносин між півкулями мозку може сприяти виявленню творчих потенцій особистості. У принципі гіпноз – це окремих випадок імітаційної поведінки. Людина, що гіпнотизується, охоче й навіть із полегшенням бере на себе другорядну роль і некритично виконує накази гіпнотизера. При цьому зберігається відповідальність перед гіпнотизером за виконання навіювання, яка все ж таки має свої межі, оскільки інструкції, що суперечать етичним установкам особистості, відкидаються.

Розрізняють три стадії гіпнозу:

– дрімотний стан характеризується тим, що піднята рука вільно падає, зберігається тільки непевне відчуття того, що відбувається. У принципі навіювати можна вже й на цій стадії;

– каталептоїдна фаза або воскоподібна гнучкість суглобів і м'язів. Можна підняти руку або ногу людини, і після відпускання вона залишиться в тому ж самому положенні. Людину можна покласти шиєю та п'ятками на які-небудь опори, і вона утримається в цьому ж положенні навіть після навантаження на неї якоїсь додаткової ваги. Це можливо тому, що під час гіпнотичного навіювання виключається будь-який

конкурентний вплив інших подразників і сила навіювання стає практично непереборною;

– сомнамбулічна фаза відзначається тим, що в людини відкриті очі, вона відповідає на запитання й може виконувати нескладні рухи. Дещо загальмована тільки її мова. У цілому вона створює враження активно діючої людини. Такої фази без додаткових засобів гіпнотизування можна досягти лише в 5 – 10 % людей.

Гіпноз досить широко застосовується в медицині, але він ефективний тільки під час лікування функціональних розладів, які виникли на нервовій основі. Ступінь навіюваності зумовлюється типом нервової системи, але абсолютно не навіюваних людей немає. Усе залежить від бажання й усвідомлення необхідності занурювання в гіпнотичний сон людиною, витримки й упевненості в собі гіпнолога. Оволодіти методикою, навчитися може будь-хто, від зовнішніх даних це не залежить.

Широко розповсюджене хибне міркування, що гіпнотичною силою наділені не тільки окремі люди, а й деякі види тварин, наприклад змії. Воно підкріплюється різними описами гіпнотичного впливу тварин на людей. Гіпнотичний стан можна викликати в різних тварин: раків, крабів, жаб, ящірок, птахів і ссавців. Наприклад, якщо курку перевернути догори ногами, покласти на спину, витягти їй шию та притримати голову й ноги, вона завмирає на декілька хвилин. Якщо жабу перекинути на спину й короткий час протримати лапи притисненими до тіла, то потім їй можна надати будь-якої пози. Одночасно відбувається зниження чутливості (анестезія). Механізм гіпнозу тварин: коли тварину силоміць приводять у неприродне для неї положення, вона робить відчайдушні спроби вивільнитися. Якщо вони виявляються марними, то її нервова система не витримує напруги й розвивається охоронне гальмування. Воно становить захисний процес, який оберігає нервову систему від виснаження й загибелі. Різке гальмування рефлексу свободи під час знерухомлення й у складній для тварини ситуації, що спричинює катаlepsю, біологічно доцільне тому, що нерухома тварина або стає невидимою для супротивника, або блокує його агресивність.

Для людини, окрім затаювання, доречним виявляється й перехід до імітаційної поведінки, відмова від власного вибору й слідування за лідером.

8.2. Передумови виникнення та збереження магічно орієнтованого світогляду

Існують різні визначення магії, але всі вони незмінно підкреслюють одну її особливість: в основі магії завжди перебуває віра в надприродні сили й у здатність людини за допомогою цих сил контролювати зовнішній світ. Ці уявлення базуються на певному світогляді людей і тісно пов'язані з марновірством. Воно становить своєрідну теорію, яка знаходить практичне вираження в певних магічних діях:

- якщо люди вірять, що існують демони, то це обов'язково приведе до думки, що ці темні сили можна використовувати;
- якщо люди вірять, що все у світі визначається рухами зірок, то виникає природне бажання визначити долю якоїсь людини за сузір'ями в момент її народження тощо.

Таким чином, магія – це обряди, пов'язані з вірою в здатність людини надприродним шляхом впливати на інших людей, тварин, явища природи, а також на уявних духів і богів. Магічні дії, як правило, складаються з таких основних елементів:

- матеріальний предмет або речовина, які становлять необхідний інструмент для досягнення бажаного результату;
- словесне заклинання – прохання чи вимога, з якими звертаються до надприродних сил;
- певні дії й рухи без слів (обряд).

Люди ще на початку антропогенезу навчилися об'єднувати в думках явища, котрі були пов'язані між собою в дійсності. Але через нестачу об'єктивної інформації вони досить часто помилково доходили висновку, що асоціаціям у думках повинні відповідати такі ж зв'язки між предметами та явищами в реальності. Керуючись цим, люди намагалися відкривати, передбачати й викликати певні події способами, які мали суто фантастичний характер. Магічні мистецтва й походять від такого помилкового змішання ідеального зв'язку з дійсним. Людство завжди вірило в можливість містичних операцій, завдяки яким досягало двох цілей:

- пізнання фактів, які перебувають за межами звичайного досліду;
- набуття влади над зовнішнім світом, якої не можна досягти звичайними засобами.

Звідси витікає настійливий потяг знати майбутнє (ворожіння), лікування хвороб, продовження термінів життя, здобування багатства, за-

стосування магічних прийомів для шкоди й користі ближніх. Навіть ілюзорне вирішення таких життєво важливих питань привертало увагу багатьох людей протягом усієї історії існування людства.

Виникнення магії в антропогенезі

Час виникнення магії вчені відносять до періоду первісного суспільства, точніше – до епохи пізнього палеоліту кам'яного віку. Є дані, що магічні обряди й вірування існували вже в неандертальців, які жили 80 – 50 тис. років тому. Мова йде про поховання (склади) ведмежих кісток у мустьєрських печерах Драхендох (Швейцарія), Петерсхеле (Німеччина), Регурда (Франція) тощо. Первісні люди, зберігаючи ведмежі черепи й кості, сподівалися, що це дасть можливість забитим тваринам повернутися до життя. Такий обряд зберігся не тільки в багатьох племен із первісним укладом життя, а й серед цивілізованих народів (мисливські хатки з опудалами та рогами забитих тварин).

У верхньопалеолітному періоді (40 – 10 тис. років тому) у первісних людей магічні уявлення й обряди вже були достатньо розвиненими. Так, у Піренеях (Іспанія) була відкрита печера, яка одержала назву Альтаміра. На її стінах і стелі руками первісних художників були зображені кабани, зубри, олені та інші тварини, на яких полювали люди того часу. У Франції в печері Монтеспан знайдені залишки трьох скульптур, які зображали печерних левів. На ший та грудях одного з них чітко розрізняються сліди від дротиків і списів, якими первісні люди кидали в цю скульптуру. Інші ж дві статуї були повністю розбиті через часте влучання.

Найбільш відомою серед подібних знахідок (на сьогодні їх налічується понад сотню) є печера Ласко (Франція). Тут знайдена велика кількість малюнків первісних людей. На тіло зображених тварин і поряд із ними нанесені насічки, які символізують політ дротиків і поранення звіра. Багато малюнків мають сліди від улучання в них справжніх списів.

Корені магії слід шукати в матеріальних і суспільних умовах життя людей. Первісний стан людства іноді зображають ідилією, коли люди як улюбленці природи одержували від неї в дарунок усе необхідне для життя. Це омана, життя палеоантропів було досить суворим і навіть трагічним: майже 50 % населення не доживало до свого 20-річчя, а близько 40 % вмирало до 11 років. Трудова діяльність первісних людей і всі їх

зусилля, спрямовані на виживання, нерідко закінчувалися безрезультатно. Це викликало невпевненість у своїх силах і майбутньому.

Відсутність реальних способів, які б гарантували надійні та постійні результати промислової діяльності, і стала основною причиною того, що люди кам'яного віку звернулися до пошуків ірраціональних впливів на природу. Вони були впевнені, що за допомогою магічних обрядів можна вступити в контакт із могутніми надприродними силами, здатними захистити людину від стихій природи, від усіх злих духів та істот, допомогти в досягненні якоїсь практичної мети тощо.

Таким чином, власна слабкість певною мірою компенсувалася уявленням про можливість допомоги ззовні. Це дозволяло нормалізувати психічний стан, набути впевненості в собі.

У свою чергу, це зумовлювало більш чітке виконання необхідних дій, що сприяло й швидшому досягненню мети. Створювалося ілюзорне враження, що своєчасне виконання необхідних обрядів може забезпечити допомогу надприродних сил і успішність досягнення практичного результату.

Біологічні передумови магічного світогляду

В основі формування й життєздатності магічного світогляду полягає специфіка функціонування нашої нервової системи та органів чуття. Сприйняття дійсності починається з рецепторів, які генерують нервовий імпульс, котрий надходить до кори головного мозку із швидкістю 30 – 120 м/с. Якщо збудження поширюється на підкіркові формації (перш за все на лімбічну систему), виникає емоційне переживання. При цьому збуджуються центри, які регулюють діяльність внутрішніх органів, змінюючи їх функціонування ("вчитування", словесні замовляння можуть сприяти одужанню, особливо в умовах емоційно насиченого переживання людини). Найсильніше відчуються зміни в роботі серця, що помилково зумовило уявлення про нього як про орган чуття ("серцем відчуваю"). Коли збудження (нервовий імпульс) повертається до кори, виникає почуття. Однак воно не зводиться тільки до фізіологічної роботи внутрішніх органів: якщо людині ввести адреналін, вона відчуватиме серцебиття, тремтіння та інші характерні симптоми, але почуття страху не переживатиме. Основу почуттів складають не стільки процеси збудження, які надходять до неокортексу із внутрішніх органів, скільки процеси, зумовлені зовнішнім подразненням, котре поширюється потім і на підкіркові формації, набираючи певного емоційного забарвлення.

Містично орієнтоване сприйняття дійсності зумовлене заміною свідомого рівня керування поведінкою на підсвідомий, який головним чином і забезпечується емоціями. Оскільки відповідні центри зосереджені в конкретних структурах головного мозку, то до тих пір, доки в людей зберігається довгастий, середній і проміжний мозок (центри емоцій і керування вегетативними функціями організму), будуть зберігатися й біологічні передумови містичного світосприйняття.

Психологічні передумови магічного світогляду

Існування біологічної основи емоцій дозволяє краще зрозуміти їх роль у формуванні адекватної програми поведінки тварин і людей. Їх значення полягає в тому, що вони дозволяють в умовах невизначеності обрати більш-менш доцільну послідовність дій на рівні психологічних стереотипів. Емоції, на відміну від почуттів, не зникають разом із припиненням дії подразника. Вони зберігаються в пам'яті й сильно пов'язуються з мотивом, закріплюючи індивідуальне ставлення суб'єкта до конкретної ситуації або явища. Це й примушує особу діяти тим чи іншим способом залежно від обставин. Здійснюється фіксація потреби й предмета. При цьому потреба переходить у мету, а діяльність стає цілеспрямованою. Утворюється певна мотиваційна психічна активність – механізм виникнення змісту життя та його перспектив.

У людини з дитинства встановлюються динамічні стереотипи ставлення до середовища, що зумовлює формування певного характеру, який складається відповідно до особливостей анатомічної будови головного мозку людини та балансу між позитивними та негативними емоціями. Негативні переживання звичайно пов'язані із засвоєнням складних нових навичок (зворотний бік безумовного рефлексу економії сил). Позитивні емоції супроводжують реалізацію вже відомих навичок. Іншими словами, якщо людина вже щось знає або добре вміє, вона буде із задоволенням займатися саме цим видом діяльності й навпаки. Ламання ж таких стереотипів викликає негативні емоції. Тому, якщо людина вірить в існування надприродних сил, спроби переконати її в хибності цих уявлень наштовхуються на активну протидію, ворожість і опір.

Таким чином, психологічні стереотипи, які спираються на емоційні переживання, становлять основу для розвитку некритичного (несвідомого) сприйняття дійсності та містичного світогляду. Крім того, у лю-

дини можливі такі особливі стани психіки як ілюзії та галюцинації. Ілюзії – викривлене сприйняття, обмани слуху та зору. До них належать:

- зорові ілюзії, котрі виникають майже у всіх людей. Наприклад, однакові стрілки з різноспрямованими кінцями виглядають як різні за розміром; паралельні лінії, перехрещені косими штрихами, вважаються кривими тощо;

- фокуси, пов'язані з вправними маніпуляціями рук, використанням різноманітних механічних, оптичних, електричних апаратів, підміною артиста двійником тощо;

- парейдолії – своєрідні примхливі образи, які створюються уявою людини із обрисів тріщин і хмар, орнаментів килима, візерунків світла й тіні тощо;

- ілюзорність може бути наслідком поверхневої уваги, нечіткості сприйняття, а також страху, тривоги та інших емоційних станів. Наприклад, через погане освітлення й страх можна прийняти одяг, що висить у кутку, за людину, а в завиваннях вітру почути плач або монотонний погрозовий спів тощо;

- ілюзії психічно хворих, коли, наприклад, портрет шкірить зуби й підморгує; у здорових людей може створюватися враження, що колеса поїзда під час руху ніби промовляють якесь слово чи фразу тощо.

В усіх цих випадках спостерігається лише викривлене сприйняття об'єкта, який реально існує.

Іншим різновидом викривлення сприйняття можуть бути галюцинації, коли людина ясно "бачить" і "чує" дещо невизначене, хоча насправді нічого немає, тобто це уявне, хибне сприйняття.

Причинами галюцинацій можуть бути:

- психічні розлади (шизофренія, хронічний алкоголізм тощо). Іноді галюциаторні уявлення складаються в цілі сцени. Зорові образи звичайно відзначаються або дуже великими, або малими розмірами, комбінуються із слуховими й тактильними галюцинаціями, безперервно переміщуються;

- гіпнагогічні галюцинації можуть виникати в психічно здорових людей у стані дрімоти: людина ще не спить і процес гальмування клітин кори головного мозку проходить через одну із його проміжних стадій – парадоксальну, коли реакція на слабкі подразники сильніша, ніж на сильні. У цьому стані (перед засинанням або відразу після про-

кидання) й можливі галюцинації. Уявлення, що виникають, видаються навіть яскравішими за реальні образи;

- наркотичні галюцинації;
- слухові та зорові галюцинації виникають також в умовах, коли людина напружено прислухається до окремих звуків або вдивляється з метою щось побачити (ворожіння на "нареченого" із свічками та дзеркалом).

Галюцинації звичайно виникають унаслідок тимчасової аномальної активації різних ланок кори під впливом яких-небудь зовнішніх подразників, іноді майже непримітних.

Здатність нашого мозку до галюцинацій широко використовується в усіх магічних ритуалах як "доказ" існування надприродних явищ. При цьому треба мати на увазі, що магія бере початок зовсім не в обмані. Чаклун сумлінно вивчає свою професію й сам більшою чи меншою мірою вірить у неї. Він одночасно і ошуканий, і ошуканець. Якби таємні знання були просто вигадані з метою обману, то достатньо було б простих фокусів, які сприяли б досягненню мети. Але ми маємо справу з опрацьованою та систематизованою псевдонаукою, тобто магія – це щира, але помилкова система уявлень, вироблена людством на ранніх етапах становлення свідомості й пізнання зовнішнього світу.

Загальний погляд на практичну дієвість такої системи може бути приблизно таким: більшу частину вдалих випадків слід віднести на рахунок природного розвитку подій, які видаються за магічні. Певна кількість випадків може бути вдалою лише випадково. Основна ж частина магічних дій невдала, але саме їх маг і не бере до уваги, діючи головним чином за допомогою мовних викрутасів: застосовуються багатозмістовні фрази, висуваються безглузді умови, котрі не можуть бути виконані через певні особливості психіки людини, з наголошенням, що нехтування ними призведе до невдачі. Наприклад, якщо людина прагнула одержати золото із якихось дешевих компонентів, середньоазійський алхімік міг запропонувати їй рецепт, але із заборонаю протягом трьох днів думати про мавп. Для кожного з нас очевидна апріорна неможливість виконати таку умову. Подібних випадків достатньо в практичній діяльності будь-якого чаклуна. Крім того, якщо результат діяльності мага виявляється невдалим, у нього завжди напоготові пояснення типу: якийсь інший чарівник перешкодив успішності його чаклування або негативні наслідки могли б бути ще більшими, якби не він тощо.

Нехтування невдалими випадками взагалі характерне для всіх аполетів тасмних знань. Ще Р. Бекон у "Новому органіоні" писав: "Людський розум, коли він засвоїв якесь положення (внаслідок загального визнання чи внаслідок задоволення, яке воно дає), намагається з усього знайти для нього нову опору й підтвердження. Найпереконливіші та найчисленніші приклади можуть суперечити цьому, але він не помічає їх або нехтує ними. Він скоріше відкине їх з непереборним і несправедливим упередженням, ніж пожертвує заради них авторитетом своїх перших висновків".

Соціальні передумови магічного світогляду

Біологічні та психологічні особливості кожної людини суттєво модифікуються під впливом її соціального оточення, у тому числі й специфіки виробничої діяльності. Там, де результати виконання тих чи інших конкретних дій гарантовані, фантастичні вигадки, припущення й пов'язані з ними дії виявлялися зайвими. Навпаки, там, де цей результат не вдавалося вочевидь пов'язати з практичними діями, де все ще залишалася суттєвою ймовірність не тільки невдачі, а й ризику, такі фантастичні припущення та відповідні ритуали тримаються дуже довго. Практичне значення таких церемоній спочатку полягало, як і у тварин, у навчанні за допомогою імітації найважливіших ситуацій. У ході історичного розвитку й накопичення технологічного досвіду деякі з таких прийомів (потрібні, корисні) продовжували включатися в "ділові ігри", а решта (непотрібні) – відкидалися. Але завжди залишалися прийоми, ефективність яких не вдавалося ні однозначно підтвердити, ні категорично спростувати. Саме вони найдовше залишалися в магічній сфері діяльності людини. Такі опорні маніпуляції застосовувалися у випадку сумнівності досягнення бажаного результату.

В історії людства таємні знання трималися не однією тільки власною силою. Незважаючи на всю свою примітивність, вони поєднувалися з іншими, досить розумними й обґрунтованими прийомами. Те, що, на думку стороннього спостерігача, виглядало як "священне пророцтво", часто виявлялося згодом кмітливої людини про минуле та майбутнє. Ворожіння слугувало чаклуну тільки приводом для справжнього розслідування, давало можливість опитати людей і психологічно підготувати аудиторію. Певні зовнішні ознаки (тремтіння рук тощо) часто видавали як винуватого, так і його віру в здатність чаклуна відкрити його таємни-

цю (прислів'я "на злодії шапка горить"). Навіювання впевненості у всемогутності чаклуна та неминучості покарання могло навіть убити жертву такого розслідування.

У примітивних суспільствах маг часто уособлював жерця й чаклуна, унаслідок чого мав на своєму боці всю переконливу силу влади. Крім того, він часто був ще й лікарем. Це дозволяло йому, додатково до пророцтва щодо життя й смерті, застосовувати відповідні напої та засоби. Неабияку роль у підтримці віри відігравали й спиритні фокуси та наслідувальна поведінка.

Потреба слідування нормам, прийнятим у тому чи іншому суспільстві, є причиною того, що відповідні соціальні умови впливають на формування певного світогляду людей. Прикладом можуть слугувати історичні прецеденти, коли через те, що люди масово не вірили в існування духів, магічні маніпуляції майже зникали із суспільної практики (Давня Греція, Європа часів Просвітництва, СРСР та ін.).

Наведений короткий аналіз еволюції магії свідчить, що в достатньо розвинених культурах зростання інтересу до магічних і таємних явищ практично повністю зумовлюється соціальною й психологічною нестабільністю. Магічні ритуали в уявленні примітивної свідомості являють собою спробу елементарно упорядкувати світ навкруги людини тими засобами, які їй доступні. Таким чином, магічний світогляд є невід'ємною частиною психічного відображення зовнішнього світу людиною з нерозвиненою свідомістю та інтелектом. Він зумовлюється існуванням невизначеності у всіх сферах життя людей. Чим більша така невизначеність, тим більша вірогідність прийняття рішення на емоційному рівні й формування магічного сприйняття світу.

Причини збереження магічного світогляду в сучасній культурі

Протягом історичного розвитку людства були періоди, коли віра в можливість використання магічних сил охоплювала всі прошарки суспільства, іноді вона витіснялася в його нижчі верстви, а потім знову охоплювала все людство. Пліній уважав, що "магія – найбільш оманливий різновид мистецтва, який принаймні зберігається у світі впродовж багатьох віків". І зараз майже 38 % американців у віці 18 – 24 роки вважають астрологію наукою. Такої ж думки дотримуються 16 % людей 30 – 50 років і 25 % – від 50 років і більше. Аналогічна ситуація характерна для Франції, Німеччині й Англії. Б. Шоу свого часу стверджував, що

"англійці швидше відмовляться від своїх колоній, ніж від віри в духів". Тільки в Лондоні зараз є приблизно 12 тисяч клубів духовидців. Тут відбуваються всесвітні симпозиуми, семінари й форуми чаклунів, відьом, спіритів та інших представників окультних "наук".

Оскільки численні магічні прийоми та впевненість у їх придатності для вирішення тих чи інших проблем протягом чималого часу схвалювало людство, то в їх основу повинно бути покладене щось реальне з погляду певних людей, тобто:

- повинні бути такі явища, котрі породжують упевненість в існуванні вищих істот і таємних сил;
- необхідно, щоб (хоча б інколи) магічні прийоми досягали бажаного результату.

В іншому разі віра в магію давно б розвіялася. Найбільш сприятливими для магічних маніпуляцій є такі сфери життєдіяльності людини як збереження здоров'я, забезпечення продовження роду, виробнича діяльність, пов'язана з невизначеністю та ризиком, тощо. Провідниками містичних ідей є "очевидці" успішності певних магічних заходів та люди, у яких нібито є знайомі, котрим вони допомогли. У поєднанні з дефектами наших органів чуття, навіюваністю, психологічними та суспільними стресами, інтелектуальним дефіцитом, переходом на емоційний рівень регуляції поведінки в невизначеній ситуації й моральною деградацією певної верстви населення вони створюють психологічну та соціальну базу для життєвості магічного світосприйняття.

8.3. Анімізм, спіритизм і теософія

Виникнення й розвиток анімізму

Необізнаність із силами, які керують діяльністю людини, відіграла вирішальну роль у виникненні уявлень про душу й дух як категорії, відмінні від тіла й протилежні його потребам. Мислячих людей на низькому рівні культури, мабуть, більше за все цікавили дві групи біологічних проблем. Вони намагалися зрозуміти, чим відрізняється живе й мертво тіло, у чому причина неспання, сну, екстазу, хвороби й смерті, що таке образи людей, які приходять у снах і видіннях.

В антропогенезі виникнення уявлень про існування душі та її по тойбічне життя тісно пов'язане з формуванням магічного світогляду в

пізніх неандертальців. Вони найбільшою мірою відповідають безпосередньому свідченню чуттів, а відповідне вчення згодом одержало назву анімізму. Подальший розвиток подібних уявлень зумовив формування численних культів, теорій і обрядів, які по-різному пояснюють роль і місце душі в діяльності людей і богів. Виник культ померлих родичів, а також різноманітні варіанти влаштування потойбічного (паралельного) світу та можливостей контакту з ним.

Згодом поняття душі було поширене й на тварин і на матеріальні предмети. Дикуні розмовляють із ними, поважають і навіть карають за нібито завдане ними зло (приблизно так діти поводяться з іграшками). Примітивний анімізм у всіх народів був невичерпним джерелом міфів та казок. Одна з основних ідей анімізму (душа може залишити тіло й перейти до іншої людини або тварини) органічно пов'язана з уявленнями про перевертнів. Віра в них підтримувалася деякими психічними розладами, за яких люди поводитись як звірі і навіть уявляли себе перетвореними на диких звірів. Первісна фантазія за дитячого стану розуму людства населила весь зовнішній світ найрізноманітнішими матеріальними та духовними сутностями, з якими віруюча людина "стикалася й спілкувалася" досить регулярно.

У зв'язку з духами, згідно з уявленнями примітивної, хворої чи запаленої свідомості, перебувають й такі нічні демони як вампіри. Реальною основою для появи таких уявлень міг слугувати слабкий розвиток медичних знань, коли в багатьох випадках не могли правильно встановити діагноз. Бували випадки, коли хворі без усякої видимої причини з кожним днем ставали все бліднішими та слабкішими, доки не вмирили. Дикунський анімізм, природно, повинен був шукати задовільні пояснення таких явищ і знаходив їх в уявленні про існування злих духів, які виїдають душу, серце або випивають кров своїх жертв. Подібні вірування в найрізноманітніших модифікаціях є в багатьох народів.

З уявленнями про вампірів тісно пов'язане й вірування у зомбі. Воно особливо поширене в Африці та на Гаїті. Зомбі називають псевдомерців, які підкоряються закляттям чаклуна й оживають після смерті. Вони позбавлені розуму й можуть чинити страшні речі, наприклад, убити власну матір або дітей. До Америки такі уявлення були завезені з Африки (Дагомея) разом із рабами та жерцями культу вуду. Американський етноботанік В. Девіс установив, що причиною цього явища

може бути нервово-паралітична отрута тетродотоксин, яка приблизно в 500 разів сильніша за ціанистий калій. Вона міститься в рибі, котру називають двозуб (діодон хістрикс). В Японії вона відома під назвою "фугу" й уважається рідкісним делікатесом, а для її приготування потрібен кухар із спеціальною кваліфікацією. Ареал існування цієї риби частково збігається з акваторією країн, які відомі проявом ефекту зомбі. Чаклуни вуду використовують двозуба для приготування "порошку зомбі". Тетродотоксин може привести людину у стан, близький до смерті: спочатку дуже уповільнюється дихання, а потім настає параліч. Менша доза викликає подібні симптоми, але людина залишається живою, зберігає свідомість, проте не може спілкуватися з іншими людьми. Після прийняття протиотрути ефект тетродотоксину знімається без шкідливих наслідків для здоров'я. Одуження може настати через деякий час (6 – 8 діб) і без протиотрути. При цьому усвідомлення власного "я" може повернутися частково або не повернутися зовсім, але автоматизми зберігаються, що дозволяє керувати поведінкою людини, здатної бездумно, автоматично виконувати якісь елементарні дії, навіяні ззовні.

Анімїст визнає, що духовні сутності керують явищами матеріального світу й життям людини або впливають на них тут чи в загробному житті; вони можуть спілкуватися з людьми за допомогою видимих образів або голосів. Це повір'я досить розповсюджене у примітивних племен. Люди, які помічають духів, що з'являються їм уві сні або у видіннях, і можуть розмовляти з ними, визнають об'єктивність голосу та образу духів.

Сон і сновидіння

Між сном та реальністю для примітивної людини різниці немає, як відсутня вона й для її оточення. З цим явищем пов'язані численні вірування та легенди. Багато мандрівників описували випадки, коли найняті в тубільців вантажники чи гребці зранку вимагали заплатити їм за роботу, яку вони нібито виконували уві сні. У сновидіннях люди спілкувалися з богами, душами померлих, відвідували різні місцевості і вважали це дійсністю. Існувала спеціальна система тлумачення сновидінь, різні варіанти й модифікації якої збереглися й до сьогодні.

У ряді випадків система тлумачення сновидінь має певні підстави. Мова йде про так звані "діагностичні сновидіння". А саме, захво-

рювання серця (інфаркт міокарда, стенокардія) провокують кошмарні сновидіння, сильне відчуття страху, смерті, падіння в безодню тощо. Захворювання легенів (плеврит, туберкульоз, пневмонія) пов'язані з такими видіннями в сні: людина намагається випірнути з води й не може; на грудях лежить якийсь вантаж і скинути його не вдається; людина намагається пролізти в якусь щілину й застряє тощо. Якщо запевняти людину з дитинства, що вживання сирого м'яса шкідливе для здоров'я, то в разі справжніх хвороб їй може наснитися саме сире м'ясо. Терміни передбачення хвороби уві сні майже повністю збігаються з її інкубаційним періодом.

Важливу роль сновидіння відіграють і в психоаналізі. Уперше на це звернув увагу З. Фрейд у своїй праці "Тлумачення сновидінь". Він розробив концепцію про надсвідомість як складну систему взаємодії свідомого й підсвідомого в людини. При цьому основний акцент Фрейд робив на сексуальному комплексі. Значною мірою це зумовлювалося особливістю його пацієнтів: він практикував у забезпечених верствах суспільства, де майже не зустрічалися ніякі інші життєві проблеми, які було б необхідно стримувати внутрішнім цензором. Фрейд показав, що сновидіння містять не тільки явний, очевидний зміст, який можна переказати, а й потаємний. Щоб зрозуміти його, тлумач потребує додаткової інформації відносно особистості пацієнта. Одним із найбільш поширених прийомів він уважав метод вільних асоціацій. Крім того, на думку З. Фрейда, багато сновидінь виникає внаслідок витіснення неприємних думок, їх переміщення в безпечний контекст. У сновидіннях відбувається катарсис (очищення), який дозволяє зняти психічне напруження, що виникає через суперечність між бажаннями людини та моральними нормами, прийнятими в її найближчому суспільному середовищі або прищеплені з дитинства.

Погляди З. Фрейда на роль сновидінь були неодноразово перевірені багатьма вченими, які встановили їх неадекватність реаліям життя за декількома положеннями:

- програми поведінки людини (за Фрейдом) залежать від біологічних мотивів, а моральні установи суспільства тільки заважають їх реалізації. Але такі взаємовідносини далеко не вичерпують справжнього значення соціальних факторів у житті людини;
- Фрейд ігнорує той факт, що за силою впливу на поведінку людини соціальні фактори та мотиви часто переважають над біологіч-

ними, оскільки саме вони визначають самовідчуття індивіда як особистості, ступінь його самоповаги;

– за Фрейдом, сновидіння не підлягають соціальним впливам. Це символи, в яких замасковані заборонені мотиви й комплекси, пов'язані головним чином із сексуальною енергією (лібідо). Фундаментальні дослідження відповідних фахівців довели, що сновидіння, пов'язані з трудовою діяльністю та виробничою сферою, становлять близько 60 % усіх сновидінь, з сім'єю та здоров'ям – 32 %, з сексом – 8 %. У переважній більшості випадків вони не цікаві.

Осяяння під час сну описані багатьма людьми. Їм завжди передують тривалий період напруженої діяльності свідомості, котра й запускає "машину" підсвідомих процесів. Психологи рекомендують: якщо людина "б'ється" над певною проблемою й не може її вирішити, краще відкласти пошук необхідного рішення на деякий час і створити можливість для роботи підсвідомості. Оптимальний варіант буде знайдений нібито сам собою, раптово. Це пов'язано з тим, що дуже часто стандартні прийоми й загально визнані істини виявляються неефективними для знаходження принципово нового вирішення наукової проблеми (Д. І. Менделєєв) або створення художнього образу (О. С. Пушкін, Данте та багато інших). Логіка тут не спрацьовує, тому що необхідно радикально порвати з "вічними істинами", а це психологічно дуже важко. У зоні підсвідомої психічної діяльності процеси стандартизації менш дисципліновані й можливі несподівані комбінації, шалені ідеї. Уві сні контроль свідомості втрачається й та інформація, котра міститься в підсвідомості, виходить у сферу свідомого у вигляді образів (активується потилична ділянка нової кори правої півкулі головного мозку).

Згідно із сучасною теорією сну й сновидінь, у разі засинання в корі головного мозку в першу чергу загальмовуються зв'язки другої сигнальної системи, бо вона швидше втомлюється. Людина перестає усвідомлювати те, що відбувається навколо неї: ще чує голоси, але не розуміє слів; очі ще дивляться на сторінку книги, але зміст прочитаного не доходить до свідомості тощо. Подібний стан триває недовго – декілька секунд. Потім загальмовуються процеси й у першій сигнальній системі, діють лише безумовно-рефлекторні зв'язки, центри яких зосереджені в довгастому мозку: людина може, не прокинувшись, від-

смикнути руку в разі уколу, чхати, кашляти, змінювати положення тіла тощо.

Розрізняють дві фази сну: повільний і швидкий сон. Повільний (ортодоксальний, δ) сон виник у ході еволюції раніше від швидкого. Він характеризується тим, що електрична активність кори головного мозку поступово затухає (стадія дрімоти). Із часом (у ссавців і людини) з'являються сонні веретена (прискорення ритміки до 13 – 16 коливань за секунду). Їх поява свідчить про перехід до неглибокого сну. Потім настає глибокий сон із типовим δ -ритмом (0,5 – 2 коливання за секунду). Швидкий (парадоксальний) сон в еволюції уперше з'являється у птахів і триває декілька секунд. У ссавців він займає вже від 6 до 30 % часу всього сну. Найтриваліший швидкий сон спостерігається в новонароджених (до 90 % у кішок та приматів). Він характеризується швидкими рухами очей приблизно через 1 – 1,5 години після засинання. На цій стадії людина бачить сновидіння. Вона триває декілька хвилин. Відмінну особливість сновидінь становить те, що в них переважають емоції страху й тривоги (понад 30 %), позитивні емоції виникають досить рідко. Потім іде друга фаза повільного сну й цикл повторюється. Час швидкого сну зростає до 30 хвилин перед тим, як людина прокидається.

Характер сновидінь значною мірою визначається типом нервової системи людини, наприклад, сангвініки (сильний, урівноважений, спокійний тип) взагалі рідко бачать сновидіння, а меланхоліки (слабкий, неврівноважений тип) дуже часто бачать яскраві, сюжетно оформлені сновидіння, часто з негативним забарвленням, яке переходить у кошмари. Якщо розглянути сновидіння всіх чотирьох типів темпераменту (сангвініки, холерики, флегматики та меланхоліки), то, переходячи від останнього типу до першого, збільшується розмитість образів, зникають кольорові картини, з'являється розірваність сюжету, зникають страхи та кошмари. Обмеження часу швидкого сну змінює стан свідомості, і для людини характерними стають страх, збудження, гіперсексуальність, галюцинації, різноманітні видіння тощо.

Різні зовнішні й внутрішні подразники можуть змінювати характер сновидінь. Наприклад, замерзлі ноги викликають сновидіння, пов'язані з холодом; грім – з битвою, війною; незручне положення тіла, звислі ноги – з ходінням над прірвою, падінням; голова під подушкою – з тягарем, який може поховати живцем; локальні болі – з бій-

кою, каліцтвом тощо. Внутрішні подразники пов'язані з виникненням діагностичних сновидінь.

Дуже часто сновидіння в образній формі відображають переживання й думки людини. Особливо це характерно для нав'язливих думок, занепокоєння перед екзаменом, якоюсь важливою подією, тривоги за хвору людину тощо. Імовірність того, що вони збудуться, досить велика, оскільки звичайно аналізується об'єктивна інформація, але на іншому рівні сприйняття (анатомічна основа: гіпокамп – інформаційна система підсвідомості). І все ж таки, коли наяву відбувається щось подібне до баченого уві сні, люди, не ознайомлені з особливостями роботи власного головного мозку, схильні вважати свої сновидіння "пророчими".

Велика кількість сновидінь є ознакою порушень процесів сну та підвищеної збудливості нервової системи через несприятливі умови життя або хвороби; психічної або фізіологічної розрядки перевтомленого головного мозку; надлишку інформації, яку необхідно засвоїти; інтенсивної творчої діяльності. Спостерігається певна закономірність: чим слабкіший сон, тим яскравішими стають сновидіння; чим частіше людина бачить сні, тим краще вона їх запам'ятовує; жінки частіше бачать сновидіння, оскільки їх сон відзначається більшою чутливістю тощо.

Під час сну відбувається перебудова активності нейронів головного мозку. Так, у неглибокому та повільному сні підвищується активність нейронів, у яких медіатором слугує серотонін, а в швидкому – норадреналін. Під час сну коливання концентрацій цих нейромедіаторів чергуються 4 – 6 разів, доки кількість норадреналіну не досягне певного рівня. Тоді людина прокидається. У першу половину ночі, коли переважає повільний сон, виділяється головним чином соматотропний гормон гіпофіза, а в другу половину, коли настає час швидкого сну, – гормони надниркових залоз.

Загальну активність головного мозку і відповідно стани спання та неспання регулює ретикулярна формація, яка становить собою функціональне об'єднання певних структур стовбура мозку (спинний, довгастий і середній мозок). Ослаблення її зв'язків із півкулями зумовлює глибокий сон. Сон виконує декілька важливих функцій:

– повільний сон допомагає знайти вихід у складній життєвій ситуації, знизити рівень тривожності (прислів'я "Ранок вечора мудрі-

ший"). Робота, яка виконується в цей час, завершується у швидкому сні. Якщо з якоїсь причини цей механізм не спрацьовує, то тривожний мотив витискується із свідомості, але не зникає і стає джерелом незрозумілого занепокоєння. А це один із шляхів розвитку неврозів;

– засвоєння нової інформації, запам'ятовування. Вважається, що найважливіше необхідно вчити перед сном, тому що на цей матеріал уже не накладається зайва інформація. Найактивніше її переробка здійснюється під час повільного сну, у першій половині ночі. Цей процес встигає завершитися до появи яскравих сновидінь другої половини ночі. Мислення продовжується й уві сні, але навчання уві сні неможливе. Принаймні є дані, які дозволяють говорити про гіпнопедію: інформацію, засвоєну під час сну, можна добути з пам'яті також уві сні. Її не вдається виявити в активному, робочому стані людини;

– механізм психічного захисту. Враження дня сортуються під час повільного сну: незначні події забуваються; суттєва, але не дуже важлива, поточна інформація залишається в оперативній пам'яті, а більш значуща – переводиться в довгочасну пам'ять. Таким чином усувається інформаційне перевантаження. Матеріал, який зберігається в оперативній пам'яті, взаємодіє із сферою підсвідомого й перетворюється на образи сновидінь. Психологічний захист реалізується так: події, що відбуваються уві сні, дозволяють переглянути найрізноманітніші комбінації елементів поведінки. Це дає емоційну розрядку, допомагає знайти вихід із тривожної ситуації. Але якщо проблему не вдається вирішити, вона знову витискується у сферу підсвідомого. Робота головного мозку, спрямована на зміну ситуації, називається пошуковою активністю. Доведено, що вона підвищує стійкість організму до шкідливих впливів довкілля, перешкоджає розвитку патологічних процесів. Сильний стрес зумовлюється зовнішніми факторами й зумовлює зменшення часу швидкого сну. Хронічний стрес є наслідком внутрішнього конфлікту. Захисна реакція організму пов'язана зі зменшенням тривалості повільного сну: організм намагається вирішити проблему, але йому це не вдається;

– сторожова. Рухова активність під час зміни фаз сну являє собою один із регуляторів його циклічного характеру. Поступове поглиблення сну може стати небезпечним через тривале гальмування життєво важливих центрів. Спонтанна м'язова активність полегшує вихід із глибокого сну. Доведено, що позбавлення новона-

родженого можливості рухатися (туге сповивання) може стати причиною психофізіологічних порушень.

Розлади сну лежать в основі таких явищ як сомнамбулізм, лунатизм і летаргічний сон.

Лунатизм (ходіння уві сні) виникає на фазі глибокого повільного сну внаслідок аномальної активізації моторики. Імовірна спадкова схильність. Спостерігається, головним чином, у хворих на істерію та епілепсію, а також у нервових людей.

Сомнамбулізм є результатом збудження нервових зв'язків у рухових ділянках кори на тлі гальмування другої сигнальної системи. У такому стані люди не помічають небезпеки й не бояться. Сомнамбулізм, як і лунатизм, проявляється під час порушень нормальної циклічності сну, зумовлених різними причинами (збудження перед сном, травма черепа, невроз, алкогольна інтоксикація, інфекційна хвороба тощо). При цьому активація сновидінь реалізується не у формуванні певних образів, а в рухових стереотипах. Усі дії виконуються несвідомо і, як правило, не згадуються. Можливі ситуації, коли люди в такому стані виконують певну роботу (миють посуд, підмітають тощо), а вранці не знають, хто це зробив і звертають усе на домовика чи "барабашку".

Летаргічний сон звичайно триває декілька годин, рідше – багато днів, а у виняткових випадках – декілька років. Відомо, що від сильного та несподіваного звуку людина здригається й завмирає. Така ж реакція спостерігається й у разі несподіваної появи чогось жахливого, одержання повідомлення про велике нещастя або про безмірно радісну подію. Подібні стани можуть розвиватися й унаслідок деяких нервових захворювань. Це наслідок сильного гальмування кори головного мозку як захисту проти згубного перезбудження нейронів. Особливо якщо нервова система ослаблена хронічним алкоголізмом, інфекційними хворобами, отрутами, тривалим обмеженням сну, невідступними тяжкими переживаннями, очікуванням біди й нещастя. Якщо нервові клітини виснажені тривалим безсонням або переживаннями, то летаргія триває не більше декількох годин, але якщо вона спричинена дією різних отрут, то цей стан може триматися значно довше. У разі ураження нейронів окремих ланок мозку (наприклад, рухової зони) виникає нерухомість організму зі збереженням відчуттів і свідомості. Захворювання основної частини кори зумовлює відсутність будь-якої психічної активності.

Спіритизм

Чаклунство, анімізм і спіритизм протягом тисяч років існували в тісному зв'язку. Виявленню "присутності" духів присвячені цілі ритуали: присипання землі золою чи борошном. Англійці впевнені, що тварини можуть бачити духів, а виття собаки віщує смерть тощо. Починаючи з 1862 р. демонструються навіть фотографії духів. Започаткував цей напрям американець Дж. Мемлер. За фахом він був гравером, а фотографією захопився, спостерігаючи за роботою своїх приятелів – професійних фотографів. Одного разу він знімав себе самого й одержав подвійне розмите зображення. Мемлер вирішив, що йому вдалося зафіксувати свого духовного двійника. Знайшовши причину подібної випадковості, він почав виготовляти подібні знімки інших людей і продавати їх. Але продовжувалося це недовго, оскільки виявилось, що на різних фотографіях у вигляді духу фігурує зображення однієї ще живої людини. Публіка втратила інтерес до подібної розваги. Більше того, проти Мемлера було висунуте звинувачення в шахрайстві, бо один із фотографів, котрий служив у поліції, розгадав спосіб, за допомогою якого можна одержувати подібні зображення.

Спіритизм – пряме оновлення уявлень, які відносять до філософії дикунів і фольклору. Світ знову вщерть наповнений розумними й могутніми безтілесними духовними сутностями. Люди знову впевнено стверджують, що ці безтілесні істоти прямо впливають на думку й матерію. Ми ніби знову повертаємося до первісних часів існування людства. Привиди знову набувають того значення, яке мали серед примітивних племен і в середньовічній Європі.

У сучасному спіритизмі виділяють два напрями: популярний спіритизм для маси людей і окултизм. Основні риси популярного спіритизму становлять уявлення про те, що людська душа безсмертна й після смерті тіла може вступати в спілкування з живими людьми й зумовлювати деякі фізичні та психічні явища, а для спілкування необхідний посередник – медіум.

Адекватне оцінювання подібних уявлень потребує ознайомлення з життям людей, які були провідниками цих ідей. Так, найбільш видатними спіритами минулого визнаються Е. Сведенборг та Е. Девіс.

Еммануїл Сведенборг народився в 1688 р. у Данії. Закінчив університет в Упсалі за спеціальністю теологія, стародавні мови. Працював радником при будівництві каналів і доків, був членом Гірничої

академії. З 1745 р., вийшовши у відставку, знайшов себе як пророк і мистик. Судячи з його щоденника, психічні відхилення в нього почалися ще з нещасного юнацького кохання, після якого він усе життя холостякував, але відзначався розпутністю. Екзотичні статеві контакти він називав "своєю головною нічною пристрасстю". Це зовсім розхитало його нервову систему й сексуальні видіння навіть заважали працювати. Аналогічний характер мало і його "ясновидіння".

Новий спалах віри у можливість спілкування з привидами був пов'язаний із нестабільністю соціальної ситуації у багатьох країнах світу протягом другої половини XIX сторіччя. Одним із відомих спіритів того часу був Е. Девіс (США), який отримав у своїх прихильників прізвисько Сведенборг Нового Світу. Він народився в 1826 р. у штаті Нью-Йорк на фермі. Батько – чоботар, алкоголік, а мати – домогосподарка з розхитаною нервовою системою. Таким чином, у Девіса була досить несприятлива спадковість, він був схильний до сомнамбулізму, а розвиток під впливом забобонної й екзальтованої матері сприяв поглибленню фантазій. Усе це разом і спричинило інтелектуальне відставання. До школи він пішов тільки на десятому році життя, але вже через рік його відрахували через розумову відсталість. Працював на гіпсовому млині, у сільського крамаря, але виявився занадто незграбним. Усі спроби його працевлаштування закінчилися тим, що він зміг тільки пасти отару. Особливості діяльності пастуха зумовлювали подальший розвиток мрійливості, сомнамбулічних станів, галюцинацій.

У 1843 р. під час гастролей магнетизер Д. Левінгстон знайшов у цьому хлопчику з порушеною психікою та розумовою відсталістю чудового медіума для своїх виступів і забрав його з собою. Із часом Девіс сам почав лікувати людей. Він був одружений тричі й за однією із своїх дружин узяв чимале придане. У сомнамбулічному стані він два роки диктував "повну філософію природознавства й духовидіння", яку його прихильники розповсюджували по всій Америці. Оскільки він був зовсім неосвіченим, читати його твір для скільки-небудь грамотної людини – справжня мука. Але у світі достатньо невігласів. Усім добре відомо: чим менше людина знає, тим легше й упевненіше вона висловлює свою думку з будь-яких питань.

Девіс "винайшов" обертання столів і планшетку, зробивши "спілкування з духами" доступним для всіх. Він разом із своїми прихиль-

никами апіорі відкидав будь-які спроби пояснити відповідні ефекти іншими причинами. Тут спостерігається досить цікава залежність: людині, яка мало вчилася, не приходить до тями спростовувати фізика, котрий пояснює рухи маятника чи будову комп'ютера. Вона спокійно погоджується, що фізик краще знає свою справу. Але та ж сама людина заперечує будь-яке природне пояснення набагато складніших медіумічних, окультних та магічних явищ. Така людина не припускає навіть думки про те, що професійні біологи, фізіологи та психологи мають більше розумітися на цьому.

Популярність спіритизму в XIX ст. зумовила неодноразові спроби перевірити реальність спілкування з духами. Наприклад, у 1870-х роках Д. М. Менделєєв сконструював спеціальний манометричний стіл, який точно реєстрував навіть дуже слабке натиснення рук. Зібралася комісія з учених, яка після численних експериментів дійшла висновку: спіритичні явища виникають внаслідок несвідомих рухів або свідомого шахрайства.

Приблизно в цей же час В. П. Сеченов, вивчаючи ідеомоторні рухи (несвідомі скорочення мускулатури, які виникають уже хоча б тому, що м'язи постійно перебувають у тонусі), дійшов висновку, що думка – це рефлекс, більше або менше загальмований у своїй завершальній, руховій частині. Дуга такого рефлексу проходить через нейрони кори великих півкуль. Такі рухи не усвідомлюються й викликають відповідні ефекти обертання столів, тарілок і блюдець, створюючи враження "спілкування" з духами. Особливо це вражає в разі відповідного антуражу та певних психічних станів людини.

Той, хто відчуває потребу в самостійному мисленні, але не може повністю відмовитися від віри певному авторитету, знаходить у спіритизмі суттєву підтримку. Відповідь духів завжди буде погодженою з власними потребами людини.

Теософія

На ґрунті "боротьби із спіритизмом" зійшла зірка відомої української засновниці теософії Олени Петрівни Блаватської (ОПБ).

На думку авторки цієї концепції, яка виникла наприкінці XIX ст., теософія є синтез науки, філософії та релігії. Вона належить до сфери "езотеричних наук", які були відкриті ОПБ махатмами (Вчителями Мудрості) під час навчання в Шамбалі (з її слів). Перш ніж розглядати

базові положення цієї концепції світобудови (до речі, як і будь-якої іншої), доцільним буде ознайомитися з життєписом її авторки, щоб оцінити, наскільки освіченою була ця людина, наскільки можна довіряти її словам.

Олена Петрівна, донька російського полковника графа фон Ган-Роттенштерн, народилася в 1831 р. в Катеринославі. З раннього дитинства її вихованням займалася прислуга, яка, розповідаючи про зовнішній світ, наповнювала його різноманітними казковими персонажами. Більше того, ОПБ прищепили віру в те, що вона як "недільна дитина" (народилася в неділю) повинна бути здатною бачити їх і спілкуватися з ними. ОПБ була дуже нервовою дитиною, відзначалася сомнамбулізмом, мала часті галюцинації та істеричні напади. Унаслідок такого виховання вона вважала себе постійно оточеною істотами, невидимими для інших. При цьому, згідно із спогадами її рідних, ОПБ була, з одного боку, надзвичайно нелюб'язною, сварливою та впертою, а з іншого – схильною до містичного мудрування.

У 1848 р. її видали заміж за 60-річного генерала Блаватського, але через три роки шлюб було розірвано, оскільки ОПБ втекла з дому через три місяці подружнього життя. До 1870 р. про її життя нічого не відомо. З її слів: вона подорожувала по Європі, Єгипту, Азії, Індії (не забувайте, що мова йде про 17-річну дівчину, що вийшла з дому й пішла світ за очі), розвиваючи свої здібності медіума. Сім років вона нібито навчалася в індійських махатм Шамбали (міфічна країна, ніби розташована в Гімалаях, хоча є й інші версії). Ці махатми (адепти) належать до товариства мудрих людей, які в пізнанні таємниць природи майже досягли рівня богів. Вони нібито можуть читати думки й здійснювати навіювання на будь-якій відстані, розкладати матеріальні об'єкти на компоненти й переносити їх у будь-яке місце, викликати звуки, примушувати рухатися різні тіла, без матеріального посередництва посилати повідомлення іншим адептам, відокремлювати на певний час душу від тіла й спрямовувати її на вивчення космічного простору тощо. Махатми навчили її цих премудростей і відправили нести езотеричні знання у світ.

У 1870 р. ОПБ організувала в Каїрі спиритичне товариство, котре швидко розпалося. У 1873 р. вона переїхала до Нью-Йорка й приєдналася до популярного на той час товариства спиритів, але швидко зрозуміла, що тут вона може бути лише на другорядних ролях. Блаватська

зійшлася із полковником Г. Олькоттом, який також був спіритом, і в 1875 р. разом з ним заснувала теософське товариство, яке повинно було протидіяти спиритичним поглядам і мало завдання:

- закласти основу всесвітнього братерства людства на базі теософії;

- сприяти вивченню арійських та інших творів з релігії, науки й відстоювати значення арійської літератури, особливо брахманської, буддійської й зороастрійської філософії (на нашу думку, судячи з її творів, сама ОПБ була недостатньо обізнана з такою літературою, але все ж таки впевнено збиралася вчити все людство);

- досліджувати найсокровенніші таємниці природи, особливо психічні сили людини (ОПБ та Олькотт не були ані біологами, ані фізіологами, ані психологами).

Товариство в 1876 р. організувало свою головну квартиру в передмісті Адьяр біля Мадраса в Індії. У 1877 р. ОПБ видала двотомник "Разоблаченная Исида", у якому, між іншим, пояснила, що теософія – таємна, внутрішня сутність, яка міститься в релігійних та філософських системах давніх часів, у магії, спиритизмі тощо. Іншими словами, це вчення є екстрактом (а по суті, досить поверховою компіляцією) із найрізноманітніших галузей діяльності людства, головним чином, азійських його гілок.

ОПБ і Олькотт роз'їжджали по Індії й проповідували своє вчення, у них з'явилися прихильники. Причини схильності людей до теософії були тими ж, що й у період розквіту спиритизму:

- релігійні догмати теософії мали буддійське походження, відзначалися своєрідним фантастичним містицизмом, який вигідно відрізняв їх від західних релігій;

- ОПБ засвідчувала істинність свого вчення за допомогою чудесних діянь: із стелі кімнати, де вона перебувала, падали листи від друзів та махатм із відомостями стосовно теми бесіди; предмети, які ОПБ тримала в руках, зникали й відшукувалися в інших будинках; являлася душа її вчителя Кут Хуми, щоб її могли побачити смертні; розбиті предмети, покладені у "свячену шафу", зникали й замінювалися новими, у ній лунали звуки дзвоника, гітари, зв'язаний слуга, якого залишали на самоті, розв'язувався. Такими примітивними фокусами ОПБ доводила власну "утаємненість" і підтверджувала "істинність" свого вчення. До речі, ілюзіоністи показують набагато цікавіші фокуси, але

при цьому не декларують свою причетність до якихось особливих тамниць життя й не засновують нової релігії на тій підставі, що можуть робити вельми складні трюки. Правда, із спробами доказів "правдивості" вчення за допомогою фокусів пов'язана одна досить кумедна перевірка, організована професійним фокусником Дж. Реді вже в наш час. Він направив двох своїх учнів до парапсихологічної лабораторії для демонстрації здібностей. Вони читали запечатані листи, рухали столи, гнули виделки та ложки поглядом тощо. Молоді люди протягом чотирьох років обдурювали довірливих. Їх діяльність була настільки переконливою, що було вирішено зібрати міжнародний симпозіум для підтвердження істинності парапсихологічних можливостей. На цьому симпозіумі ці талановиті містифікатори зізналися, що всі їх здібності – досить прості фокуси.

За свідченням літератора Соловйова, який уважався другом ОПБ, вона стверджувала: "Есть-пить хочется, а чтобы владеть людьми, необходимо их обманывать, чтобы увлечь и заставить следовать за собой".

Коли ОПБ захворіла на ревматизм, вона переїхала у Париж до своєї багатой послідовниці, а потім – у Лондон (до іншої багатой послідовниці), де й написала в 1884 р. "Таємну доктрину", яка фактично є переробленою "Разоблаченной Исидой" й також відзначається відсутністю логіки та безсистемністю викладу матеріалу.

У цей час в Адьярі на основі свідчень подружжя Кулом, які служили в ОПБ, в індійських газетах було опубліковане спростування її "чудес". Подружжя розповіло, як разом із двома індійськими факірами брало участь в організації її нібито надприродних феноменів.

Лондонське "Товариство психічних досліджень" відрядило до Індії містера Ходжсона, щоб той розібрався в ситуації, що склалася. Після повернення до Лондона він подав звіт, у якому стверджувалося:

- графологічна експертиза довела, що листи від махатм писала сама ОПБ;
- демонстрація астральної форми махатми Кут Хуми – результат маніпуляцій з опудалом, виготовленим механіком Куломом, який виготовив і "священну шафу" – елементарний прилад ілюзіоністів з рухомою задньою стінкою, котра з'єднувалася через потаємні двері із спальнею ОПБ;
- дзвіночок ОПБ ховала в накидці;
- листи підкидалися через спеціальні отвори в стелі та стінках.

Ходжсон уважав, що думка ОПБ про перенесення місця свого перебування в Тибет – недоступну область на кордоні Індії – була геніальною, тому що можливість перевірки її тверджень практично дорівнювала нулю. Чудовою знахідкою було й залучення факірів для демонстрації своїх "паранормальних властивостей", оскільки факіри здавна мали в Європі славу чаклунів. Крім того, не можна заперечувати й те, що вони були обізнані з деякими психологічними процесами, котрі стали відомими на Заході порівняно недавно. Зокрема, йоги непогано оволоділи мистецтвом гіпнозу, коли в стані штучного сну можна провести досить довгий час (тижні й навіть місяці) без їжі та води й майже без дихання. Незважаючи на всю дивовижність такої практики, у ній немає нічого надприродного. Містер Ходжсон скористався своєю присутністю в Індії, почавши навчання у факірів, дізнався про багато хитрощів, необхідних для більшості їх фокусів. У своєму звіті він наводив чимало вражаючих прикладів, коли навіть вибагливі глядачі були нездатними дати надійні свідчення про те, що ж саме вони бачать під час таких виступів факірів. У розповідях очевидців усе виглядало більш дивовижно, ніж було насправді.

ОПБ, зокрема, як доказ чудес, якими володіють факіри, описувала в "Разоблаченной Истиде" такий фокус: факір на відкритому місці розстелює шматок килима й топче його ногами. З-під килима виповзає хлопчик. Факір бере канат і кидає його догори. Він залишається висіти перпендикулярно до землі, як прикріплений. Хлопчик лізе по канату й зникає вгорі із очей глядачів. Між факіром і хлопчиком починається суперечка, яка закінчується тим, що розгніваний факір вихоплює ніж і також лізе по канату. Через деякий час звідти падає порубане тіло хлопчика, а потім спускається факір. Він кладе це тіло в мішок, струшує його, і з мішка вискакує живий хлопчик.

Справжня преамбула цієї історії така: наприкінці 1890 р. С. Ельмор описав цей випадок у "Чиказькій трибуні", доповнивши його повідомленням про те, що був присутній при цьому фокусі разом із фотографом, який зробив декілька знімків. На фотографіях зображений тільки факір, який жестикулює. Допис закінчувався припущенням про те, що факір загіпнотизував своїх глядачів. Ходжсон написав керівництву газети листа, у якому наполягав, що протягом усього перебування в Індії марно намагався побачити цей фокус або знайти хоча б одного очевидця. У відповідь він одержав щире зізнання автора публікації в тому,

що все повідомлення було вигадкою, жартом. Більше того, під дописом містилася вказівка на містифікацію: С. Ельмор – shall more – "брехати більше".

Після виконання всіх необхідних формальностей містер Ходжсон дійшов висновку, що пані Блаватська – найдотепніша й найцікавіша шахрайка, яку тільки знає історія, отже, її ім'я, хоч би й з цієї причини, заслуговує бути переданим нащадкам.

8.4. "Надчуттєве" сприйняття

За сучасною класифікацією адептів езотеричних "наук", екстрасенсорика є складовою частиною практичного окультизму, який, у свою чергу, становить "таємні знання", що нібито були "відкриті" деяким людям для повсякденного користування.

Таємні знання й парапсихологія

Таємні знання й організації були характерними для будь-якої історичної епохи протягом усього існування людства. Вони становили ряд різних містифікованих систем, які намагалися якимось узагальнити інформацію відносно будови зовнішнього світу. Ці світогляди періодично змінювалися і взаємодіяли між собою, взаємодоповнювалися й модифікувалися. Носії "таємних знань" в усі часи намагалися підкреслити власну винятковість, причетність до найвищої таємної мудрості, яка недоступна для більшості людей, тому що дається "згори". У зв'язку з цим виникає питання: наскільки коректні подібні заяви? Чи насправді таємниця є прерогативою особливих груп "присвячених" людей? Чи, може, це явище загальнобіологічне, психологічне й соціальне, невід'ємне від роду людського взагалі?

Системний аналіз інформації з цього приводу дозволяє виявити деякі основні причини наявності таємниць у різних популяціях людства протягом його багатоміліардної історії. До них можна віднести:

1. Орієнтувально-дослідницький безумовний рефлекс, який примушує тварин і людей пізнавати невідоме. Він є у всіх, але сфера його дії суттєво відрізняється залежно від особистостей. Це може бути й спроба пізнати таємниці природи, і бажання дізнатися про подробиці особистого життя інших людей, і потреба розкриття державних таємниць тощо. Іншими словами, усі люди більш за все намагаються дізна-

тися саме про те, що від них приховують. Наявність такого рефлексу зумовлює вживання додаткових заходів для збереження індивідуальних та групових таємниць.

2. Безумовний рефлекс свободи в людей, як і у тварин, виявляється в біологічній потребі переборювати труднощі, "лізти туди, куди не просять". Він пов'язаний не тільки з появою індивідуальних таємниць унаслідок такої діяльності, а й з активними спробами проникнути в таємниці інших. У багатьох тварин і людей вони не припиняються навіть у разі загрози для життя.

3. Безумовний рефлекс "превентивної озброєності", який зумовлюється потребою в надлишковому інформаційному забезпеченні. Цей рефлекс добре розвинений у вищих тварин і на всіх етапах антропогенезу відігравав велику роль у виживанні людей. Він безпосередньо пов'язаний із необхідністю оволодіння чужими таємницями й збереженням власних.

4. Специфіка взаємодій людини із суспільством. Закони людського соціуму, як і закони групи у тварин, ніколи не були орієнтованими на першочергове збереження інтересів окремих особин, оскільки вони формувалися із зовсім іншою метою: забезпечення й підтримка цілісності самої системи. Унаслідок цього неминуче виникає конфлікт між бажаннями індивіда й правилами підтримки гомеостазу суспільства. У певних межах людина пристосовується до них, примирює свої потреби з діючими нормами моралі та законами, але це не може тривати нескінченно. Раніше чи пізніше будь-яка людина робить певні вчинки, спрямовані на задоволення її власних потреб усупереч соціальним законам. Якщо вони стають явними, то з боку суспільства слідує покарання. Щоб уникнути його, людина докладає певних зусиль для приховання інформації, котра може їй зашкодити. Виникають таємниці: власні, сімейні, групові, державні тощо. Доволі специфічні таємні знання має в розпорядженні наука: з одного боку, вони нібито відкриті для всіх, а з іншого – здатність оволодіння ними є далеко не у всіх людей, оскільки для цього необхідна наявність цілого комплексу психологічних властивостей особистості.

Таким чином, суспільний спосіб життя й таємниці нероздільні. Отже, всі люди певною мірою являють собою носіїв таємниць, "присвячених" різного рівня. У зв'язку з цим цілком логічно видається не тільки наявність людей або їх груп, які зберігають таємниці, а й паралельне

формування професійних, напівпрофесійних та самодіяльних груп людей або окремих індивідів, які намагаються збагнути ці таємниці.

На основі вищевикладеного можна зробити висновок, що корені окультизму, незважаючи на всю декларовану його адептами надприродну таємничість, треба шукати в особливостях функціонування психіки вищих тварин, які в ході антропогенезу підлягали вельми суттєвим змінам, але до сьогодні продовжують відображати особливості біопсихосоціальної сутності людини й не мають нічого спільного з паралельними світами та сутностями вищих порядків. Інститут таємних знань – природний продукт життя всього людства, а не тільки прерогатива окремих людей чи їх соціальних груп.

Подібним чином і проблема екстрасенсів як вибраних людей, що мають спеціальні таємні знання й можливості, далеко не вичерпується їх власними заявами про свої виняткові здібності. Згідно з класифікацією самих прихильників концепції надчуттєвого сприйняття, парапсихологічні явища можна поділити на декілька категорій.

Телепатія – передача й прийом думок без посередництва органів чуття. Адептами цієї версії нав'язується уявлення про численність випадків спонтанної телепатії, свідчення про які зібрані у праці Гарнея, Майерса й Подмора "Прижиттєві привиди" (1866 р., 700 випадків) та звіті парапсихологічної лабораторії Дьюкського університету (США) – понад 8 000 випадків. Але що це за факти? Більшість їх становлять "факти", про які розповідають потенційні пацієнти психіатрів, і вивчати їх слід було б не парапсихологам, а медикам.

Випадки спонтанної телепатії описував і В. Мессінг, але вони малоймовірні, тому що він не навів жодного свідчення сторонніх незалежних спостерігачів про ці факти; нікому не вдалося нічого подібного; він ніколи не погоджувався на проведення наукового експерименту. Досліди В. Мессінга в дійсності не мають нічого спільного з телепатією й засновані на його мистецтві відгадувача, на здатності вловлювати ідеомоторні рухи. Справа в тому, що наші м'язи відгукуються й на образне уявлення руху, і на очікування руху. Слабкі, ледве помітні рухи несвідомо виконуються людиною, коли вона чітко уявляє який-небудь рух у певному напрямку або якісь дії. Це ідеомоторні м'язові рухи, які складають природну основу й естрадних номерів так званого "читання думок на відстані". Іноді стверджують, що "експериментатор-парапсихолог під час дослідження вловлює біо-

струми, які йдуть із головного мозку людини-індуктора й через контакт рук надходять у мозок експериментатора". Це схоже на спробу розв'язати просту арифметичну задачу за допомогою вищої математики. При чому тут біоструми, якщо явище чудово пояснюється ідеомоторними актами?

Можливий і безконтактний варіант "читання" думок, але в цьому випадку відгадування здійснюється таким чином: експериментатор робить швидкі повороти й слідує за реакцією індуктора. Якщо індуктор одразу рушає слідом, то напрямок обраний вдало й експериментатор дотримується його. Але якщо індуктор відстає, тупочеться на місці, це слугує сигналом, що напрямок обраний невдало. Особливо легко виконється цей номер, коли індуктор схвильований, збуджений незвичністю сценічної обстановки й своєї ролі в досліді. За таких умов ідеомоторні рухи проявляються особливо чітко.

Основна причина спалаху інтересу до телепатії – сенсаційні повідомлення в засобах масової інформації, наприклад, про передачу думок із Москви до Новосибірська або між іншими містами. Розраховується навіть швидкість думки. При цьому забувається, що для доказу реальності існування феномену відстань не має значення, достатньо чітко передати думки із однієї кімнати до іншої. Якщо цього не роблять, то явно розраховують саме на зовнішній ефект значної відстані, а не на сам факт можливості телепатії.

Радіоестезія – відкриття об'єктів і родовищ природних копалин, розташованих під землею. Подібні ефекти демонстрували ще рудокопи Німеччині й "лозоходці" різного роду. Їх маніпуляції вивчав ще Парацельс (XVI ст.) і дійшов висновку, що це "хибний засіб". У середині XVII ст. фізик Афанасій Кірхер довів, що прутик не нахиляється ні до води, ні до якогось іншого об'єкта, якщо його не тримає людина. Після цього вчені втратили інтерес до "чарівних паличок", але в народі віра в їх силу живе й досі. У наш час їх еквівалент становлять рамки для пошуку так званих "геопатогенних зон" і "діагностики" різних захворювань. У всіх випадках діагноз установлює людина згідно із своєю кваліфікацією.

Психокінез (телекінез) – пересування предметів за допомогою психічно-вольових зусиль. Існує немало гіпотез для пояснення цього явища, і вже сама їх кількість свідчить про відсутність надійної інформації щодо нього. Наприклад, окультна гіпотеза зворотного спонтан-

ного психокінезу (душі, які не заспокоїлися, нечиста сила, біси тощо); міфічні істоти (домовик, злі духи); мимовільний телекінез, характерний для підлітків; людина-невидимка; супермен, який уміє розтягувати час; люди із майбутнього; витівка господарів; дитячі каверзи; психічна хвороба когось із домочадців; колективний психоз і галюцинації; дистанційний гіпноз; вплив парапсихологів; ідеологічна диверсія; психологічна підготовка до контакту з прибульцями; демонстрація можливостей прибульців із космосу; психологічний тест, який проводять прибульці; ψ -енергія й ψ -промені, які фокусуються навкруги носія феномену тощо. Один із поширених напрямків "таємних знань", відкритих задля широкого користування, представлений спробами сприйняття й керування "аурою" та біополем людини.

Екстрасенсорика

В основі групи явищ, котрі іноді об'єднують під загальною назвою "енергетичні парапсихологічні явища", полягає уявлення про існування "біополя". Цей термін, як і поняття "екстрасенс", був уведений до вжитку член-кореспондентом АН СРСР філософом А. Г. Спіркіним у 1980 році. Він уважав, що біополе – це особливий вид поля, яке не має перепон, поширюється на великі відстані й містить унікальну інформацію відносно психофізіологічного стану людини.

Будь-яке поле пов'язане з певним видом енергії. Енергія – загальна міра різного руху або осциляція простору від якого-небудь джерела. Розрізняють енергію механічну, електромагнітну, гравітаційну, ядерну тощо. Англійські вчені вже понад 100 років намагаються знайти переконливі докази існування особливої "біоенергетики" людини: передачу думок на відстані, ясновидіння, левітації, але їх пошуки досі не увінчалися успіхом. При цьому сторонній людині залишається непомітною спекулятивна підміна понять: у біології термін "біоенергетика" застосовується щодо процесів обміну різних видів енергії в живих організмах. Вони не мають нічого спільного із вищезазначеними парапсихологічними явищами, але на підсвідомому рівні створюється враження їх "науковості". Іншими словами, це своєрідне філологічно-психологічне шахрайство.

Фізик, академік АН СРСР А. Мигдал стверджував, що навколо живих організмів існують такі відомі фізичні поля як електричне, акустичне та ін. Вони досить добре вивчені. Імовірність знайдення фізично-

го поля нової, ще не відомої природи в макроскопічній області настільки мала, що з нею навряд чи слід рахуватися. За відкриття такого поля має бути присуджена Нобелівська премія, котра ще й досі лежить незапитаною в Стокгольмському банку, незважаючи на всі переконання парапсихологів у існуванні такого біополя й наявності численних даних, які нібито підтверджують його реальність. Але в жодному випадку не визначається достовірність цих даних. Прикладом недбалого ставлення до цієї проблеми можуть слугувати розповсюджені прихильниками "біоенергетики" фотографії "аури", які вдалося зробити подружжю Кирліан. Їх "винахід" полягає в тому, що між двома електродами розміщується певний об'єкт (звичайно – рука), а вся конструкція вкривається фотоплівкою. Подання напруги на електроди зумовлює електричний розряд між ними, й фотоплівка навколо руки засвічується. Це видається за ауру. Але виникає питання: що ж саме при цьому фіксується на фотоплівці? Справа в тому, що за таких умов експерименту під час розряду вибиваються поверхневі електрони з будь-якого об'єкта, як живого, так і неживого. Вони й засвічують фотоплівку. Отже, ні про яку "фіксацію аури" мова йти не може, умови експерименту не дозволяють.

Крім того, є ще один цікавий момент у діяльності екстрасенсів: згідно з їх заявами, вони можуть збільшувати енергію біополя приблизно в шість разів. Для порівняння: біоструми для одержання електрокардіограми посилюються в 10 000 разів, а для електроенцефалограми – у 220 000 разів.

Оскільки визначення біополя як особливого, притаманного тільки живим організмам поля, не знайшло ніякого підтвердження, і з часом була запропонована ще одна версія. Згідно з нею, біополе – сукупність усіх відомих фізиці полів навколо живого організму. Але тоді немає ніякої необхідності вводити новий термін і нічого нового не відкрито.

Інформаційну складову частину біополя парапсихологи пов'язують з "існуванням невідомих сил і часточок із більш фундаментальними властивостями, ніж ті, що відомі сучасній науці." Подібне твердження майже не викликає ніяких заперечень навіть у критично настроєних людей. Але тут уживається науково-лінгвістичний софізм, оскільки словосполучення "існують невідомі..." не має змісту: "невідоме" означає, що стосовно цього явища відсутня будь-яка інформація, а його інтерпретація може впливати тільки із сфери фантастики й

філології. Поєднання "невідомого" із словом "існує" створює психологічне враження його реальності й неспроможності науки з ними розібратися, що некоректно.

Фізик, академік АН СРСР Ю. В. Гуляєв і доктор фізикоматематичних наук Е. Е. Годік ще в 1980 р. створили спеціальну лабораторію з вивчення біополя. Основні труднощі були пов'язані з дуже великою чутливістю сучасних високоточних приладів. Вони завжди "щось показують", навіть за відсутності будь-яких зовнішніх впливів. Некоректне ставлення до таких "показників" викликає, зокрема, появу уявлень про рослини, які можуть "думати й відчувати". Із шкільного курсу фізики добре відомо, що будь-яке фізичне тіло, здатне проводити струм, має певну електричну ємність. Вона змінюється залежно від взаємного розташування цих тіл, тобто змінюється ємність системи й розподіл електричних зарядів у відповідь навіть на елементарні рухи вмикання приладу або натиснення кнопки, не говорячи вже про якісь інші зміни електричного поля конденсатора, яким є будь-яке приміщення. Саме ці зміни ємності й фіксують точні прилади. Менш чутливе обладнання взагалі нічого не реєструє. Дослідникам лабораторії з вивчення біополя слід ураховувати також необхідність максимальної об'єктивності під час проведення експериментів, тому що людина може й сама не усвідомлювати своєї зацікавленості в певному результаті. Інакше це вже буде не відкриття, а "брудний" експеримент.

Для вивчення були відібрані всі фізичні поля, які можуть мати фізіологічну інформацію: електричне, магнітне, інфрачервоне, радіотеплове, оптичне й акустичне, а також зміни хімічного складу зовнішнього середовища, пов'язані з життєдіяльністю.

Висновок: біополе – плід уяви деяких людей, які не мають відношення до фізики та вважають, що до неї можна віднести будь-що. Реально існують такі явища: характеристики фізичних полів (навіть у Джуни й В. А. Кулагіної) у звичайному стані не відрізняються від аналогічних характеристик людей контрольної групи. У "робочому стані" руки нагріваються на декілька градусів, тобто змінюється інтенсивність інфрачервоного випромінювання. Одночасно дещо зростає інтенсивність магнітного поля, з'являються низькочастотні коливання електричного поля. Але унікальність подібних явищ сумнівна. Відомо, що шкіра людини взагалі відзначається великою чутливістю до тепла: на близькій відстані відчувається різниця температур у 0,3 градуса. Коли

рука екстрасенса рухається вздовж тіла хворого, його шкірні рецептори реагують на тепло. Найбільше багаті такими терморекцепторами й відповідно найбільш чутливі до тепла є деякі ділянки шкіри, котрі відомі як зони Захар'їна – Геда, біологічно активні точки, точки акупунктури, точки рефлексотерапії тощо. Відомо, що вони за допомогою нервової системи пов'язані з різними органами.

Причина цього явища полягає в особливостях стадій дроблення, гістогенезу та органогенезу зародка. Завдяки таким зв'язкам будь-які патологічні зміни у функціонуванні органа супроводжуються підвищенням температури у відповідних біологічно активних точках.

Для знаходження таких зон температурної чутливості шкіри людини більше ніж достатньо, але за цією ознакою, як і за будь-якою іншою, є індивідуальна мінливість, тобто деякі люди краще за інших відчують незначну різницю температур на поверхні шкіри. Крім того, відповідну чутливість можна розвинути й тренуванням.

Рука екстрасенса відчуває тепліші зони й додатково їх прогріває. Це різновид рефлексотерапії за типом голковколуювання, своєрідний безконтактний тепловий масаж. Цей прийом з давніх часів застосовується в терапії: відповідні точки на тілі масажують пальцями, спеціальними вібраторами, вакуумом, електричним та електромагнітним струмом, ультразвуком, лазером, припікають і прогрівають різними способами.

Доведено, що людина може впливати на інших тільки за допомогою двох видів випромінювання: інфрачервоного (теплого) та електричного. Можливі також їх комбінації в поєднанні зі змінами вологості повітря. Усі інші види випромінювання (магнітне, радіотеплове, акустичне) занадто слабкі.

Додатковий терапевтичний ефект діяльності екстрасенсів забезпечує психотерапія. Вони не лікують тварин, оскільки ті не читають газет і не знають, як необхідно реагувати на маніпуляції екстрасенсів. Лікування немовлят можливе завдяки нормалізації стану їх нервової системи (немає навіть потреби вводити їх в змінений стан свідомості через те, що вона ще не розвинена) за допомогою певної ритміки наговорів (гіпноз із використанням акустичного каналу зв'язку), загальної розміреності обстановки, стабілізації психічного стану матері, яка вірить, що з дитиною тепер усе буде добре тощо. Її душевний комфорт додатково заспокоює дитину й нормалізує більшість фізіологічних процесів. У цьому проявляється одна із функцій імпринтингу.

У 1985 році, коли в суспільстві внаслідок перебудови й нестабільності майбутнього як соціуму, так і окремих громадян, поширилося екзальтоване ставлення до різних містичних культів, у тому числі й до космічних прибульців та надчуттєвого сприйняття, лєнінградські вчені провели спеціальні дослідження, за допомогою яких намагалися виявити феномен екстрасенсорних впливів на людей. Триста піддослідних розбили на групи по 10 чоловік відповідно до статі, віку, сімейного стану й професійних інтересів. Було вибрано 32 екстрасенси, які користувалися популярністю серед населення. Експеримент складався із двох частин: спочатку піддослідним говорили, що вдалося сконструювати прилад, який імітує роботу екстрасенса, і прохали згідно із своїми відчуттями оцінити його ефективність. Імітація опромінення "біострумами" проводилася осцилографом із високочастотною головкою, яка відігравала роль "спрямованої антени". В електричну мережу прилад не включали. Якби відповіді були об'єктивними, піддослідні сказали б, що нічого не відчують. Але спостерігалась зовсім протилежна ситуація. Вони всі описали ті чи інші відчуття: тепло, холод, поколювання, стискання з локалізацією в області голови або кистей, дехто мав зорові галюцинації тощо. У декого спостерігалася релаксація й сонливість, у інших пройшов хронічний головний біль, нежить, нездужання. У другій частині експерименту піддослідним було запропоновано вибрати відповідно до своїх відчуттів найсильніших екстрасенсів. Під час їх роботи симптоми в людей були такими ж, як і за умов невиключеного осцилографа. Приблизно половина з них обрала найбільш сильним екстрасенсом одного з імітаторів, а друга половина в числі найслабкіших назвала трьох визнаних екстрасенсів.

Висновок: в основі відчуттів піддослідних полягає навіювання, а в екстрасенсів – самонавіювання, пов'язані із зміненими станами свідомості.

У сучасному суспільстві люди живуть у стані постійного стресу, регулярно відновлюються умови, котрі сприяють формуванню змінених станів свідомості. Почуття замінює сухий раціоналізм, примітивний прагматизм, який керується сьогоденними вигодами й руйнує дух людини. Виникає сенсорний, емоційний голод. Американець А. Маслоу – засновник так званої гуманістичної психології – поряд з традиційними типами нервової патології (психози та неврози) виділяє ще один вид розладів, який за своїм проявом наближається до неврозів, –

нездатність до високих переживань. Такі люди бояться їх, опираються й заперечують саме їх існування, бояться втратити контроль над собою. Відбувається моральне викривлення особистості, котре відчувається як дискомфорт.

Вихід із стресової ситуації та емоційної депривації люди звичайно шукають і знаходять у змінених станах свідомості. Основне завдання будь-якого екстатичного стану – психологічний захист, полегшення конфлікту між людиною та суспільством. У зміненому стані свідомості усувається емоційна асинхронність.

У медичній психології добре відомі механізми виникнення змінених станів свідомості. Для містика – це мета багатолітньої практики. Він ототожнює себе із суб'єктивними відчуттями та переживаннями. Для нього це реальність, а не продукт власної психіки. Але підсвідомість діє автономно тільки в тих випадках, коли відключена свідомість. Для цього застосовуються спеціальні прийоми психотехніки, які в першому наближенні можна розбити на три групи:

1. Вплив на свідомість, яка видозмінюється корінним чином, руйнується індивідуальне розуміння власного "Я" й переживається його тотожність з якимось абсолютним "Я".

2. Робота з уявою, яка різко активується. Це приводить до того, що суб'єктивна реальність (внутрішній світ людини) стає такою ж актуальною, як реальність об'єктивна: світ роздвоюється й сприйняття дійсності відбувається в напрямку, який сприяє формуванню уявлення про ілюзорність зовнішнього світу або матеріалізацію Бога.

3. Маніпуляції з емоційно-чуттєвою сферою. Застосовуються методики, які викликають відчуття струмів енергії, що циркулює в організмі або приймає в нього ззовні. Найчастіше це відчуття тепла, іноді асоціації з сексуальними переживаннями.

Подібні варіанти зміни стану свідомості звичайно здійснюються в контексті певних тлумачень, які формують світогляд. Це створює можливість для керування поведінкою людини з метою прагматичного використання або її самої, або її матеріальних благ.

Усі численні спроби виділити закономірну об'єктивну складову частину парапсихологічних явищ виявилися марними. Для парапсихолога немає значення, наскільки достовірне те чи інше явище, доведене воно експериментально чи ні. Він створює сенсації й агресивно виступає проти тих, хто сумнівається й намагається проаналізувати

ситуацію. Їх звинувачують у відсталості, рутинерстві та догматизмі; співвідносять долю невизнаної парапсихології з долями генетики й кібернетики, забуваючи при цьому, що відповідні нападки взагалі не були викликані науковцями. Це була політична акція тільки в одній із країн світу.

8.5. Передбачення та пророцтва

Інститут передбачення – важлива складова частина будь-якої культури. Розрізняють багато типів ворожіння: гаруспікація (по нутрощах), скапулімантія й омпластоскопія (по кістках), біломантія (по польоту стріли), хіромантія (по малюнку шкіри на долонях та стопах), зустрічі з тваринами, різні варіанти маятника (в основу покладені ідеомоторні рухи), за допомогою паличок, що кидаються в певних обставинах, тощо. У міру розвитку суспільства з'явилися все складніші форми передбачення.

Шамани, чаклуни, ворожки, ясновидці та інші люди подібних професій в усі часи вирішували соціально-економічні, практичні питання. Вони були відмінними мисливцями, психологами й лікарями. Один із прикладів – Нострадамус і його "Центурії".

Нострадамус і його "Центурії"

Мішель Нотр-Дам народився в одній із єврейських сімей Провансу 14 грудня 1503 року (містечко Сен-Ремі). Своє прізвище Нострадамус успадкував від батька – нотаріуса Жака, якого так охрестили під час переходу з єврейської віри до християнської через декілька років після народження Мішеля. Роки навчання Нострадамуса минали в Авіньйоні (вивчав астрологію) та Монпельє (вивчав медицину). У цьому місті він 22-річним студентом брав участь у боротьбі з чумою, за що й отримав диплом лікаря. У 1544 р. Нострадамус після смерті двох своїх дітей та дружини (вмерли від чуми) оженився вдруге із вдовою А. Понсар, від якої мав ще шестеро дітей. Оселився в м. Салон, а з часом посів місце астролога й лікаря при дворі Катерини Медичі (дружина короля Генріха II, мати королеви Марго). Приблизно в цей же час він познайомився з астрологами Руджері (батько й син) і разом із ними організував школу таємних наук. Брав активну участь у

палацових інтригах. Для підтвердження своїх надприродних здібностей влаштував сеанси чаклунства.

Передбачувати майбутнє в ті часи загального захоплення містикою було справою "хлібною", друкувалися десятки прогностичних альманахів. Нострадамус видав свій перший збірник у 1550 р., але він пройшов непоміченим. Його "Астрономічні чотиривірші" спрямовувалися не стільки в майбутнє, скільки в минуле, до витоків містерій. У 1555 р. вийшли "Центурії", які включали 10 розділів по 100 пророцтв (катренів) у кожному. Вони також спочатку не викликали ажіотажу. Але в 1559 р. вони стали бестселером після такої події: на турнірі, улаштованому на честь подвійного весілля доньки короля Єлизавети та його сестри Маргарити, капітан шотландської гвардії граф Монтгомері уламком списа випадково влучив у короля Генріха II, який помер через 10 днів. У катрені (35) зазначалося:

"Молодой лев победит старого
в странном поединке в ратном поле.
Он ему проколет глаз через золотую клетку:
из одного станет два, затем умрет,
мучительная смерть..."

Можливо, це й дуже конкретне пророцтво, але воно з однаковим успіхом може бути застосованим до багатьох лицарських поєдинків і навіть не тільки до них. Іншим і, мабуть, єдиним (на думку дослідників) пророцтвом, яке насправді збулося, вважається страта Карла I англійським парламентом. Але справа в тому, що передбачати загибель королів і війни взагалі дуже легко, оскільки це відбувається постійно, а саме таким темам і присвячені пророцтва.

За 400 років після смерті Нострадамуса (02. 07. 1566 р.) його центуріям давали не менше 6 000 найрізноманітніших тлумачень. Кожний коментатор пристосовував катрени до свого часу. Наприклад, те, що в XVII ст. відносили до Генріха Наваррського (чоловік королеви Марго), у XIX ст. – до Наполеона, у XX ст. – до Гітлера. Під агентами "антихриста", про яких часто говорить Нострадамус, у XVI ст. розуміли кальвіністів, у XVIII ст. – якобінців, а у XX ст. – більшовиків. Це пов'язано з тим, що Нострадамус розробив довшену систему прийомів страхування: туманність і неоднозначність, слабка прив'язка до конкретного часу й місця (або взагалі відсутня); пророкує головним чином

кров, убивства, голод, смерть. А це, на жаль, досить поширені події на Землі.

Син Нострадамуса Мішель для завоювання слави астролога на основі віршів батька напророкував загибель французького міста Пуссен від вогню. Коли його прогноз не справдився, він сам підпалив місто. Мішеля спіймали "на гарячому" й скатували на місці.

За передбаченнями астрологів, які інтерпретували однакові вірші Нострадамуса, Париж тільки за останні 30 років повинен був бути неодноразово стертим з обличчя Землі. З 1500 до 1543 р. не менше 22 разів пророкували кінець світу, а потім подібних передбачень було набагато більше. Але віщуни не можуть пізнати навіть власну долю. Так, відомий математик і лікар XVI ст. Кардан покінчив життя самогубством після того, як пережив день, коли, згідно з власним віщуванням, повинен був померти. Тринадцятого червня 1941 року у Німеччині були заарештовані всі астрологи й жоден з них не передбачив цього.

Роль випадкового відгадування певних подій набагато вища, ніж це може видатися спочатку. Справа в тому, що людина, не знайома з основами теорії ймовірності, сприймає випадковість як повний хаос і неможливість передбачення будь-яких подій. Але це не так, саме випадковість приводить до упорядкованості (загальні принципи самоорганізації складних систем). Можливість випадково вгадати якусь малоймовірну подію досить велика, про що свідчить, наприклад, такий факт: під час проведення чемпіонату Європи з футболу була організована лотерея "Спортпрогноз", яка передбачала 3 175 790 варіантів і 14 чоловік абсолютно точно "передбачили" результат.

Здатність складних систем передбачати своє майбутнє як загальна властивість матерії

Досить поширена думка, що здатність до прогнозування майбутнього притаманна тільки людині, однак не будь-якій, а з особливими здібностями. У кращому випадку така можливість визнається за деякими тваринами. При цьому забувається, що будь-яка складна система в самій своїй структурі вже містить елементи майбутнього розвитку. Наприклад:

— хімічні речовини можуть вступати тільки в жорстко визначені реакції, характер яких визначається їх власною структурою;

– кристали можуть змінюватися тільки згідно із своєю структурою, характером дислокацій та зовнішніх впливів відповідно до фізичних законів;

– живі організми у своєму геномі містять усі біологічні програми розвитку, у тому числі й майбутні. На цьому ж принципі строгого чергування різних процесів заснована робота "біологічного годинника", нервової, імунної та ендокринної систем, механізмів регуляції гомеостазу тощо;

– багато рослин і тварин слугують індикаторами стану зовнішнього середовища, що дозволяє використовувати їх не тільки для моніторингу, а й для прогнозування майбутнього екосистем;

– на кожному наступному рівні організації матерії системи стають усе більш поліфункціональними, а прогноз – складнішим.

Таким чином, уявлення про те, що прогнозувати майбутнє можуть лише живі організми, не відповідає дійсності, як і уявлення про те, що такі здібності характерні лише для "вибраних" людей. Живі організми не можуть не заглядати в майбутнє, тому що вся їх діяльність має прогностичний характер. Це невід'ємна риса їх розвитку. Разом із тим, живі істоти можуть розвиватися не в будь-якому, а тільки в конкретному напрямі, тобто їх прогностичні можливості обмежені. Майбутнє, яке суттєво відрізняється від внутрішніх можливостей самих цих складних систем, для них закрите. Наприклад, курка не може стати яструбом, як би їй цього не хотілося, а худа корова – це ще не газель.

Адаптаційні механізми формоутворення утримують майбутнє системи у визначеному каналі розвитку, воно залежить від особливостей її організації та сукупності зовнішніх факторів і його можна передбачити. Прогностична проблема так чи інакше вирішувалася складними системами різного рівня організації протягом усього їх існування, тобто ця властивість є невід'ємним атрибутом матерії. І тільки в екстремальних умовах біфуркаційної точки передбачити майбутнє системи принципово неможливо, воно визначається взаємодією випадкових факторів, як внутрішніх, так і зовнішніх. Але система, яка пройшла в своєму розвитку через численні біфуркаційні точки, у яких напрямок її розвитку змінювався, стає все більш універсальною, а її прогностичні можливості суттєво зростають. У вищих тварин і людини такий результат досягається за рахунок прогресивного розвитку центральної

нервової системи й вищої нервової діяльності, а здатність передбачати майбутнє знаходить своє відображення в антиципації.

Антиципація

Антиципація виконує функцію передбачення на психологічному рівні й характерна для багатьох типів поведінки людини. Сюди належить і повсякденне планування розкладу дня, і професійна діяльність (керівники, командири, аналітики, учителі, астрологи тощо), і соціальна зумовленість відповідних дій (лідери, батьки) та багато іншого. Явища антиципації можуть виникати в різних психологічних станах людини: свідомо та несвідомо, під час сну, у змінених станах свідомості тощо. Їх фізіологічною основою слугують процеси випереджального відображення, з якими пов'язане завчасне планування будь-яких актів поведінки людини. Формування синхронного функціонування процесів випереджального відображення має довгий еволюційний шлях і зумовлене загальними особливостями самоорганізації матерії, специфікою виникнення та розвитку життя на Землі під впливом зовнішніх факторів. Ті з них, котрі були найбільш тривалими й періодично повторюваними, закріплювали певну послідовність реакцій організму на них.

Із часом дія вже першого із факторів почала допускати всю послідовність відповідей особи і вплив наступних факторів вона зустрічала підготовлено. Наприклад, низька зимова температура потребує суттєвих змін функціонування живих організмів: рослини припиняють ріст, скидають листя, молоді пагони вкриваються корою тощо; тварини змінюють хутро на більш тепле, будують схованки, запасують їжу, впадають у сплячку тощо. На початку еволюційного формування цих пристосувань масова загибель особин узимку припинялася тільки тоді, коли ланцюжок відповідних реакцій почав умикатися не температурним фактором, а більш раннім за часом – укороченням світлового дня. Це дозволило організмам завчасно підготуватися до дії такого екстремального фактора як низька температура, й переносити її без суттєвої шкоди для себе. Сформувалося явище фотоперіодизму.

Аналогічна ситуація характерна й для формування випереджального відображення за допомогою нервової системи. Його анатомічною основою є дуже рухомий модульний рівень організації головного мозку. Величезну роль у цих процесах відіграють також навчання й пам'ять про послідовність учинків, які можуть зумовити певний резуль-

тат. Важлива складова частина функціонування таких механізмів – емоції. Їх забарвлення залежить від співвідношення бажаного результату й імовірності його досягнення. Наприклад, якщо прогноз на досягнення мети й реалізація певного типу поведінки приводять до задоволення мотивації, то виникають позитивні емоції, а індукція актуального типу поведінки припиняється. Якщо ж та програма поведінки, котра реалізується особою, не наближує до бажаного результату, виникають негативні емоції, котрі примушують особину змінити цю програму. Якісно змінюється в людини й орієнтовно-дослідницький рефлекс: реакція типу "що таке?" доповнюється необхідністю дізнатися "що буде?". Унаслідок цього в житті людини, на відміну від тварин, поведінка стає орієнтованою не тільки на миттєвий і сьогоденний досвід. Важливою її складовою частиною стає орієнтація на майбутнє. Одночасно прогресивно розвиваються й безумовні рефлекси свободи та превентивної озброєності. Ефективність пристосувальних реакцій унаслідок цього значно зростає.

Розрізняють щонайменше три фази становлення антиципації у людини: пралогічна, теологічна й логічна.

Пралогічна антиципація домінує в психічній діяльності прадавніх людей і найдавніших суспільств. У її основі полягають містичні уявлення про минуле, сучасне й майбутнє, які зумовлюють і відповідні способи антиципації очікуваних подій (ворожіння, віщі сні, прикмети тощо). Характерною рисою цих найперших форм антиципації є орієнтація на умовляючі зв'язки (несправжня кореляція). Велике значення для формування пралогічної антиципації мав і той факт, що життя людей в первісному суспільстві значною мірою проходило під знаком тривожного очікування нещастя – особистого чи соціального. Воно примушувало людей уважно слідкувати за послідовністю подій, відмічати найперші ознаки їх можливої зміни на краще або на гірше. Іншими словами, люди намагалися відшукати той перший фактор, з якого починає розгортатися ланцюжок певних подій, тобто передбачати їх. Відсутність достатньої інформації зумовлювала те, що подібні ознаки більшою частиною були хибними, але свою роль у заспокоєнні людей вони відігравали. Нещастя могло й не статися, але завчасна готовність людини до нього мобілізувала її зусилля на подолання перешкоди, а це в будь-якому випадку краще, ніж неприємна несподіванка. Емпіричним характером подібної практики пояснювалось накопичення найріз-

номанітніших прикмет, розповсюдження віри в щасливі та нещасливі імена, назви, числа, дні, місяці, роки. У деяких племен навіть діти, які народилися в несприятливий день, викликали підозру; їх убивали або залишали напризволяще.

Поширення необхідності коректного передбачення зумовило потребу в професійних віщунах, почав складатися соціальний інститут антиципації. Розвиваються способи збирання інформації, навіювання, прийоми страхування на випадок невдалого прогнозу, накопичується власний досвід керування людьми тощо. Розробляються засоби реклами й самореклами внаслідок розповсюдження чуток у різних сферах людської діяльності, перш за все, збереження здоров'я, життя або майна, повернення кохання тощо. Усі прогнози відзначаються навіюваністю, сугестивністю, тобто людиною, котра одержала його, підсвідомо змінює свою поведінку відповідно до нього. Це створює враження, що віщун насправді бачить майбутнє або передбачає його.

Із часом у міру накопичення об'єктивної інформації містичні уявлення все більше витискаються із моделі зовнішнього світу. Але вони ніколи не зникають повністю, тому що залишається їх база – давні анатомічні структури мозку, недостатньо розвинена свідомість, низький інтелект і соціальні негаразди. Протягом усієї історії людства поєднання містичних і раціональних елементів світогляду було характерним не тільки для окремих людей, а й для колективної психіки. Цим і пояснюється "живучість" магії та інших реліктових форм психічного відображення дійсності.

Свій вклад вносить і суспільство: доки воно стабільне, доти кількість марновірних людей буде мінімальна. Будь-яка дестабілізація суспільних відносин спричинює суттєве зростання кількості людей, які за допомогою магічних маніпуляцій намагаються нормалізувати своє повсякденне життя, дізнатися, що на них чекає в майбутньому.

Неабияке значення має й професія людини: чим більше вона залежить від гри випадку, тим більше людина схильна вірити в різні прикмети. Для сучасності характерна спроба "віщунів" різного типу застосовувати у своїх промовах, окрім шаманської бутафорії, наукову термінологію, комп'ютери та інші технічні засоби для "демонстрації чудес". Але сутність проблеми від цього не змінюється, оскільки в усіх випадках застосовуються старі пралогічні схеми.

Загальна схема пророцтв: спочатку увага акцентується на тому, як усе погано та як тяжко живеться людям; потім пояснюється, чому це відбувається (звичайно тому, що люди поведуться неправильно). Остання, власне маніпулятивна, частина полягає в тому, що людям пропонується краще життя, якщо вони будуть поводитися правильно, тобто так, як рекомендує пророк.

Подібні методики застосовуються будь-якими соціальними лідерами.

Логічна (наукова) антиципація виникла в межах пралогічної, але досить рано відокремилася від неї як галузь передбачення, котра засновується на об'єктивній інформації. Наукове дослідження будь-якого рівня складності обов'язково пов'язане з прогнозуванням.

Жорсткість умов проведення експерименту й виключення можливості суб'єктивного підходу до його організації дозволяє одержати коректну інформацію й дати адекватний прогноз майбутнього розвитку системи. Суворо дотримуються й вимоги відносно точності прогнозу й сфер його застосування. Це дозволяє не тільки встановити реальні причинно-наслідкові зв'язки, а й передбачити їх майбутній розвиток.

Наукові досягнення чітко відповідають рівню об'єктивної інформації, яку людство здатне одержати на тому чи іншому етапі свого розвитку, тому наука постійно розвивається. У зв'язку з тим, що історія людства своїми коренями сягає глибинних особливостей самоорганізації матерії, виникнення життя на Землі й становлення тваринного світу, вона підпорядковується тим самим законам, що діють на всіх етапах розвитку живого. У людей зберігається не тільки загальний план будови тіла та головного мозку вищих ссавців, а й психічні механізми регуляції поведінки, у тому числі й соціальної. Ті властивості нашої біологічної організації та психічного відображення, які сформувалися найпізніше в еволюційному плані, виявляються й найбільш чутливими до сторонніх впливів. У тих випадках, коли вони з тих чи інших причин не здатні забезпечити психічний комфорт людини (змінені стани свідомості, нестабільність соціальної ситуації тощо), керування її поведінкою переходить на більш еволюційно давній і стабільний рівень: анатомічно – підкірковій структурі, психологічно – підсвідомість.

Критерієм для визначення ефективності поведінкових актів стають емоції. Доречними визнаються ті форми поведінки, котрі викликають позитивні емоції й забезпечують психологічну рівновагу.

Стан людини нормалізується. Це могутній механізм регуляції внутрішнього та зовнішнього світу в уявленнях людини, його ефективність перевірена мільйонами років еволюції тваринного світу. Не підводить він і людину.

Але не треба забувати, що в антропогенезі сформувалася й така специфічна, притаманна тільки людині ознака як СВІДОМІСТЬ. Тільки завдяки їй та виразній мові й трудовій діяльності із ряду приматів виділився вид *Homo sapiens*. Містична орієнтація світогляду, яка базується на давніх біологічних структурах і психологічних властивостях, у скрутній ситуації завжди прийде на допомогу й витіснить свідоме сприйняття дійсності, що має величезний психотерапевтичний ефект. Але тільки та людина, яка має достатньо сил, щоб чітко усвідомлювати всю ілюзорність такого сприйняття дійсності та її невідповідність реальній організації зовнішнього світу, зможе адекватно розвивати свої відносини з найближчим оточенням і суспільством.

Розділ 9 | ЗАГАЛЬНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ЕВОЛЮЦІЮ БІОСФЕРИ

Природний світ нашої планети розвивався системним шляхом згідно з основними принципами самоорганізації матерії. Створювався своєрідний часово-просторовий континуум, у якому й розгорталися відповідні процеси утворення нових структур і способів підтримки гомеостазу. Жодне з таких новоутворень не виникало незалежно від інших компонентів системи, до складу якої вони входили. Це, у свою чергу, сприяло системним перетворенням усєї біосфери, котра еволюціонувала як єдине ціле: будь-які зміни абіотичних чи біотичних факторів спричинювали цілий комплекс перебудов відповідних екосистем та їх складових елементів. Особливо енергійно це відбувалося в умовах суттєвих відхилень тих чи інших параметрів довкілля від стаціонарного стану. Тоді зміни відбувалися майже блискавично (за геологічним часом) і біосфера змінювалася радикально.

9.1. Системні перетворення біосфери за геологічним часом

Термін "біосфера", під яким розумілась область життя і зовнішня оболонка землі, був уведений у біологію на початку XIX ст. Ж.-Б. Ламарком. Наприкінці XIX ст. цей термін був поширений на геологію Е. Зюссом, який визначив біосферу так: це тонка плівка життя на земній поверхні, що великою мірою визначає її зовнішній вигляд. Сучасним розумінням терміну "біосфера" ми завдячуємо В. І. Вернадському, який створив цілісне вчення про неї у 1926 році.

БІОСФЕРА – це складна відкрита система, що включає не тільки живі організми, а й умови їх існування, тобто атмосферу, гідросферу та літосферу землі. Вона перебуває у стані плинної рівноваги, внаслідок чого зміни у будь-якому з компонентів біосфери суттєво позначаються на всій системі, що й спричинює безперервний розвиток. Починаючи з

найперших етапів органічної еволюції, життя розвивалося системно і видозмінювалися не окремі складові частини, а вся біосфера планети.

Основним постачальником зовнішньої енергії на Землю є Сонце, котре змінює інтенсивність свого випромінювання з коливанням у 70 та 200 років, викликаючи відповідні зміни клімату планети. За умов такого постійного притоку колосальної кількості енергії вельми актуальною стає проблема збереження стаціонарного стану землі. Її успішно вирішує біосфера за рахунок системи додатних і від'ємних зворотних зв'язків. Надлишок енергії виділяється у космічний простір. Унаслідок цього біосфера стає проміжною ланкою у загальних потоках енергії Всесвіту. У таких системах енергетичні перетворення *неодмінно* супроводжуються циклічними процесами, котрі створюють граничні умови для підсистем: ті з них, що неконфліктно входять до тих чи інших кругообігів, зберігаються у часі та просторі, інші – руйнуються. Контакти між різними фазовими станами систем у кругообігах створюють найсприятливіші умови для комплексного розвитку, а взаємозв'язані цикли об'єднують усі компоненти біосфери в єдине ціле.

Етапні зміни біосфери знайшли своє відображення у геологічній історії Землі (табл. 9.1) та її палеонтологічному літописі, котрий сьогодні заслугоує на значно більшу довіру, ніж за часів Ч. Дарвіна.

Початкові етапи самоорганізації матерії, спричинені наявністю різноманітних хімічних сполук і величезної кількості енергії (Сонця, електричних розрядів, виверження вулканів, тепла земного ядра тощо) за часом займають близько 80 % усієї історії Землі.

На основі випадкових і незворотних процесів *de novo* формувалися оптимальні схеми будови і функціонування найрізноманітніших складних систем. Створювалася матеріальна, енергетична та інформаційна база інноваційних способів вирішення численних системних проблем, пов'язаних із збереженням гомеостазу в екстремальних умовах середовища. Зокрема, протягом існування нашої планети неодноразово змінювались геолого-кліматичні умови, відбувався дрейф материків, виверження вулканів, землетруси, йшло утворення гірських масивів і гідрологічної системи, змінювалася солоність води, коливалась інтенсивність сонячного випромінювання, уповільнювалася швидкість обертання Землі довкола своєї осі, збільшувалася відстань між Землею та Місяцем (як наслідок змінювався його вплив на земні процеси), подовжувалася доба (на початку палеозою – 21,5 години) і скорочувалася тривалість року (в докембрії рік містив 420 – 425 діб) тощо.

Таблиця 9.1

Геологічна історія Землі

	Ера	Період	Епоха	Початок, млн. років тому
ФАНЕРОЗОЙ (етап явного життя)	Кайнозойська	Четвертинний	Голоцен (сучасність)	0,01
			Плейстоцен	1,5
		Третинний, неогеновий	Пліоцен	12
			Міоцен	26
		Третинний, палеогеновий	Олігоцен	37
			Еоцен	60
		Палеоцен	67	
	Мезозойська	Крейдяний	Пізня, середня і рання крей- дяні	137
		Юрський	Пізня, середня і рання юрські	195
		Тріасовий	Пізня, середня і рання тріасові	230
	Палеозойська	Пермський	Пізня, середня і рання пермські	285
		Кам'яновугільний (карбон)	Пізня, середня і рання кар- бонові	360
		Девонський	Пізня, середня і ранні де- вонські	405
		Силурійський	Пізня, середня і рання си- лурійські	435
		Ордовицький	Пізня, середня і рання ордо- вицькі	490
Кембрійський		Пізня, середня і рання кембрійські	570	
Протерозойська	Пізній протерозой	Венд (едіакарій)	650	
		Рифей	1 600	
	Ранній протерозой		2 600	
КРИТОЗОЙ (етап прихованого життя)	Архейська ера			Понад 4 000

Початкові етапи самоорганізації матерії, спричинені наявністю різноманітних хімічних сполук і величезної кількості енергії (Сонця, електричних розрядів, виверження вулканів, тепла земного ядра тощо) за часом займають близько 80 % усієї історії Землі.

На основі випадкових і незворотних процесів *de novo* формувалися оптимальні схеми будови і функціонування найрізноманітніших складних систем. Створювалася матеріальна, енергетична та інформаційна база інноваційних способів вирішення численних системних проблем, пов'язаних із збереженням гомеостазу в екстремальних умовах середовища. Зокрема, протягом існування нашої планети неодноразово змінювались геолого-кліматичні умови, відбувався дрейф материків, виверження вулканів, землетруси, йшло утворення гірських масивів і гідрологічної системи, змінювалася солоність води, коливалась інтенсивність сонячного випромінювання, уповільнювалася швидкість обертання Землі довкола своєї осі, збільшувалась відстань між Землею та Місяцем (як наслідок змінювався його вплив на земні процеси), подовжувалася доба (на початку палеозою – 21,5 години) і скорочувалась тривалість року (в докембрії рік містив 420 – 425 діб) тощо.

Завдяки цьому всі складові елементи планетарної системи неодноразово проходили через численні біфуркаційні точки і мали заново вирішувати комплексні питання збереження гомеостазу та ефективної протидії руйнівним факторам довкілля. Такі розгалужені системні процеси потребували чималого часу. Внаслідок цього у відкладах архейської та протерозойської ер міститься надзвичайно мало викопних залишків, але їх поширеність у межах планети свідчить про глобальність процесів формоутворення. Відбувалося становлення усієї біосфери планети, а не локальні видозміни тих чи інших її ділянок.

АРХЕОЗОЙСЬКА ЕРА. Першими організмами з клітинною будовою були анаеробні гетеротрофні прокариоти, що виникли близько 3 млрд. років тому. Їх життєдіяльність швидко вичерпувала ресурси довкілля. Жорстка конкуренція за субстрат спонукала переважно збереження систем, що могли використовувати якісно нові джерела речовини та енергії. Перші прокариоти радикально змінювали зовнішнє середовище.

Найдавніші залишки організмів знайдені у кременистих сланцях Південної Африки. Вони представлені мікроскопічними паличками, ниткоподібними утворами та кулеподібними тілами. Багато слідів найдавнішого життя представлено **СТРОМАТОЛІТАМИ** (з грецької – ки-

лимовий камінь). Це своєрідні пагорбки, що виростили на дні колишніх мілких водойм із перемінною солоністю. Вони становлять собою скам'янілу багат шарову структуру, створену біоценозом прокариотів, і нагадують маленьку біосферу зі своїми замкненими кругообігами органічних речовин. Такі скупчення мікроорганізмів ще й сьогодні можна знайти в теплих неглибоких водоймах у різних регіонах Землі. Своєю поширеністю прокариоти забезпечували пошук ефективних циклів хімічних реакцій із виведенням їх на оптимальний режим функціонування. Вирішення цієї проблеми спричинило спалах формоутворення на межі архею та протерозою.

Внаслідок відповідних системних процесів у біосфері ПІЗНЬОГО ПРОТЕРОЗОЮ (РИФЕЙ) з'являються організми, що нагадують водорості та гриби, а також відмічаються сліди повзання та закопування в ґрунт і знаходяться копроліти (скаменілі відходи травної системи).

Саме в цей час (близько 1 млрд. років тому) внаслідок серії симбіозів різних прокариотів з'являються принципово нові ієрархічно організовані складні системи – еукаріоти, а дещо пізніше (600 – 800 млн. років тому) – колоніальні та багатоклітинні організми.

Перехід до багатоклітинності, скоріш за все, був зумовлений розбіжністю між швидкістю росту поверхні та об'єму (збільшення лінійних параметрів удвічі супроводжується чотирикратним зростанням їх поверхні і восьмикратним – об'єму). Іншими словами, збільшення внутрішнього вмісту клітини за рахунок ефективнішого використання ресурсів середовища було лімітовано її мембраною. У прогресивних форм проблема збереження гомеостазу досягалася найбільш економним способом – вони просто розділилися навпіл з утворенням двох подібних стійких складних систем. Цей же принцип потім був використаний для переносу спадкового матеріалу від материнської особини дочірнім, оскільки всі інші способи (з погляду біологічної доцільності) для цього не придатні. Навіть вірусний спосіб передачі геному є більш енергетично затратним.

Зростання різноманітності живих форм спричинило пошук альтернативних засобів використання зовнішньої енергії. Еволюційним проливом у цій галузі стало виникнення найпростіших систем фотосинтезу. На перших етапах його становлення джерелом атомів водню для відновлення вуглекислоти слугував сірководень. Така форма *фотосинтезу* збереглася до сьогодні в деяких донних і пурпурових сірчистих бактерій. Фіксація протонів із води виникла значно пізніше у синьо-зелених во-

доростей. До цього часу майже всі каталітичні механізми, необхідні для такого фотосинтезу, вже сформувалися, але ще не були системно впорядковані. Так, фотоактивні пігменти з'явилися внаслідок взаємної узгодженості реакцій у хімічних системах абіогенним шляхом. На їх основі утворилися попередники хлорофілів.

Адаптивний характер еволюційних змін систем уловлювання світлової енергії виражається, зокрема, в існуванні різноманітних пігментних систем і варіабельності будови пластид, які з часом ускладнюються та диференціюються, зумовлюючи зростання фотосинтетичної активності та продуктивності. Внаслідок симбіозу деяких еукаріотичних клітин з прокаріотичними, що мали такі фотосинтезувальні системи, формувалися ієрархічні структури з новими можливостями прискореного розвитку. Наявність таких симбіонтів, що згодом перетворилися на хлоропласти, звільнила відповідні організми від конкуренції за обмежений ресурс органічних речовин.

Кисень, що виділявся внаслідок фотосинтезу, спочатку використовувався для окислення хімічних речовин, які були розчинені у воді. Тільки після утворення їх окислів він почав накопичуватися в атмосфері, сприяючи формуванню озонового екрана, що суттєво зменшило надходження до поверхні Землі жорсткого ультрафіолету і дещо пом'якшило умови існування для живих істот. Створилися сприятливі умови для виникнення нових способів забезпечення живих організмів енергією.

Перші спроби засвоєння кисню пов'язані з існуванням прокаріотів, які диференціювали на такі великі групи: *облігатні* (гинуть за присутності кисню), *факультативні анаероби* (кисень не є необхідним для їх існування, але вони досить стійкі до нього), *факультативні* (відчують потребу в кисні, але в невеликих дозах) та *облігатні аероби* (кисень необхідний для їх існування).

Внаслідок еволюції фотосинтезу змінювався газовий склад атмосфери, в якій протягом ВЕНДУ концентрація кисню зростає з 0,2 до 17 % (мінімальний вміст повітряного кисню, необхідний для аеробів: 1,5 – 2,0 %). Це суттєво змінило пріоритетні напрямки розвитку біосфери. Зокрема, такі атмосферні катаклізми стали смертельними для численних анаеробних прокаріотів, але одночасно забезпечили переважне виживання тих організмів, що змогли засвоювати кисень. До цього часу вони перебували у несприятливих для себе умовах і не відігравали значної ролі в біосфері. Поширення аеробних організмів супроводжувалося забезпечен-

ням їх колосальною кількістю власної енергії (ефективність аеробного розщеплення глюкози у 18 разів вища за анаеробне), яку вони мали негайно витратити на збереження гомеостазу. Єдина можливість забезпечення цього – формування нових енергоємних системних зв'язків. Зокрема, одним із варіантів розв'язання такої проблеми стало симбіотичне виникнення мітохондрій, які локалізували процес синтезу макроергічних молекул і дали можливість адекватного використання енергії для конкретних метаболічних процесів. Таке вирішення енергетичної проблеми дозволило використовувати надлишок енергії для підтримки гомеостазу не тільки окремих клітин, а й багатоклітинних організмів.

Таким чином, складні системи рівня клітини, реалізуючи оптимальні варіанти збереження стаціонарного стану, спровокували різкі зміни у давній біосфері. Але справжня багатоклітинність потребувала якісних перетворень, які можливі лише у відповідних біфуркаційних точках. Для цього умови середовища мали суттєво змінитися, зробивши певною мірою неадекватними попередні пристосування, вироблені прокаріотичними та еукаріотичними одноклітинними організмами.

Саме така ситуація склалася у ВЕНДСЬКОМУ періоді, спричинивши інтенсивний пошук нових варіантів підтримки стаціонарного стану з мінімальною ентропією. Крім того, стимуляція процесів формоутворення суттєвим чином зумовлювалася і появою перших *хижаків*, до яких можна віднести інфузорій, амеб, джугутикових найпростіших тощо. Склалися розгалужені трофічні зв'язки. Живі організми ставали повноправними учасниками системних процесів планетарного масштабу.

Геологічні та біологічні кругообіги об'єднувалися в один системний біогеохімічний кругообіг, який налагоджувався близько 2 млрд років, принципово не змінившись до сьогодні. У його межах прискореними темпами еволюціонували саме багатоклітинні еукаріотичні організми, які значно ефективніше використовували речовину, енергію та інформацію. Додатковим фактором активізації відповідних процесів могли стати помилки поділу, які не дозволяли нормально розійтись дочірнім клітинам. Через вихідну неоднорідність вони, втрапивши універсальність, натомість змогли набути нових функцій. Це спричинило перехід до диференціації. Завдяки більшій ефективності ієрархічно організованих систем такі структури виявилися значно досконалішими за одноклітинні організми. Змінювалась уся система зв'язків між організ-

мами, склалися нові пріоритети подальшого розвитку, почав реалізуватися новий виток еволюції біосфери.

Морфологічна спеціалізація дозволила суттєво вдосконалити і процес РОЗМНОЖЕННЯ, основний зміст якого полягає в тривалому збереженні оптимальних морфологічних варіантів. Відкрита система з нелінійними процесами, здатна до прискореного розвитку, відзначається наявністю численних неоднорідних елементів і тому з часом неминуче опиняється у черговій біфуркаційній точці з її закономірним пошуком нового стаціонарного стану. За такої умови збереження вже знайдених оптимальних структур може суттєво прискорювати розвиток, збільшувати різноманітність і надійність функціонування систем. Єдиний спосіб розмноження, доступний прокариотам, полягав у простому копіюванні будови материнського організму і збереження гаплоїдності. Неминучі помилки у процесах поділу таких клітин (зокрема, нерозходження хромосом, подвоєння геному тощо) випадково допомогли знайти принципово новий шлях спадкової передачі інформації, який об'єднував у собі сталість з мінливістю – статеве розмноження. Це суттєво розширило адаптивні можливості систем різних рівнів організації, в тому числі і біосферного. З'явилися нові гнучкі пристосувальні шляхи розвитку, що зумовило прогресивну еволюцію усієї вендської біоти і стало базою для подальшого формування все досконаліших живих істот.

Сформувалася специфічна ЕДІАКАРСЬКА ФАУНА, представників якої умовно відносять до кишковопорожнинних та черв'яків (сегментовані та несегментовані форми). Складався новий тип біосфери. Внаслідок системності розвитку навіть незначні за масштабом структурні перебудови тогочасних організмів мали величезне значення і в короткі терміни започатковувалися групи великих таксономічних рангів із принципово різними планами будови та особливостями функціонування. Це дозволяло значно ефективніше використовувати ресурси середовища і здійснювати саморегуляцію за допомогою різноманітних шляхів і способів. Підтримка загального гомеостазу біосфери забезпечувалася системою все більш розгалужених зворотних зв'язків, які спричинювали гнучкість регуляторних процесів.

ПАЛЕОЗОЙСЬКА ЕРА розпочалася КЕМБРІЙСЬКИМ ПЕРІОДОМ, який спочатку відзначався теплим і вологим кліматом. На екваторі розташовувався суперматерик Гондвана, який включав у себе кілька майбутніх континентів – Південну Америку, Африку, Австралію, Індію,

Антарктиду. Крім нього було вже чотири континенти, що відповідали сучасним Європі, Сибіру, Китаю та Північній Америці.

Тогочасне життя зосереджувалось у водоймах, де були поширені строматолітові рифи. Протягом кембрійського періоду процвітали синьо-зелені та червоні водорості, сформувалися майже всі відомі на сьогодні *туди* тварин. Велике значення мало виникнення *мінерального скелета*, що створило принципово нові можливості пристосування до нових умов існування. Таких груп було дуже багато, тільки класів на сьогодні відомо близько 45. Чимало груп не вдалося систематизувати через те, що в них був не карбонатний, а фосфатний скелет. Великим різноманіттям відзначалися членистоногі, що були представлені трилобітами, хеліцеровими, ракоподібними тощо. Серед них також зустрічалося багато форм, систематичне положення яких сьогодні визначити не вдається. Аналогічна ситуація характерна для молосків та голкошкірих. Взагалі в цей час швидко змінювалося представництво в біосфері різних груп навіть високих таксономічних рангів. Відбувався нормальний системний процес, коли в нестабільних умовах ще молодій Землі формувалася адекватна цим умовам біосфера.

Життя виривало на шельфі за температури не меншої 25 °С. За кембрійських часів тут були досить одноманітні умови і в різних куточках земної кулі зустрічалися подібні фауністичні комплекси. Але в інших регіонах планети геолого-кліматична ситуація мала значно більшу мінливість: розколювалися материки, утворювалися гори, виникали й зникали моря тощо. Еволюційний розвиток екосистем того часу відбувався нерівномірно і відносно стабільні періоди змінювалися значними перетвореннями органічного світу, спричинюючи коеволюцію різних груп рослин і тварин.

Наприкінці кембрію сталося похолодання та зледеніння, знизився рівень моря. Відповідних змін зазнала й біосфера, в якій більшість підсистем опинилась за межами витривалості (стаціонарного стану).

Внаслідок цього із кембрію до Ордовіку перейшло близько 30 – 35 класів безхребетних і на основі личинок асцидій почали формуватися примітивні хордові (безщелепні), схожі на сучасного ланцетника.

ОРДОВИЦЬКИЙ ПЕРІОД розпочався суттєвим потеплінням. Льодовики розтанули. Рівень моря знову підвищився, вода заливала низини, поширювалися мілководдя, створюючи нові середовища існування. Першими їх почали засвоювати рослини: з'являються мохи, а можливо й плауни.

Більша частина тогочасного суходолу зосереджувалася в теплих широтах – Гондвана змістилась у південну півкулю, Європа і Північна Америка розходились, інші материки зсувались в район екватора.

Завдяки таким сприятливим умовам відбувся спалах формування *класів*. Рифи вже були не строматолітовими, а кораловими. Остаточно склався тип голкошкірих, суттєво зросла різноманітність головоногих молюсків та безщелепних.

Висока різноманітність ордовицької флори та фауни, а також інтенсивне формування свідчать, що сформувався новий системний тип біосфери, врівноважений за багатьма параметрами завдяки численним трофічним зв'язкам між окремими підсистемами. Але наприкінці ордовіку сталося похолодання і вся планетарна система знову опинилась у біфуркаційній точці.

СИЛУРІЙСЬКИЙ ПЕРІОД, який розпочався зледенінням і зниженням рівня морів, із часом ставав більш сприятливим для життя. Криги танули, теплішало, рівень моря підвищувався. Поширення мілководних морів сприяло розповсюдженню рослин на узбережжях і створювало можливість засвоєння суходолу. Для цього рослини мали вирішити кілька системних проблем:

1. Знайти нове джерело інформаційної забезпеченості необхідних системних процесів. Таким джерелом став додатковий геном, що міг виникнути через помилки клітинного поділу. Перехід від гаплоїдності до диплоїдності забезпечив відповідні організми надлишковим генетичним матеріалом, який можна було використовувати в екстремальних умовах і тим самим не тільки зберегти гомеостаз, а й сформувати нові пристосувальні ознаки.

2. Захистити себе від висихання, що спричинило прогресивний розвиток покривної тканини у найрізноманітніших напрямках.

3. Зміцнити пагони внаслідок енергійного формування механічної тканини.

4. Розвинути судинну систему для транспорту води та мінеральних речовин догори з одночасним переміщенням органічних речовин у зворотному напрямку. Диференціація на тканини й органи пов'язана із становленням ієрархічної системи взаємозв'язків між різними складовими частинами рослинного організму, що суттєво прискорювало розвиток і дозволяло швидко досягти оптимального рівня функціонування.

5. Сформувати ефективну систему мінерального живлення, що здійснювалося, головним чином, за рахунок серії біохімічних адаптацій, зокрема активного повторного використання азотистих сполук, розпаду білків і відтоку їх із старіших частин в молодші, наявності запасного фонду азотистих речовин, переважно у формі амідів тощо. Такі адаптації реалізувалися за допомогою переключення ферментних систем залежно від концентрації азоту і зростання протеолітичної активності в умовах його дефіциту. Реакція рослин на нестачу азоту в ґрунті проявлялася у збільшенні росту коренів у довжину для досягнення максимального контакту з середовищем. Рівень мінерального живлення може контролювати метаболізм клітини й еволюція на підтримку іонного гомеостазу одночасно формувала певний тип мінерального обміну. Поступово складалася взаємна зумовленість мембранного потенціалу, енергетичного та іонного обмінів, що створювало передумови для їх участі у загальних регуляторних процесах рослинного організму.

6. Тривала підтримка ієрархічності неможлива без розвиненої системи інформаційного забезпечення між різними підсистемами. Відповідну функцію почали виконувати фітогормони під загальним керівництвом фітохрому. Еволюція *гормональної функції* у рослин відзначається формуванням значно меншої спеціалізації, коли для регуляції різних процесів можуть використовуватися однакові гормони, але у різних співвідношеннях. У найбільш еволюційно давніх верхівкових частинах кореня і стебла синтезуються ауксини, котрі відповідають за ріст клітин розтягненням (є вже у нитчастих водоростей), диференціацію провідних пучків і утворення коренів. Дві останні функції пов'язані з виходом рослин на сушу. Формування листків і стеблових бруньок регулюється цитокінінами, які продукують стеблова і коренева меристеми. Листки стають головним постачальником гіберелінів, які сприяють росту міжвузлів у довжину. З появою квітки з'являються нові функції гормонів і суттєво зростає їх ефективність в інтеграційній регуляції загальної функціональної активності рослинного організму.

7. Забезпечити незалежність процесів статевого розмноження від води тощо.

Вихід на суходіл надзвичайно прискорив усі метаболічні процеси, що до цього часу певним чином гальмувалися внаслідок зменшеної дії гравітаційних сил у водній фазі. Пристосування до життя на суші по-різному складались у різних груп рослин, але в усіх випадках вони становили собою

системне перетворення рослинних організмів у часі, а не послідовний розвиток тієї чи іншої ознаки окремо. Жодна з них не забезпечувала суттєвих переваг у засвоєнні суходолу, тільки всі разом. Внаслідок цього сформувалися відповідні пристосувальні комплекси рослин, зростала їх різноманітність (псилофіти і плауни), змінювались системні зв'язки між окремими групами організмів, формувалась якісно нова біосфера. Накопичення багатотонної маси рослин суттєво прискорювало її розвиток.

Еволюція живих організмів зумовлювалася компромісом між необхідністю збереження певного гомеостазу й необхідністю мінімізації ентропії в екстремальних умовах, оскільки зростання однієї тенденції неодмінно супроводжується зменшенням іншої. Неможливо досягти одночасного зростання обох складових системного розвитку. Ця закономірність сприяла реалізації різноманітних варіантів можливого вирішення чергової системної проблеми, яка виникала внаслідок суттєвих материкових зрушень: Гондвана насунулася на північний полюс, а Північна Америка об'єдналася з Європою, утворивши новий континент – Лавразію.

Такі геологічні катаклізми супроводжувались інтенсивною вулканічною діяльністю, горотворенням тощо. Завдяки різноспрямованим потокам речовини, енергії та інформації змінювався увесь ландшафт нашої планети. За цих умов на сушу вибиралися різні організми, але прижитися вдалося тільки скорпіоноподібним і павукоподібним істотам, кліщам і багатоніжкам. Одним із головних пристосувань цих тварин було видозмінення зябер на легені та поява трахей, що дозволило достатньо ефективно використовувати атмосферний кисень, але загалом живий світ суші не відзначався різноманіттям.

Натомість у морях життя вирувало і наприкінці силуру з'явилися тварини із щелепами (перші хрящові риби), що дозволило їм використовувати більш різноманітну їжу і набагато ефективніше засвоювати ресурси середовища. Серед класу риб відбувся спалах формоутворення.

ДЕВОНСЬКИЙ ПЕРІОД відзначався інтенсивними процесами горотворення, у тропіках продовжувала формуватися Лавразія. Наприкінці девону рівень моря знизився, клімат став різкішим: дощові періоди чергувалися з періодами жорсткої посухи, великі площі суходолу стали безводними. Сформувалися два кліматичні пояси: тропічний гумідний та північний аридний. В Африці та на території сучасної Бразилії був холодний клімат, а в тропічній смузі Європи температура була досить високою.

Такі зміни умов довкілля спричинювали суттєвий зсув гомеостазу біосфери до біфуркаційної точки. Зменшення водних просторів і зростання доступності суходолу спрямовувало розвиток у бік розширення та оптимізації комплексу пристосувань до життя на суші. Це спричинило спалах формоутворення серед сухопутної флори (насінні папороті) та фауни (комахи).

Наприкінці девонського періоду від кистеперих риб відокремилися *стегоцефали* – панцирноголові. Це збірна група амфібій, до якої входять представники різних еволюційних гілок, що жили в період з пізнього девону до раннього крейдяного періоду. Вони мали третє (тім'яне) око, що виконувало функцію теплорегуляції, і започаткували різні класи хребетних тварин.

Вихід *тварин* на сушу потребував суттєвої перебудови багатьох структур і функцій рівня ароморфозів, зокрема, змінився покрив тіла, сформувався новий план будови кінцівок і помінялась локомоція, відповідно розвивалась і нервова система, збільшився об'єм крові і рівень гемоглобіну, сформувалась нова система органів кровотворення (у риб – селезінка та нирки, в амфібій – червоний кістковий мозок) тощо. Виняткового значення набувала нервова система, що еволюціонувала в двох основних напрямках. Зокрема, у комах найбільш доцільні реакції закріплювалися спадково у вигляді безумовних рефлексів та інстинктів. У *хребетних* пріоритетним напрямом розвитку головного мозку стало формування гнучких пристосувальних реакцій за рахунок умовних рефлексів і навчання. Внаслідок цього зростала адаптивна цінність окремих особин із набутих індивідуальним досвідом. Поведінка ставала могутньою адаптацією, що забезпечувала адекватне та ефективне виживання в насичених життям екосистемах.

До умов суходолу пристосовувались і *рослини*, зокрема, їх еволюція спрямовувалась у бік зростання компактності тіла, появи справжніх коренів, розвитку епідермісу, змін у репродуктивній системі (втрата зв'язку розмноження з водою) тощо.

Засвоєння суші мало величезне значення для еволюції біосфери, яка почала брати участь у формуванні клімату нашої планети. Рослинний світ ставав принципово новою складною системою, що була найтіснішим чином пов'язана з багатьма групами тварин. Це мало неабияке значення й для населення прибережних вод, тому що із суходолу почала надходити

велика кількість органічного матеріалу. Почався процес формування ґрунтів. Земля набувала нового вигляду.

КАМ'ЯНОВУГІЛЬНИЙ ПЕРІОД (КАРБОН) відзначався зближенням Гондвани з Лавразією і численними процесами утворення нових гірських масивів. Моря то захоплювали сушу, то відступали, широко розповсюдилися мілкі моря, що добре прогрівалися і часто змінювалися заболоченими місцинами. Ліси також заболочувались, а рослини, що розкладалися, слугували їжею для інших наземних організмів і постачали органіку до водойм, змінюючи в них умови існування. Змінювався і клімат: наприкінці кам'яновугільного періоду температура (порівняно з девонем) знизилася на $5 - 15^{\circ}\text{C}$, що також позначилося на розвитку флори і фауни. Атмосфера насичувалася вуглекислим газом, створюючи парниковий ефект.

Таке порушення гомеостазу біосфери у сприятливий для життя бік супроводжувалося розквітом органічного світу. Поширилися ліси з плаунів, папоротей і голонасінних рослин, які або частково перейшли з девону, або з'явилися вперше. У середньому та пізньому карбоні вже чітко виокремлюються три ботаніко-географічні провінції: тропічно-субтропічна, помірно північна та помірно південна.

Серед тваринного світу суші найчисленнішими залишалися членистоногі, але вже з'явилися червононогі молоски та рептилії, які згодом засвоїли і моря. Основним добутком рептилій, що значною мірою спричинив їх наступне поширення в біосфері, стала радикальна зміна онтогенетичних процесів. У плазунів реалізувався принципово новий напрям індивідуального розвитку – під покривом яйцевих оболонок. Це дозволило подовжити захист зародка від негативних зовнішніх впливів, внаслідок чого збільшилося виживання потомства і зменшилися матеріальні та енергетичні витрати на репродукцію.

Поява таких організмів сприяла формуванню принципово нової системи ієрархічних відносин, яка оптимально відповідала умовам карбону. Але наприкінці періоду сталося похолодання, пов'язане з двома великими зледеніннями. Біосфера знову далеко відхилилася від свого стаціонарного стану і мала пройти через цілу низку біфуркаційних точок для збереження планетарного гомеостазу.

ПЕРМСЬКИЙ ПЕРІОД (останній з палеозойської ери) розпочався з катаклізму: Гондвана об'єдналася з Лавразією, утворивши новий гігантський континент (Пангея) з різними умовами в північній (Лавразія) та

південній (Гондвана) частинах. Почалося сильне зледеніння, полярні шапки зібрали воду і рівень Світового Океану знизився. Клімат ставав усе сушішим.

Починають вимирати плауни і розповсюджуватися гінкгові та хвойні рослини. До пермського періоду перейшли всі основні групи рослин і не менше 40–50 класів тварин.

Вимирання розпочалося із середини періоду. Воно зайняло тривалий час і не оминуло ані безхребетних, ані хребетних тварин. Внаслідок цього наприкінці пермського періоду збіднів видовий склад багатьох таксонів і вимерло близько 70 % тварин. В цей час не виникло жодного нового класу тварин і біосферна рівновага підтримувалася за рахунок новоутворення таксонів меншого рангу.

Зменшення площі шельфових морів негативно позначилося на амфібіях, в кількох еволюційних лініях яких незалежно сформувався повний набір рептилійних ознак. Він виявився адаптивним для повного засвоєння суші тетраподами. На цій основі за рахунок морфологічних змін рівня ароморфозів виникли дві незалежні еволюційні гілки хребетних: тероморфна (звірі) і зауроморфна (ящери). Заміна м'якої і залозистої "жаб'ячої" шкіри земноводних на рогові луски рептилій (мінімізація втрати води через випаровування) дозволила цим істотам заселити значні території степів і пустель. Рептилії розпочали прогресуючу дивергенцію. Сформувалися три великі групи, що відрізнялися формою черепа: синапсиди (пелікозаври, звіроподібні, ссавці); анапсиди (черепахи); діапсиди (псевдозухії, від яких виникли крокодили, динозаври та птахи).

Нові групи тварин активно перебудовували системні зв'язки у біосфері, змінюючи напрямки матеріальних, енергетичних та інформаційних потоків. Найсуттєвіші перетворення планетарної складної системи почалися від середини пермського періоду і тривали до кінця тріасу. Вони спричинювали чергову метаморфозу біосфери, яка виходила на новий виток розвитку.

МЕЗОЗОЙСЬКА ЕРА. На початку її першого періоду – ТРІАСОВОГО – ще зберігалася Пангея, але пізніше сталися значні геологічні зміни. Зокрема, цей суперконтинент почав розколюватися на західну та східну частини, окремі ділянки кори розтягувались і потоншувались, формуючи довгі прогини – рифти. Над ними через кілька мільйонів років виникли "молоді" океани. В інших місцях планети, натомість, утворювалися гірські масиви. Збільшувалася площа внутріш-

ньоматерикових пустель. Клімат установлювався теплий і сухий. Відповідно до цього найкраще використовувати ресурси біосфери могли рослини (хвойні) та тварини (рептилії), що вже мали комплекс відповідних адаптацій. Починають складатися класи птахів і ссавців.

Поява теплокровності внаслідок реконструкції кровоносної системи забезпечила ці групи тварин незрівнянними перевагами. Зокрема, експериментально були встановлені константи, що характеризують інтенсивність енергообміну різних організмів. Виявилось, що для одноклітинних істот вона становить 0,084 кал/годину, для холоднокровних (пойкілотермних) – 0,69 кал/годину, а для теплокровних (гомойотермних) – 19,68 кал/годину. Зростання енергетичної ефективності більше ніж у 200 разів дозволило теплокровним видам зайняти ті екологічні ніші, що залишалися недоступними для холоднокровних тварин. Одночасно це забезпечувало можливість тривалих міграцій і знаходження більш оптимальних для того чи іншого виду умов існування, що суттєво підвищувало шанси на виживання саме таких видів.

У триасових морях вимирає чимало різних видів тварин, але з'являються та поширюються кісткові риби.

Загалом у триасовій біосфері відбувалося становлення тих таксономічних груп, які згодом почали панувати в юрському періоді і збереглися до кайнозою. Це свідчить, що нарешті склалися підсистеми, які виявилися найбільш оптимальними для збереження гнучкого гомеостазу біосистеми планетарного рівня. Формоутворення починає переважати над вимиранням.

Протягом ЮРСЬКОГО ПЕРІОДУ Пангея продовжувала розділятися, а наприкінці юри цей процес охопив і її південну частину, внаслідок чого утворився Індійський океан.

Клімат залишався теплим, але вологість періодично змінювалася. Це був час панування динозаврів (у воді, на суші та у повітрі). Вони за своїми різними видами локомоції: могли пересуватися на чотирьох або двох кінцівках, але були й такі, що користувались обома способами залежно від конкретної ситуації. Серед них зустрічались як рослиноїдні, так і хижі форми. Тіло звичайно було вкрите лускою, але існували динозаври, що мали покрив, схожий на пір'я або волосся.

Відповідно до умов конкретного існування формувалися специфічні адаптивні комплекси, що дозволяли динозаврам займати найрізноманітніші екологічні ніші: їх не знайшли тільки в Антарктиді, але це може

бути зумовлене загальним станом слабкої вивченості цього вкритого кригою материка. Панування динозаврів супроводжувалось відповідними системними наслідками, сприяючи формуванню специфічної для того часу біосфери.

Ссавці юрського періоду посідали незначне місце в екосистемах і були представлені трикодонтами (хижаки), докодонтами (комахоїдні) та багатобугорчастими (всеїдні), які всі з часом вимерли. До сьогодні дійшла тільки одна з гілок юрських ссавців – однопрохідні (качкодзьоб, проехидна та ехидна).

Наприкінці юрського періоду з'явилися птахи, що стало черговим поштовхом до відповідних перебудов екологічної піраміди. Склалися нові системні зв'язки, зумовлюючи формування біосфери з принципово іншими властивостями, функціями та можливостями збереження гомеостазу.

КРЕЙДЯНИЙ ПЕРІОД (останній у мезозої) відзначався відокремленням Африки та Південної Америки з утворенням між ними Атлантичного океану. Індія та Мадагаскар відкололися від Пангеї; Індія почала швидко переміщуватися на північ до Азії. Австралія, Антарктида та Південна Америка утворювали єдиний материк, а Північна Америка сполучалася з Європою та Азією. Клімат був м'який і теплий.

На початку крейдяного періоду ще панували голонасінні, але потім виникли перші квіткові рослини, які радикально змінили свій онтогенез і суттєво подовжили термін захисту зародка від несприятливих умов середовища. Це дозволило здійснювати значно більшу кількість онтогенетичних перетворень під захистом насінних оболонок і сформувати більш універсальні організми. Включення покритонасінних до складу екосистем надало їм можливість, завдяки коеволюції з комахами та іншими тваринами (запилення, розповсюдження плодів і насіння), поширитися по всій Землі, радикально змінивши біосферу. Процес засвоєння нових екологічних ніш супроводжувався диференціацією на C_3 - і C_4 -види, що дозволило відповідним рослинам успішно виживати навіть у складних аридних умовах тропічних і субтропічних зон.

Серед тварин продовжували панувати динозаври, але в повітрі їм починали протидіяти птахи.

Найважливішою подією у житті ссавців того часу можна вважати появу плаценти, котра дозволила народжувати майже повністю сформованих дитинчат. У самиць деяких звірів виникла здатність подовжувати вагітність, затримуючи розвиток ембріона до настання більш сприятли-

вих умов (наприклад, у тюленів термін вагітності може коливатися від чотирьох місяців до року при нормі 6 – 7 місяців). Разом із вигодовуванням малечі молоком і турботою про потомство це сприяло виживанню та підвищенню конкурентної здатності ссавців. З їх появою та енергійним розвитком екосистеми ставали ще більш насиченими життям.

Зростання різноманітності видів, у свою чергу, останні мільйони років крейдяного періоду спричинювало загострення конкуренції за основні ресурси біосфери: перебудовувались трофічні зв'язки, перевірявся ступінь пристосованості видів до нових умов, уточнювалось їх справжнє місце в ієрархічній будові планетарної системи природи. У найбільш невігідному становищі опинилася найпоширеніша до того часу група тварин – динозаври. Через спеціалізацію до локальних умов довкільля протягом попереднього перерозподілу екологічних ніш вони не мали необхідного запасу мінливості для успішної конкуренції з новотвореними видами.

Приблизно в цей час на Землю впав величезний метеорит, який розколовся таким чином, що до Північної Америки (Мексика, Карибське море) потрапив уламок діаметром близько 10 км, але більша частина цього космічного тіла долетіла до Індії. Внаслідок такого катаклізму поверхню нашої планети вкрив тонкий шар іридію; здіймалися хвилі висотою до кілометра; над планетою пронісся вогняний шквал, а в атмосферу піднялися хмари пилу, що суттєво зменшило рівень освітлення земної поверхні й знизило температуру; азот з'єднувався з водою, спричинюючи кислотні дощі тощо. Це суттєво прискорило процес системних змін біосфери, який тривав протягом мільйонів попередніх років: вимерло близько 80 % рослин і 70 % тварин (близько 65 млн. років тому зникли й динозаври). Процес біосферної перебудови розгортався як ланцюгова реакція: вимирання того чи іншого таксона призводило до загибелі груп вищого ієрархічного рівня трофічної піраміди і так до самої верхівки. Такі метаморфози були настільки суттєвими, що стали приводом для проведення межі між мезозойською та кайнозойською ерами.

КАЙНОЗОЙСЬКА ЕРА, що почалася після глобального вимирання мезозойської флори та фауни, також не відзначалася спокійним перебігом подій. Протягом ПАЛЕОЦЕНУ (перша епоха ПАЛЕОГЕНОВОГО періоду) продовжували розколюватися південні материки: Африка, Індія та Австралія ще далі відсунулись одна від одної, причому Австралія залишалася поряд з Антарктидою, а Індія дрейфувала на північ.

Рівень океану знизився і зникло багато внутрішньоконтинентальних морів, але, незважаючи на це, клімат був м'який і вологий.

Збільшувалася площа тропічних лісів, під покривом яких перетворювалася фауна. Розпочався новий виток розвитку безхребетних, з'являється багато нових, типово кайнозойських таксонів, які збереглися до сьогодні. Серед плазунів залишилися тільки ящірки, змії, крокодили та черепахи.

Вивільнення численних екологічних ніш після вимирання динозаврів спричинило бурхливий розвиток ссавців: кількість родин зросла від 20 до 50. Спочатку це були невеликі тваринки, що мали витрачати більшість своєї енергії на підтримку постійної температури тіла та основного метаболізму (перетравлювання та засвоєння їжі, роботу внутрішніх органів, м'язів, нервової системи тощо). Для активного життя (міграції, пошук статевого партнера, засвоєння нової території, орієнтовно-дослідницька діяльність тощо) вони не могли витрачати більше кількох відсотків власної енергії. Крім того, маленькі істотки частіше гинуть внаслідок переохолодження чи перегріву. Ця проблема була остаточно вирішена тільки після появи ссавців досить великих розмірів, які сприяють зниженню основного та посиленню активного обміну.

Комахоїдні та примати, що з'явилися ще наприкінці крейдяного періоду, почали відігравати важливу роль в екосистемах Північної Америки та Європи. Своїм поширенням примати значною мірою завдячують формуванню такої нової системної властивості як соціальність і пов'язаному з нею прогресивному розвитку біокомунікації та психічного відображення. Це дозволило їм із часом підійти до тієї межі, що відокремлює розум тварин від свідомості людей, і подолати цей бар'єр.

В ЕОЦЕНІ Індія продовжувала наближатися до Азії, Австралія відходила від Антарктиди, Атлантичний та Індійський океани збільшувалися, море затопило частину суші. Клімат став ще теплішим, зросла площа тропічних лісів (пальми росли навіть у помірних широтах).

Такі сприятливі умови дозволили ущільнити заповнення екологічних ніш, що спричинило появу парнокопитних та хоботних, а деякі з хижаків (китоподібні) і трав'яїдних (сирени) вторинно засвоїли водне середовище. У повітрі рукокрилі успішно використовували для польоту шкірну перетинку, вже раніше випробовану птеродактилями. Крім ссавців, успішно розвивалися й птахи. З еоцену відомо не менше за 80 родин птахів, причому більшість із них існує до сьогодні.

Формувалася нова врівноважена планетарна система, у межах якої відбувався перерозподіл матеріальних, енергетичних та інформаційних потоків, що сприяло видоутворенню та галуженню трофічних зв'язків, типових для еоценової біосфери.

Протягом останньої епохи палеогену третинного періоду кайнозойської ери – ОЛІГОЦЕНУ – Європа об'єдналась з Азією; у свою чергу, з Азією нарешті зіштовхнулася Індія, внаслідок чого величезні маси гірських порід зім'ялись у складки й здобилися, започаткувавши Гімалаї. Над південним полюсом утворився гігантський крижаний покрив, що викликав зниження рівня Світового Океану та похолодання. Це спричинило зменшення площі тропіків і розповсюдження листопадної рослинності.

Швидко поширювалися савани і виникали трави, адаптовані саме до таких умов. Поява цього нового рослинного ресурсу живлення сприяла коєволюції численних трав'янистих тварин. Відповідно до них виникали нові родини хижаків. Знайшли своє місце в нових екосистемах і людиноподібні мавпи.

НЕОГЕНОВИЙ ТРЕТИННИЙ ПЕРІОД кайнозойської ери розпочався з МІОЦЕНУ. В цей час Африка зіткнулася з Європою та Азією, утворивши Альпи. Крім того, Африка виявилася зв'язаною з Азією через Аравійський півострів, що сприяло обміну фауною. Це суттєво прискорювало еволюцію екосистем внаслідок вторгнення в уже сформовані біогеоценози нових, чужорідних видів. У цей же час на території Америки материкові плити продовжували наповзати одна на одну, утворивши Скелясті гори та Анди. Льодовиковий щит південної півкулі поширився на всю Антарктиду. Клімат усе холоднішав і сухішав.

Вологі зони зменшувались, відповідно до цього вимирали деякі групи рослин і тварин, пов'язані з тропічними лісами та болотами. Натомість поширювалися степи, лісостепи та савани. У зв'язку з цим на території Євразії та Північної Африки розповсюджувалася так звана гіпаріонова фауна, що включала гіпаріонів (трипалий кінь), носорогів, мастодонтів, бегемотів, оленів, жирафів, порожнисторогих парнокопитних. Наявність такої кількості трав'янистих зробила можливим існування великих хижаків – з'явилися шаблезубі коти.

Близько 20 млн. років тому в Австралії з'явилися кенгуру, які разом з іншими сумчастими прийшли сюди з Північної та Південної Америки через Антарктиду, котра до кінця еоцену об'єднувалась із Австралією. Відсутність подальшого контакту з іншими материками спричинювала

формування специфічності австралійських ссавців, представлених ендемічними однопрохідними та сумчастими.

Таким чином, через низку біфуркацій складалася нова біосферна система, в якій зберігалися всі необхідні для підтримки гомеостазу трофічні рівні, але представлені вони були вже іншими істотами.

Остання епоха неогенового періоду – ПЛІОЦЕН – ознаменувалася тим, що льодовий щит вкрив і північний полюс. Клімат усе холоднішав і рослинність вимушено пристосовувалася до нових умов, стаючи все більш холодостійкою.

Материка нарешті досягли свого сучасного положення. Північна Америка об'єдналася з Південною через Панамський перешийок. Два континенти, на яких мільйони років ішла паралельна еволюція, утворили єдину систему. Почався грандіозний обмін фауною. Він виявився нерівномірним: до екосистем Північної Америки з півдня змогли упровадитися тільки п'ять родів (опосум, броненосець, дикобраз і два види хом'ячків. Натомість фауна Південної Америки майже наполовину почала складатися з північноамериканських видів.

Протягом неогену внаслідок аридизації клімату і поширення степів вимирають численні групи тварин, життя яких було пов'язане із заболоченими місцинами, але суттєвих змін у великих таксономічних підрозділах не зафіксовано. В цей час складалося панування плацентарних ссавців і розповсюдилися коні, ведмеді, собаки, гієни та інші групи, що збереглися до сьогодні. Поширювалися примати. У морях виникли ластоногі та продовжувався розвиток китоподібних.

Ще одна видатна для еволюції біосфери подія сталася на території Африки: від приматного стовбура відокремилася людська гілка і з'явилися австралопітеки. Ці істоти з часом викликали корінні зміни всієї планетарної системи, але поки що біосфера майже спокійно вступала до ПЛЕЙСТОЦЕНУ ЧЕТВЕРТИННОГО ПЕРІОДУ.

За цей час значних переміщень континентів не відбувалось, але зміни клімату були радикальні. Похолодання, що почалося в пліоцені, сягнуло максимуму:

- сформувалися гігантські льодові шапки на полюсах;
- льодовики почали переміщуватися з півночі на південь, вкриваючи Канаду, північ Європи і більшу частину Азії;

– внаслідок чотирьох великих зледенінь у північній півкулі суттєво знижувався рівень Світового океану, який тимчасово зростав у міжльодовикові періоди;

– величезні простори Євразії та Північної Америки були зайняті сухими холодними степами і тундрами тощо.

У черговий раз змінювалися речовинні, енергетичні та інформаційні потоки у біосфері, гомеостаз якої знову суттєво відхилився від рівноваги. Новий стаціонарний стан уже мав забезпечуватися новою системою додатних і від'ємних зворотних зв'язків, розгорнувся масштабний процес вимирання одних і формування інших видів. Жорсткі умови середовища сприяли переважному виживанню великих за розмірами звірів (загальна адаптація), що легше зберігали тепло. Внаслідок цього поширилися мамонти, шерстисті носороги, північні олені, печерні ведмеді, шаблезубі тигри тощо. Плейстоценова біогеоценотична катастрофа, зумовлена льодовиками, скоротила фауну майже на чверть. Коеволюція різних новоутворених видів у північній півкулі спричинювала корінні перебудови усіх екосистем, установлювалися нові режими збереження біосферного гомеостазу.

У міру своїх сил засвоювали середовище і представники роду *Номо*. Для виживання вони мали вирішувати численні екологічні проблеми. Способи реалізації відповідних рішень із часом спричинили настільки великі перетворення усієї планетарної системи, що четвертинний період кайнозойської ери одержав назву АНТРОПОГЕН. Але в плейстоцені гомініди ще залишалися лише одним з багатьох унікальних видів тогочасної біосфери. Це був період, який у північній півкулі, окрім чергування зледенінь і міжльодовикових стадій, характеризувався переважанням холодного клімату з високою вологістю, виникненням численних прісних та солонуватих водойм тощо. Натомість у південній півкулі льодовиків не було і тут значно довше зберігалися відповідні флора і фауна, що утворювали екосистемні угруповання іншого типу.

Унаслідок подібних процесів уся планетарна біосфера суттєво відхилилася від попереднього стаціонарного стану і набувала нового вигляду. У такі періоди зменшувалася роль структур, що підтримували минулий гомеостаз (зокрема, дія стабілізуючого добору), і зростало значення мінливості. Найбільш спеціалізовані та найкраще пристосовані види вимирали першими.

Біосферна криза ліквідувалася за допомогою реалізації нового витка системного пошуку оптимального стаціонарного стану з мінімальною ентропією. Після його досягнення провідну роль знову починали відігравати адаптаційні процеси збереження віднайденого *de novo* гомеостазу.

Таким чином, протягом розвитку життя неодноразово одні групи рослин і тварин змінювалися іншими, але при цьому завжди підтримувалося приблизно постійне співвідношення форм, які виконували аналогічні біогеохімічні функції. Зокрема, від палеозою до сьогодні змінювалися комплекси організмів, що накопичували кальцій, але акумуляція цього елемента протягом усього часу відбувалася майже з постійною швидкістю. Подібна ситуація характерна й для співвідношення видів, які займали різні трофічні рівні у біосфері. В такий спосіб сукупна діяльність "живої речовини" Землі підтримувала необхідний для життя режим неорганічного середовища і гомеостаз біосфери.

Такий перебіг подій самоорганізації живого світу нашої планети був ефективним лише до ГОЛОЦЕНУ ЧЕТВЕРТИННОГО ПЕРІОДУ кайнозойської ери, коли прискореними темпами почав розвиватися вид *Homo sapiens*. Він відкрив і засвоїв принципово інші, універсальні способи адаптації, котрі поставили його дещо осторонь від загальної еволюції біосфери.

Вживання людства зумовлювалося створенням усе більш досконалого штучного середовища існування. Поступово складалося протистояння людини і біосфери. Із часом це зумовило те, що сьогодні вплив людства на природний світ нашої планети набув глобального значення. При цьому використання природних ресурсів відбувається без урахування закономірностей розвитку і функціонування біосфери. Внаслідок господарської діяльності із біотичного кругообігу виключаються або суттєво перетворюються великі території, неконтрольоване добування корисних копалин і виробництво нетипових для біосфери речовин спричинює руйнування численних системних зв'язків, що склалися протягом мільйонів років. Через це антропогенні впливи на довкілля ставлять під загрозу саму можливість подальшого утримання гомеостазу біосфери, яка наближається до біфуркаційної точки планетарного значення. Перед людством з усією неминучістю постала проблема розумного врегулювання своїх контактів із природним середовищем. Сьогодні від цього вже безпосередньо залежить виживання людини як біо-

логічного виду. Настав час довести, що ми справді розумні й можемо існувати поряд з іншими видами, суттєво не шкодячи їм.

9.2. Ноосфера

Термін "ноосфера" був запропонований у 1927 р. Е. Леруа та П. Тейяр де Шарденом під впливом ідей геолога В. І. Вернадського, лекції якого вони слухали в Сорбонні. В книзі "Феномен людини" П. Тейяр де Шарден визначив ноосферу як "мыслящий пласт, который, зародившись в конце третичного периода, разворачивается над миром растений и животных – вне биосферы и над ней".

Більш глибоке поняття ноосфери дав В. І. Вернадський у своїй праці "Декалька слів про ноосферу" (1944 р.). Він писав: "Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом, становится вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества, как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера". Роль людства у процесах його взаємодії з довкіллям знає суттєвих перетворень, акценти зміщуються в бік домінування розумності у вирішенні багатьох проблем, пов'язаних із нагальними потребами людини.

Почала формуватись якісно нова форма упорядкованості, яку, завдяки взаємодії людства, біосфери та суспільства, можна назвати соціосферою. Це планетарна складна система, до якої входять біосфера, частина геосфери, що охоплена виробничою діяльністю людини, прилеглий до Землі космос, а також людське суспільство з усіма результатами його розумової та господарської діяльності (інтелектуальні досягнення, типи виробничих відносин тощо). На відміну від біосфери, в якій центральна роль належить живій речовині, у соціосфері функцію центрального організатора починає виконувати людство. Внаслідок цього змінюються й способи підтримки гомеостазу таких систем, а саме, якщо в основі існування біосфери лежать трофічні зв'язки, а основні функції забезпечуються біотичним кругообігом, то для соціосфери відповідними показниками поступово стають соціальний обмін речовин та суспільні відносини.

Формування ноосфери та соціосфери зумовлювалося тим, що протягом тривалого часу людство невпинно та енергійно розвивало технічний і

технологічний підмурівок свого існування. Внаслідок цього техногенне забруднення охоплювало всі сфери планетарного життя, а промислові підприємства та міста виводили із природного кругообігу все більші території. Це поставило численні види, що підтримували рівновагу в екосистемах, на межу вимирання (щодня зникає один вид або підвид тварин, а щотижня – рослин). Швидкість цього процесу майже дорівнює тій, що була характерною для часів масового вимирання видів у давньому минулому біосфери. Основна відмінність полягає в тому, що сьогоденні катаклізми мають не природні, а штучні (діяльність людства) причини.

Ситуація стає ще напруженішою через поширення горизонтального переносу генів між різними видами. Трансгенні рослини і тварини своєю появою завдячують успіхам генетичної інженерії, у межах якої розроблена система експериментальних методів для конструювання нових комбінацій як природних, так і штучно створених генів. Вони започатковують нетипові для біосфери істоти (генетично модифіковані – ГМО або живі змінені організми – ЖЗО).

Широкомасштабне надходження генетично модифікованих організмів у довкілля й практичне їх застосування розпочато у 1995 році. Основні аргументи прихильників упровадження живих змінених організмів такі:

- трансгенні рослини мають вищу продуктивність, більшу стійкість до шкідників, бур'янів і хвороб;
- завдяки стійкості для їх вирощування необхідно менше гербіцидів, інсектицидів і фунгіцидів, що зменшує забруднення довкілля цими хімікатами, але ретельна перевірка рекламованої стійкості трансгенних рослин до пестицидів довела недостовірність такої заяви;
- генетична модифікація рослин може здійснюватися у напрямі збільшення вмісту певних поживних речовин і вітамінів;
- можна виводити сорти, пристосовані до посухи і холоду;
- можна вбудовувати вакцини проти різних хвороб;
- їжа з ГМО-інгредієнтами може бути смачнішою і дешевшою.

Критики поширення генетично модифікованих організмів зосереджують увагу на таких негативних аспектах їх використання:

- через недосконалість сучасних методів немає стовідсоткової гарантії, що спеціально сконструйовані гени-носії бажаної ознаки потраплять у призначене для них місце у ДНК клітини-реципієнта. Таке перенесення може мати непередбачені наслідки. Адже відомо, що основ-

на маса ознак проявляється як результат взаємодії багатьох генів, а один ген може брати участь у формуванні кількох ознак організму;

– впровадження в екосистему ГМО, що мають нетипові сполучення генів, може призвести до катастрофічних змін у збалансованій системі біосфери.

Крім того, на сьогодні відомі деякі властивості живих змінених організмів, які можуть здійснювати шкідливий вплив на довкілля та здоров'я людини. До них, зокрема, відносять алергенність, стійкість до антибіотиків, токсичність, мутагенність (канцерогенність) тощо. Загально-визнано, що трансгенні рослини та продукти харчування з них по суті є носіями генетичного забруднення довкілля. Безсумнівно одне: використання ГМО вимагає надзвичайної обережності, оскільки є потенційний ризик втрати існуючого генофонду біосфери.

У багатьох країнах проводиться інтенсивна робота з виведення трансгенних тварин, у геном яких вбудовуються різноманітні генетичні конструкції. Дослідження проводяться на великій рогатій худобі, конях, свинях, вівцях, козах, кроликах тощо. Розвиваються різноманітні напрями селекції трансгенних тварин із новими корисними ознаками, до числа яких належать: підвищена продуктивність, отримання молока з певними технологічними якостями, продукування лікарських біологічно активних речовин, підвищення стійкості проти інфекційних хвороб, біологічне моделювання патологій людини, створення трансплантатів органів людини тощо.

Громадськість у європейських державах виявляє більшу, ніж в інших країнах, стурбованість із приводу впровадження біотехнології у сільське господарство. В Європі харчові продукти з вмістом ГМО не дістали такого поширення, як, наприклад, у США, де близько 60 % продуктів харчування містять генетично модифіковані складові. Це пояснюється тим, що Адміністрація США з контролю за харчовими продуктами та фармакологічними препаратами довго стверджувала: генетично модифікована їжа нічим не відрізняється від традиційної, отже, не потребує спеціального вивчення. Проте останнім часом цей підхід піддається конструктивній критиці.

Проблеми забезпечення належного рівня захисту в галузі передавання, обігу й використання ГМО, а також їх транскордонного переміщення зумовили розробку Картахенського протоколу про безпеку як додатка до Конвенції про біологічну різноманітність. У ст. 16, п. 4 цього

протоколу зазначається, що до початку запланованого використання ГМО має пройти достатній період спостереження, який відповідав би життєвому циклу таких організмів. На жаль, за такого способу доведення безпечності ГМО не враховується специфіка потенційних ризиків від вивільнення їх у довкілля, не визначаються й не оцінюються можливі віддалені наслідки.

Подібне ставлення до зовнішнього середовища суттєво прискорює процеси розхитування гомеостазу біосфери нашої планети. Вона опинилась у черговій біфуркаційній точці, але, на відміну від попередніх, перехід через неї тільки за рахунок системних процесів самоорганізації може призвести до загибелі усього виду *Homo sapiens* і встановлення нового гомеостазу біосфери вже без участі людства. Сьогодні, як ніколи в нашому історичному минулому, зростає роль розумного та зрівноваженого підходу до системного вирішення проблем довкілля. Тільки за такої умови ми маємо шанс на виживання як один із видів біосфери. Для цього необхідна всесвітня інтеграція людства. Її підмурівок створюють різноманітні міждержавні союзи, а також транспортні системи, засоби масової інформації та Інтернет. Сьогодні ЗМІ мають надзвичайні можливості для впливу на масову свідомість. На жаль, поки що вони, головним чином, спрацьовують у напрямі поширення руйнівного світогляду, сприяючи деструктивним процесам. Сформувалася досить специфічна масова культура, що адресується низькоосвіченим верствам населення. Відповідна інформація сприймається неконфліктно, бо не потребує ніяких зусиль для осмислення. ЗМІ стають основним інструментом "промивання мізків". Але ці ж самі засоби масової інформації можна ефективно використовувати для досягнення зворотної мети: спрямувати думку людства у напрямі збереження середовища свого існування.

У біосфери можливість самозбереження є, вона довела це протягом мільярдів років саморозвитку і самоорганізації. Але чи є відповідні шанси у людства? На це питання ми маємо відповісти самі. Треба тільки усвідомити: ми відповідальні за все, що відбувається завдяки нам і довкола нас.

ПІСЛЯМОВА

Самоорганізація матерії обіймає усі форми її існування, а основні принципи розвитку включають як універсальні закономірності, так і специфічні особливості їх реалізації у біосистемах. До перших належить чергування періодів гомеостазу (система перебуває у стаціонарному стані або поблизу нього), котрий підтримується адаптаційними механізмами, і періодів, пов'язаних із зміною динамічної поведінки складних систем. При цьому система через внутрішні або зовнішні причини опиняється у біфуркаційній точці, а її майбутнє стає невизначеним. Вона може піти по нестійкій термодинамічній гілці і зруйнуватися (ентропія зростає). У ряді випадків за рахунок формування додаткових зв'язків (приплив енергії і речовини зовні) і біфуркаційних механізмів система може утворити стійку якісно нову дисипативну структуру вдалині від вихідного стаціонарного стану. Для опису подібних процесів успішно використовується математичний апарат теорії катастроф. Через стохастичність переходу через пороговий стан еволюція набуває напрямую і стає незворотною. Крім того, невизначеність майбутнього у біфуркаційній точці зумовлює надзвичайну різноманітність утворюваних дисипативних структур і варіантів живих систем.

Специфічність розвитку проявляється в підкоренні біологічним законам, котрі разом із загальними принципами самоорганізації матерії визначають добір найбільш оптимально функціонуючих систем. Додатковим фактором, що зумовлює високу швидкість біологічної еволюції, є реалізація алгоритму випадкового пошуку з нелінійною тактикою на тлі випадкових мутацій. Через це у міру ускладнення систем, котрі утворюються у біфуркаційній точці, ефективність використання ними ресурсів середовища усе зростає, збільшується пластичність із розширенням діапазону пристосувальних реакцій, різко зменшується ентропія. В результаті формується відносна незалежність особин від середовища існування, граничним випадком якої є перебудова цього середовища за потребами виду, що реалізувалося протягом антропогенезу. Подібний

результат досягається за рахунок еволюції керуючих систем (ендокринної і нервової), що зумовлює формування принципово нових норм поведінки і соціальних адаптацій.

Еволюція НС відображала дію необмеженого біологічного прогресу в напрямі розумної істоти відповідно до загальних принципів самоорганізації матерії. Вона включала всі основні її етапи: концентрацію, диференціацію, ієрархію. На кожному з них формування нових ознак здійснювалося на фоні початкового зростання мінливості структур, які опиняються у певних умовах зовнішнього середовища. Виживали і залишали потомство тільки ті особини, будова ГМ яких дозволяла скласти адекватну програму поведінки, а еферентні системи були здатними впровадити її у життя. Унаслідок цього із безлічі можливих варіантів будови і функціонування НС залишалися тільки найбільш доцільні.

У нижчих хребетних найпростіші умовні рефлекси (елементарне навчання) можуть здійснюватися на рівні стовбурової частини ГМ. Але розвиток екосистем та ускладнення внутрішньовидових та міжвидових стосунків потребувала все більш гнучкої поведінки і встановлення міжаналізаторних контактів. Переважно моноаналізаторні інтеграційні структури (середній і проміжний мозок) переставали відповідати ефективному вирішенню проблеми виживання. Утворювалися нові формації, які збирали інформацію від декількох органів чуттів, здійснюючи на їх основі міжаналізаторний синтез. На його основі вже можуть формуватися принципово нові психічні реакції і здійснюватися складні акти поведінки. Вони починають визначатися усією конструкцією головного мозку і взаємодією організму з довкіллям. При цьому абсолютної відмежованості окремих аналізаторних зон і полів немає, між усіма структурами кори і підкіркових формацій є переходи. Увесь ГМ працює відповідно до поставленої мети з одночасною перевіркою адекватності результатів дій поставленому завданню. Чим вищий еволюційний рівень організмів, тим складнішим морфологічно і функціонально виглядає їх специфічний апарат поведінки (НС), тим більше різних шляхів протікання нервових процесів і тим більше рівнів НС беруть у них участь. При цьому провідну роль відіграють ті системи аналізаторів, які забезпечують біологічне існування виду в даних умовах середовища.

Виживання перестає суттєво залежати тільки від морфологічної будови особин, пріоритетними стають особливості функціонування їх

НС, які значно розширюють ареал існування як окремих особин, так і їх сукупностей різного систематичного рівня.

Реалізація подібних перетворень у психічних процесах викликала суттєві зміни індивідуальної поведінки тварин, яка складається з багатьох чинників і становить собою систему із своїми законами і тенденціями розвитку. Функціонування такої системи зумовлене генетичним (анатомія внутрішньої будови м'язової і скелетної систем, головного мозку, синапсів, рецепторів, медіаторів і т. п.), фізіологічним (швидкість проведення імпульсу, поріг збудження, здатність до утворення нових синаптичних зв'язків тощо), онтогенетичним розвитком (зрілонороджені та незрілонороджені дитинчата), типом життя (поодинокі чи групові), екологічними умовами існування виду (постійні або мінливі), комунікаційними засобами та їх специфікою тощо. У зв'язку з цим виділити окремі компоненти будь-якого акту поведінки практично неможливо і в кожному конкретному випадку необхідно аналізувати весь конгломерат поведінки. У людини подібний аналіз ще більш ускладнюється за рахунок різноманітності родинного, професійного та інших форм суспільного життя.

Процес гомінізації тривав мільйони років і відзначався суттєвими змінами морфології, фізіології, психічного відображення і суспільної поведінки приматів.

Схематично цей процес може виглядати так: певна частина приматів, унаслідок зміни кліматичних умов, опинилася в нетиповому для себе середовищі – у саванах, відкритих місцинах, до яких ці тварини були зовсім непристосованими, оскільки мали за плечима тривалу еволюцію в напрямі розвитку пристосувань до життя на деревах. Ці істоти повинні були загинути, тому що не могли конкурувати з жодною групою тварин, що населяли савани, бо ті, у свою чергу, мільйони років пристосовувалися саме до такого середовища.

Суттєві морфологічні зміни для приматів також вилучалися через високий рівень організації цих істот (започаткувати новий напрям еволюції можуть лише малодиференційовані групи особин). Проте на початку еволюції гомінідів відбувалося значне зростання мінливості анатомічної будови тіла від мініатюрних форм до гігантопітеків. Але, як виявилось в ході еволюції, ті морфологічні варіанти, які могли собі дозволити примати, виявилися недостатніми для забезпечення переваги в боротьбі за існування з корінними мешканцями відкритих просторів.

Виживали переважно особини не стільки з міцною статурою, скільки з більш прогресивною будовою мозку. Саме вони виявлялися здатними залишати нащадків і передавати їм ті ознаки, котрі дозволили їхнім батькам дожити до репродуктивного періоду. Природний добір починав діяти переважно за ознаками навіть найменших прогресивних змін будови і функціонування головного мозку. Мінливість особин за цими ознаками створювала поле дії добору, який у популяціях перших гомінідів був надзвичайно жорстким. Існування взаємозумовленості між певними анатомічними структурами і особливостями психічного відображення створювало передумови для їх спільної еволюції.

Подібні комплексні морфологічні зміни відбивалися і в поведінці особин, котра ставала потужним еволюційним фактором. Виживали переважно ті індивіди, чия поведінка відзначалася більшою пластичністю. Це давало змогу пристосовуватися до найрізноманітніших зовнішніх умов і перейти від випадкового використання природних предметів до цілеспрямованого виготовлення знарядь праці.

Такі адаптації могли здійснюватися лише за умови суспільного життя індивідів. Кожна особина пристосовувалася не тільки до зовнішнього середовища, а й до життя в оточенні інших людей. Функцію контактів із довкіллям прийняло на себе суспільство. Виживали ті колективи, в яких число соціально неконфліктних особин було найбільшим, а внутрішня структура й система зв'язків між членами співтовариства – достатньо розвиненими. Тільки такі угруповання були життєздатними в надзвичайно жорстких умовах ранніх етапів антропогенезу. Цей напрям реалізувався і в подальшій еволюції нового виду *Homo sapiens*.

Історія людства, яка своїми коренями сягає глибинних особливостей самоорганізації матерії, виникнення життя на Землі й становлення тваринного світу, відбувалася відповідно до загальних принципів самоорганізації матерії. У людей зберігається не тільки загальний план будови тіла та головного мозку вищих ссавців, а й психічні механізми регуляції поведінки, у тому числі й соціальної. Ті властивості нашої біологічної організації та психічного відображення, які сформувалися найпізніше в еволюційному плані, виявляються й найбільш чутливими до сторонніх впливів. У тих випадках, коли вони з тих чи інших причин не здатні забезпечити психічний комфорт людини (змінені стани свідомості, нестабільність соціальної ситуації тощо), керування її поведінкою переходить на більш еволюційно давній і стабільний рівень: анатомічно –

підкіркові структури, психологічно – підсвідомість. Критерієм для визначення ефективності поведінкових актів стають емоції. Доречними визнаються ті форми поведінки, котрі викликають позитивні емоції й забезпечують психологічну рівновагу. Стан людини нормалізується.

Це могутній механізм регуляції внутрішнього й зовнішнього світу в уявленнях людини, його ефективність перевірена мільйонами років еволюції тваринного світу. Не підводить він і людину. Але не треба забувати, що в антропогенезі сформувалася й така специфічна, притаманна тільки людині ознака як свідомість. Тільки завдяки їй та виразній мові й трудовій діяльності з ряду приматів виділився вид *Homo sapiens*. Містична орієнтація світогляду, яка базується на давніх біологічних структурах та психологічних властивостях, у скрутній ситуації завжди прийде на допомогу й витіснить свідоме сприйняття дійсності, що має величезний психотерапевтичний ефект. Але тільки та людина, яка має достатньо сил, щоб чітко усвідомлювати всю ілюзорність такого сприйняття дійсності та її невідповідність реальній організації зовнішнього світу, зможе адекватно розвивати свої відносини із найближчим оточенням і суспільством.

Відповідальність людини за середовище її існування суттєво зростає останнім часом тому, що можливості людства не тільки перевищують вплив будь-якого іншого виду на біосферу, а й набувають глобального значення для усєї нашої планети. Тільки розумне та свідоме ставлення до проблем довкілля зможе зберегти Землю від руйнації, а людство – від деградації та можливого зникнення. Усі необхідні ресурси для цього вже є, залишилося тільки довести, що ми насправді заслуговуємо назви розумної істоти.

ТЕСТИ ДЛЯ ПЕРЕВІРКИ РІВНЯ ЗАСВОЄННЯ НАВЧАЛЬНОГО МАТЕРІАЛУ

1. Що таке організація системи? а) сукупність її швидких характеристик; б) сукупність сталих, повільних характеристик; в) сукупність усіх параметрів системи; г) визначається процесами, що змінюються найшвидше; д) зумовлюється наявністю мінливої компоненти.
2. У якому стані відкритих систем може зберігатися їх організація? а) стаціонарний; б) рівноважний; в) з мінімальною ентропією; г) з максимальною ентропією; д) енергетично нестабільний; е) пов'язаний із розсіюванням енергії; ж) кристалічний; з) газоподібний; і) рідина.
3. Які системи здатні до подальшого самостійного розвитку? а) ізольовані; б) закриті; в) відкриті; г) у стані термодинамічної рівноваги; д) ті, що перебувають в кристалічному стані; е) ті, що перебувають у газоподібному стані.
4. Які процеси мають відбуватися у системах, здатних до подальшого самостійного розвитку? а) зворотні; б) незворотні; в) зворотні та незворотні; г) розщеплення; д) ті, внаслідок яких зростає ентропія.
5. Яке твердження становить собою принцип Клаузіуса? а) в ізольованих системах незворотні процеси зумовлюють зростання ентропії; б) в ізольованих системах незворотні процеси зумовлюють зменшення ентропії; в) у відкритих системах незворотні процеси зумовлюють зростання ентропії; г) у відкритих системах незворотні процеси зумовлюють зменшення ентропії; д) незворотні процеси у відкритих системах можуть спричинити теплову загибель Всесвіту.
6. Наскільки вірогідною є наступна "теплова загибель Всесвіту"? а) неминуча; б) малоімовірна, тому що Бог подбає про її збереження; в) "теплова загибель Всесвіту" вже була; г) можлива, бо ентропія

Всесвіту весь час зростає; д) маловірогідна, тому людство віднайде способи її зупинити.

7. Яке твердження становить собою принцип Пригожина?
а) в ізольованих системах незворотні процеси зумовлюють зростання ентропії; б) в ізольованих системах незворотні процеси зумовлюють зменшення ентропії; в) у відкритих системах незворотні процеси зумовлюють зростання ентропії; г) у відкритих системах незворотні процеси зумовлюють зменшення ентропії; д) незворотні процеси у відкритих системах можуть спричинити теплову загибель Всесвіту.

8. Із наведених тверджень виберіть те, яке, на вашу думку, є найбільш доречним?
а) життя на Землі – результат діяльності Бога (космічного розуму тощо); б) життя на Землі – результат розповсюдження у Всесвіті "спор життя"; в) життя на Землі – обов'язковий результат саморозвитку матерії у межах Всесвіту; г) життя на Землі – одна з віртуальних можливостей розвитку матерії; д) є переконливі докази на користь того, що життя широко розповсюджене у Всесвіті.

9. Який недолік властивий першому закону термодинаміки?
а) вказує можливість переходу одних форм енергії в інші; б) заперечує можливість переходу одних форм енергії в інші в) вказує напрям розвитку складних систем; г) не вказує напрям розвитку складних систем д) придатний тільки для фізичних систем; е) придатний тільки для хімічних систем; ж) придатний тільки для біологічних систем; з) придатний для будь-яких складних систем; і) встановлює критерій, за яким можна визначити напрям розвитку складних систем.

10. В чому полягає суттєва відмінність другого закону термодинаміки від першого?
а) вказує можливість переходу одних форм енергії в інші; б) заперечує можливість переходу одних форм енергії в інші; в) вказує напрям розвитку складних систем; г) не вказує напрям розвитку складних систем; д) придатний тільки для фізичних систем; е) придатний тільки для хімічних систем; ж) придатний тільки для біологічних систем; з) придатний для будь-яких складних систем; і) встановлює критерій, за яким можна визначити напрям розвитку складних систем.

11. Які процеси можна описати за допомогою лінійної термодинаміки?
а) ті, що повертають систему до попереднього стаціонарного

стану при незначних відхиленнях від нього; б) ті, що повертають систему до попереднього стаціонарного стану при значних відхиленнях від нього; в) ті, що сприяють утворенню нових стійких структур поблизу попереднього стаціонарного стану системи; г) ті, що сприяють утворенню нових стійких структур далеко від попереднього стаціонарного стану системи; д) ті, що не супроводжуються змінами ентропії.

12. Які процеси можна описати за допомогою нелінійної термодинаміки? а) ті, що повертають систему до попереднього стаціонарного стану при незначних відхиленнях від нього; б) ті, що повертають систему до попереднього стаціонарного стану при значних відхиленнях від нього; в) ті, що сприяють утворенню нових стійких структур поблизу попереднього стаціонарного стану системи; г) ті, що сприяють утворенню нових стійких структур далеко від попереднього стаціонарного стану системи; д) ті, що не супроводжуються змінами ентропії.

13. Передбачення можливого майбутнього системи внаслідок дії адаптаційних механізмів і незначного відхилення від стаціонарного стану а) можливе; б) неможливе; в) пов'язане з утворенням принципово нових перехідних форм; г) пов'язане з утворенням принципово нових стійких форм; д) пов'язане з локальною оптимізацією; е) пов'язане із зростанням різноманітності форм; ж) може спричинювати припинення розвитку.

14. Які механізми повертають систему до стаціонарного стану за умови, що вона недалеко відхилилася від нього? а) адаптаційні; б) біфуркаційні; в) онтогенетичні; г) філогенетичні; д) екосистемні; е) біосферні; ж) космічні.

15. Які механізми повертають систему до стаціонарного стану за умови, що вона далеко відхилилася від нього? а) адаптаційні; б) біфуркаційні; в) онтогенетичні; г) філогенетичні; д) екосистемні; е) біосферні; ж) космічні; з) ніякі, бо система за таких умов руйнується.

16. Які механізми сприяють формоутворенню за умови, що система далеко відхилилася від стаціонарного стану? а) адаптаційні; б) біфуркаційні; в) онтогенетичні; г) філогенетичні; д) екосистемні; е) біосферні; ж) космічні.

17. Які механізми сприяють формоутворенню за умови, що система недалеко відхилилася від стаціонарного стану? а) адаптаційні;

б) біфуркаційні; в) онтогенетичні; г) філогенетичні; д) екосистемні; е) біосферні; ж) космічні; з) ніякі.

18. Якими ознаками характеризується новий стійкий режим функціонування системи, що встановлюється внаслідок дії біфуркаційних механізмів? а) ентропія максимальна; б) ентропія мінімальна; в) ентропія системи відзначається локальною оптимізацією; г) утворюються перехідні форми; д) утворюються тільки доцільні стійкі форми; е) зростає різноманітність форм; ж) зберігається постійність форми та функції; з) гомеостаз підтримується на попередньому для системи рівні.

19. Передбачення можливого майбутнього системи внаслідок дії біфуркаційних механізмів і значного відхилення від стаціонарного стану а) можливе; б) неможливе; в) пов'язане з утворенням принципово нових перехідних форм; г) пов'язане з утворенням принципово нових стійких форм; д) пов'язане із локальною оптимізацією; е) пов'язане із зростанням різноманітності форм; ж) може спричинити припинення розвитку.

20. Як змінюється реакція системи на зовнішні фактори під час переходу через біфуркаційну точку? а) зменшується чутливість до них; б) зростає чутливість до них; в) не реагує на зміни поля; г) система стає особливо чутливою до змін поля; д) утворюються тільки перехідні форми; е) спрямовується на підтримку гомеостазу; ж) суттєво не змінюється.

21. Якими механізмами підтримується процес незворотності еволюції? а) волею Бога; б) спрямованими на локальну оптимізацію складних систем; в) адаптаційними механізмами; г) біфуркаційними механізмами; д) біологічними законами; е) випадковістю; ж) спрямованими на підтримку гомеостазу складних систем.

22. Випадковість переходу системи через біфуркаційну точку зумовлює а) суттєве зменшення швидкості еволюції; б) хаотичність подальшого розвитку системи; в) послідовну реалізацію усіх можливих варіантів; г) реалізацію тільки одного або декількох доцільних варіантів; д) утворення різноманітних перехідних форм; е) прискорення еволюції; ж) формування тупикових гілок розвитку.

23. Які явища зумовлюють існування мінливості у складних системах? а) електрон; б) протон; в) дія адаптаційних механізмів; г) зростання ентропії в межах Всесвіту; д) дивний атрактор; е) дія першого закону термодинаміки; ж) дія другого закону термодинаміки.
24. Які обов'язкові умови утворення стійких дисипативних структур далеко від стану рівноваги ви знаєте? а) відсутність обміну енергії; б) відсутність обміну речовини; в) обмін тільки енергією; г) обмін тільки речовиною; д) постійний обмін енергії та речовини.
25. Яку роль відіграють біфуркації у загальних процесах самоорганізації матерії? а) створюють хаотичність; б) здійснюють перехід від хаосу до упорядкованості; в) зменшують різноманітність складних систем; г) повертають системи до гомеостазу; д) зумовлюють локальну оптимізацію складних систем.
26. За допомогою яких механізмів підтримуються морфогенетичні програми розвитку? а) адаптаційних; б) біфуркаційних; в) систематичних; г) несистематичних; д) етологічних; е) гомеостатичних; ж) теологічних.
27. Які особливості стають характерними для системи, що пройшла через багато біфуркаційних точок? а) максимальна сталість; б) стаціонарність; в) швидке затухання будь-яких флуктуацій і збереження структури; г) універсальність; д) ніяких особливостей немає, системи продовжують функціонувати у властивому для них режимі.
28. За якої умови хімічні елементи легко реагують між собою, даючи сталі сполуки, не здатні до подальшого розвитку? а) у кристалічному стані; б) коли містяться у складі макромолекул; в) у газоподібному стані; г) з великою асиметрією; д) у рідкому стані.
29. За якої умови хімічні елементи майже не реагують між собою і внаслідок цього не здатні до подальшого розвитку? а) у кристалічному стані; б) коли містяться у складі макромолекул; в) у газоподібному стані; г) з великою асиметрією; д) у рідкому стані; е) з незначною асиметрією.
30. За якої умови хімічні елементи легко реагують між собою, даючи сполуки, здатні до подальшого розвитку? а) у кристалічному стані; б) коли містяться у складі макромолекул; в) у газоподібному стані;

г) з великою асиметрією; д) у рідкому стані; є) з оптимальною асиметрією.

31. Які хімічні елементи найперспективніші для подальшого швидкого утворення достатньо складних молекул? а) калій; б) хлор; в) аргон; г) вуглець; д) азот; є) кисень; ж) кремній; з) фосфор; і) сірка; к) натрій; л) магній; м) кальцій; н) білки; о) нуклеїнові кислоти.

32. У якому стані хімічні речовини утворюють досить сталі й упорядковані структури, не здатні до прогресивного розвитку? а) в оптимальному; б) у кристалічному; в) у газоподібному; г) у рідкому; д) за високої температури є) за низької температури.

33. У якому стані хімічні речовини не утворюють достатньо сталих і упорядкованих структур, що суттєво гальмує їх прогресивний розвиток? а) в оптимальному; б) у кристалічному; в) у газоподібному; г) у рідкому; д) за високої температури; є) за низької температури.

34. Які планетарні умови необхідні для прогресивної хімічної еволюції? а) висока маса; б) орбіта еліптична; в) орбіта колова; г) має перебувати у центрі галактики; д) має перебувати на периферії галактики; є) наявність кисню; ж) наявність водню; з) наявність метану; і) високий рівень іонізуючої радіації.

35. Які планетарні умови гальмують хімічну еволюцію через те, що не дозволяють утримувати гідросферу? а) мала маса; б) орбіта еліптична; в) орбіта колова; г) має перебувати у центрі галактики; д) має перебувати на периферії галактики; є) наявність кисню; ж) наявність водню; з) наявність метану; і) високий рівень іонізуючої радіації.

36. Який фактор хімічної еволюції оптимізується за рахунок того, що перспективна для виникнення життя планета мусить мати орбіту, наближену до колової? а) оптимальна асиметрія; б) оптимальна складність; в) оптимальна радіація; г) оптимальна стереометрія; д) оптимальне значення рН у середовищі.

37. Який хімічний елемент є універсальним для забезпечення оптимальної стереометрії молекул? а) водень; б) вода; в) вуглець; г) кисень; д) сірка; є) калій; ж) натрій; з) кремній.

38. Які хімічні елементи можуть утворювати ланцюжки з майже однаковою геометрією? а) водень; б) вода; в) вуглець; г) кисень; д) сірка; е) калій; ж) натрій; з) кремній; і) азот.
39. Яким чином оптимізують розвиток хімічних систем зовнішні фактори? а) забезпечують утворення хімічних елементів; б) визначають напрям хімічної еволюції; в) утворюють гіперцикли; г) забезпечують формування кристалів; д) визначають швидкість протікання хімічних процесів; е) забезпечують утворення конгломератів хімічних молекул; ж) сприяють полімеризації; з) зменшують енергію, необхідну для реакції.
40. Яким чином оптимізують розвиток хімічних систем каталізатори? а) забезпечують утворення хімічних елементів б) визначають напрям хімічної еволюції; в) утворюють гіперцикли; г) забезпечують формування кристалів; д) визначають швидкість протікання хімічних процесів; е) забезпечують утворення конгломератів хімічних молекул; ж) сприяють полімеризації; з) зменшують енергію, необхідну для реакції.
41. Які хімічні речовини мали бути присутніми в первинній атмосфері Землі для утворення амінокислот і білків? а) аміак; б) метан; в) кисень; г) ультрафіолет; д) електричні розряди; е) водень; ж) висока температура; з) вуглекислий газ; і) ультразвук; к) вода; л) каталізатори; м) синильна кислота.
42. Які фактори зовнішнього середовища мали діяти в первинній атмосфері Землі для утворення амінокислот і білків? а) аміак; б) метан; в) кисень; г) ультрафіолет; д) електричні розряди; е) водень; ж) висока температура; з) вуглекислий газ; і) ультразвук; к) вода; л) каталізатори; м) синильна кислота.
43. Які хімічні речовини мали бути присутніми в первинній атмосфері Землі для пентоз? а) аміак; б) метан; в) кисень; г) ультрафіолет ; д) електричні розряди; е) водень; ж) висока температура; з) вуглекислий газм і) ультразвук; к) вода; л) каталізаторим м) синильна кислота.
44. Які хімічні речовини мали бути присутніми в первинній атмосфері Землі для утворення азотистих основ? а) аміак; б) метан; в) кисень; г) ультрафіолет; д) електричні розряди; е) водень; ж) висока

температура; з) вуглекислий газ; і) ультразвук; к) вода; л) каталізатори; м) синильна кислота.

45. Які дані свідчать про те, що органіка Космосу має абіогенне походження? а) складна структура; б) наявність оптичної активності; в) це рацемічна суміш; г) наявність високої інтенсивності зоряного випромінювання; д) низька температура; є) вакуум.

46. Яка з наведених гіпотез відносно походження життя на Землі не вирішує проблему, а переносить її на інші планети Всесвіту? а) креаціонізм; б) панспермії; в) Опаріна та Холдейна; г) Фокса і Дозе; д) Бернала; є) біля гідротермальних джерел.

47. Яка з наведених гіпотез відносно походження життя на Землі дозволяє створити внутрішньо несуперечливу модель на основі хибного припущення а) креаціонізм; б) панспермії; в) Опаріна та Холдейна; г) Фокса і Дозе; д) Бернала; є) біля гідротермальних джерел.

48. Яка з наведених гіпотез відносно походження життя на Землі пов'язана з еволюцією фазово-відокремлених систем, що набувають деяких властивостей живого? а) креаціонізм; б) панспермії; в) Опаріна та Холдейна; г) Фокса і Дозе; д) Бернала; є) біля гідротермальних джерел.

49. Яка з наведених гіпотез відносно походження життя на Землі пов'язана з еволюцією протеноїдних мікросфер? а) креаціонізм; б) панспермії; в) Опаріна та Холдейна; г) Фокса і Дозе; д) Бернала; є) біля гідротермальних джерел.

50. Яка з наведених гіпотез відносно походження життя на Землі пов'язана з утворенням органо-мінеральних комплексів на основі глин? а) креаціонізм; б) панспермії; в) Опаріна та Холдейна; г) Фокса і Дозе; д) Бернала; є) біля гідротермальних джерел.

51. Яка з наведених гіпотез відносно походження життя на Землі пов'язана з використанням енергії з'єднань сірки? а) креаціонізм; б) панспермії; в) Опаріна та Холдейна; г) Фокса і Дозе; д) Бернала; є) біля гідротермальних джерел.

52. Які організми були практично безсмертними й відзначалися дивовижною здатністю підтримувати гомеостаз? а) прокаріоти; б) перші еукаріоти; в) кишковопорожнинні; г) хребетні; д) ссавці.

53. Який процес пов'язаний із швидким локальним зменшенням ентропії за рахунок продукції великої кількості енергії? а) анаеробне дихання; б) аеробне дихання; в) багатоклітинність; г) диференціація; д) виникнення нервової системи.
54. Які макромолекули виявилися більш придатними на роль первинних у процесі виникнення генетичного коду? а) білки; б) РНК; в) ДНК; г) амінокислоти; д) трифосфати; е) нуклеотиди.
55. Які макромолекули здатні до аутокаталізу? а) білки; б) РНК; в) ДНК; г) амінокислоти; д) трифосфати; е) нуклеотиди.
56. Які макромолекулярні структури є найбільш придатними для прогресивного розвитку генетичного коду? а) амінокислоти; б) нуклеотиди; в) білки; в) РНК; г) ДНК; д) гіперцикли з двох класів макромолекул; е) системи з примітивним метаболізмом.
57. Які класи молекул повинні входити до складу гіперциклу для його стабільного функціонування? а) молекули, здатні до самовідновлення, які слугують каталізаторами для синтезу молекул другого класу; б) молекули, здатні каталізувати самовідновлення молекул першого класу; в) молекули, здатні брати участь в обміні речовин; г) амінокислоти; д) нуклеотиди; е) трифосфати; ж) дифосфати; з) монофосфати; і) кристали графіту; к) глини; л) вистигла вулканічна лава.
58. Які мінерали відзначаються інформаційними властивостями? а) базальти; б) графіт; в) граніт; г) кремій; д) глини; е) пісок; ж) кварц; з) ґрунт; і) вулканічна лава; к) чорнозем; л) попіл; м) білки; н) РНК; о) ДНК.
59. Який код, що не перекривається, може виникати на основі мінералів? а) тільки однозначний; б) тільки двозначний; в) тільки тризначний г) тільки чотиризначний; д) тільки п'ятизначний; е) одно-, дво-, три- та чотиризначний; ж) дво-, три-, чотири- та п'ятизначний; з) на основі мінералів може виникати лише код, що перекривається; і) мінерали не мають інформаційних властивостей.
60. Кристали якого з хімічних елементів започаткували формування генетичного коду? а) кремній; б) фосфор; в) вуглець; г) азот; д) магній.

61. Які хімічні елементи могли слугувати домішками при утворенні генетичного коду на основі кристала графіту? а) кремній; б) фосфор; в) вуглець; г) кисень; д) азот; е) магній; ж) кальцій; з) калій; і) натрій.
62. Який наслідок мають дислокації та домішки в ідеальних кристалах? а) зменшується ентропія; б) збільшується ентропія; в) кристал руйнується; г) можуть утворюватися нові зв'язки; д) зростає упорядкованість; е) зростає рацемізація; ж) зменшується конвергенція.
63. Який наслідок мають дислокації та домішки в реальних кристалах? а) зменшується ентропія; б) збільшується ентропія; в) кристал руйнується; г) можуть утворюватися нові зв'язки; д) зростає неупорядкованість; е) зростає рацемізація; ж) зменшується конвергенція.
64. Які атоми найбільш вірогідно зменшували ентропію в центрі дислокації ниткоподібного кристала графіту при формуванні генетичного коду? а) азот; б) кисень; в) фосфор; г) вуглець; д) кремній; е) рибоза; ж) дезоксирибоза; з) амінокислоти.
65. Які атоми найбільш вірогідно зменшували ентропію на периферії дислокації ниткоподібного кристала графіту при формуванні генетичного коду? а) азот; б) кисень; в) фосфор; г) вуглець; д) кремній; е) рибоза; ж) дезоксирибоза; з) амінокислоти.
66. Які атоми найбільш вірогідно збільшували стійкість до окислення ниткоподібного кристала графіту при формуванні генетичного коду у водному середовищі? а) азот; б) кисень; в) фосфор; г) вуглець; д) кремній; е) рибоза; ж) дезоксирибоза; з) амінокислоти.
67. Які атоми найбільш вірогідно зменшували ентропію на периферії ниткоподібного кристала графіту при формуванні генетичного коду? а) азот; б) кисень; в) фосфор; г) вуглець; д) кремній; е) рибоза; ж) дезоксирибоза; з) амінокислоти.
68. Які структури могли вірогідно утворюватися в центрі гвинтової дислокації ниткоподібного кристала графіту при формуванні генетичного коду? а) азотисті основи; б) рибоза; в) амінокислоти; г) дезоксирибоза; д) кремнійорганічні сполуки; е) порфірини; ж) білки; з) примітивні мембрани.
69. Які структури могли найбільш вірогідно утворюватися поблизу від гвинтової дислокації ниткоподібного кристала графіту при форму-

ванні генетичного коду? а) азотисті основи; б) рибоза; в) амінокислоти; г) дезоксирибоза; д) кремнійорганічні сполуки; е) порфірини; ж) білки; з) примітивні мембрани.

70. Які структури могли вірогідно утворюватися на периферії ниткоподібного кристала графіту при формуванні генетичного коду? а) азотисті основи; б) рибоза; в) амінокислоти; г) дезоксирибоза; д) кремнійорганічні сполуки; е) порфірини; ж) примітивні мембрани.

71. Який геном міг утворитися на базі ниткоподібного кристалу графіту? а) мав тільки кодувальні послідовності; б) мозаїчний; в) прокаріотичний; г) еукаріотичний; д) дуплетний; е) триплетний; ж) без роздільних знаків; з) метаболічний.

72. Які переваги отримали рослини внаслідок переходу від гаплоїдності до диплоїдності? а) здатність розмножуватися без води; б) знімається ефект рецесивних мутацій; в) диференціація тіла на органи; г) диференціація тіла на тканини; д) виникнення багатоклітинності; е) зростання морфогенетичних можливостей; ж) можливість спеціалізації запилення; з) можливість спеціалізації розповсюдження насіння; і) виникнення насіння.

73. У яких рослин вперше в еволюції з'являється диплоїдна основна життєва форма? а) водорості; б) мохи; в) папороті; г) голонасінні; д) покритонасінні.

74. У яких рослин вперше в еволюції втрачається зв'язок розмноження з водою? а) мохи; б) хвощі; в) плауни; г) папороті; д) насінні; е) злакові.

75. До прогресивних явищ в еволюції рослин належать: а) редукція гаметофіта; б) наявність гаплоїдної життєвої форми у водоростей; в) наявність рухливості у чоловічого гаметофіта; г) зовнішнє запліднення; д) наявність диплоїдних спор.

76. Яку роль відіграє мітоз в еволюції? а) сприяє збереженню каріотипу в поколіннях; б) сприяє поліморфізму організмів; в) зберігає організацію завдяки стимуляції процесів рекомбінації; г) активує процеси кросинговеру; д) характерний тільки для гаплоїдних організмів; е) характерний тільки для диплоїдних організмів; ж) характерний для гаплоїдних та диплоїдних організмів.

77. Яку роль відіграє мейоз в еволюції? а) сприяє збереженню каріотипу в поколіннях; б) сприяє поліморфізму організмів; в) зберігає організацію завдяки стимуляції процесів рекомбінації; г) активує процеси кросинговеру; д) характерний тільки для гаплоїдних організмів; е) характерний тільки для диплоїдних організмів; ж) характерний для гаплоїдних та диплоїдних організмів.

78. Точність протікання яких молекулярних процесів лежить в основі спадковості? а) мітоз; б) мейоз; в) транскрипція; г) кросинговер; д) реплікація.

79. Які причини забезпечують існування рекомбінаційної мінливості? а) випадковий розподіл хромосом між дочірніми клітинами у мітозі; б) транскрипція; в) трансляція; г) реплікація; д) випадковий розподіл хромосом між дочірніми клітинами у мейозі; е) кросинговер; ж) сплайсинг; з) процесинг; і) випадкове злиття гамет при нестатевому розмноженні; к) випадкове злиття гамет при заплідненні.

80. Які мутації виділяють у їх класифікації за характером змін геному? а) летальні; б) напівлетальні; в) генні; г) спонтанні; д) хромосомні; е) індуковані; ж) канцерогенні; з) позаядерні; і) домінантні; к) рецесивні; л) генеративні; м) соматичні; н) геномні; о) біохімічні; п) морфологічні.

81. Значення мутацій як еволюційного матеріалу пов'язане з тим, що вони впливають на такі процеси як: а) загальна життєздатність; б) здатність до схрещування в) плодючість; г) формування інтенсивності забарвлення; д) агресивність; е) альтруїзм; ж) імпринтування; з) емоційний резонанс; і) елементарна розумова діяльність; к) швидкість росту; л) здатність до орієнтовно-дослідницької діяльності.

82. Відомо, що вихідний дикий тип будь-яких організмів формувалася протягом тривалої еволюції. У зв'язку з цим мутації а) звичайно поліпшують попередню організацію; б) звичайно є шкідливі; в) нейтральні відносно формування морфологічних ознак; г) обов'язково зумовлюють утворення нових морфологічних ознак у еукаріотичних організмів; д) обов'язково викликають певні біохімічні зміни в обміні речовин; е) проявляються тільки у прокариотів.

83. Які мутації можуть накопичуватися в популяціях протягом багатьох поколінь, створюючи резерв спадкової мінливості? а) домінантні; б) рецесивні; в) генні; г) геномні; д) хромосомні; е) спонтанні; ж) індуковані.

84. Які процеси сприяють збереженню в популяціях шкідливих рецесивних мутацій? а) переважне виживання гомозигот; б) переважне виживання гетерозигот; в) нестатеве розмноження; г) статеве розмноження; д) партеногенез; е) кон'югація.
85. Які мутації переривають онтогенез і змінюють план будови нащадків за рахунок відсутності необхідного індуктора? а) спонтанні; б) індуквані; в) позаядерні; г) дизруптивні; д) гомеозисні.
86. Які мутації переключають онтогенез з одного напрямку розвитку на інший за рахунок існування буферних механізмів? а) спонтанні; б) індуквані; в) позаядерні; г) дизруптивні; д) гомеозисні.
87. Які процеси мають велике значення для наслідків мутацій? а) стадія онтогенезу, на якій вони виникають; б) швидкість росту; в) реплікація; г) пенетрантність; д) плейотропність; е) екологічна диференціація; ж) еволюційне минуле групи; з) екологічна валентність.
88. Внаслідок реалізації якого алгоритму випадкового пошуку помилки не повторюються й група розвивається прискореними темпами? а) з лінійною тактикою; б) з нелінійною тактикою; в) за допомогою адапційних механізмів; г) за допомогою біфуркаційних механізмів; д) з утворенням дисипативних структур; е) з мінімальною ентропією.
89. Із якого стану повинен починатися пошук оптимального варіанта для досягнення максимальної швидкості формоутворення? а) з кристалічного; б) з рідкого; в) з газоподібного; г) із стаціонарного; д) із невірноваженого; е) з максимальною ентропією; ж) із термодинамічної рівноваги.
90. Які з генетичних елементів не кодують білки? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
91. Які з генетичних елементів можуть переносити різні гени? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
92. Які з генетичних елементів мають на кінцях інвертовані повтори? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.

93. Які з генетичних елементів можуть інактивувати розташовані поряд гени? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
94. Які з генетичних елементів можуть активувати розташовані поряд гени? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
95. Які з генетичних елементів можуть активувати цілі блоки розташованих поряд генів? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
96. Які з генетичних елементів можуть стимулювати нерівномірний мутагенез? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
97. Які з генетичних елементів можуть призводити до виникнення рідких спадкових хвороб внаслідок синтезу нетипових білків? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
98. Які з генетичних елементів інколи називають "генами-вигнанцями"? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
99. Які з генетичних елементів належать до групи працюючих генів? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
100. Які з генетичних елементів можуть змінювати онтогенез і морфогенез внаслідок того, що регуляція їх експресії є дещо інша, ніж нормальних генів? а) МГЕ; б) орфони; в) псевдогени; г) ланки "мовчазної" ДНК; д) рецесивні гени; е) домінантні гени; ж) гени в гетерозиготному стані.
101. Які організми діють аналогічно до мобільних генетичних елементів? а) будь-які віруси; б) ретровіруси; в) стрептококи; г) бацили; д) патогенні бактерії; е) патогенні найпростіші; ж) стафілококи.
102. Які функції в нормі може виконувати "мовчазна" ДНК? а) блокувати мітоз; б) стимулювати утворення гаплоїдів; в) стимулювати мутагенез; г) підтримувати будову хромосом; д) із неї утворюються гістони,

утворюються гістони, необхідні для підтримки будови нуклеосом; є) бере участь в упорядкуванні гетерохроматинових ланок ДНК; ж) бере участь в упорядкуванні еухроматинових ланок ДНК.

103. Яке значення для еволюції має "мовчазна" ДНК? а) стимулює мутагенез; б) виконує роль буфера для більшості мутацій; в) викривлює процеси транскрипції та трансляції; г) перешкоджає нормальному синтезу білків; д) збільшує надійність передачі інформації; є) на її основі можуть утворюватися нові гени і відбуватися їх дивергенція; ж) на її основі відбувається конвергенція генів; з) утворюється внаслідок делецій; і) це одне із джерел мінливості еукаріот; к) це одне із джерел мінливості прокаріотів.

104. "Надлишкова" ДНК в ході еволюції утворюється внаслідок а) мітозу; б) мейозу; в) ампліфікації; г) поліплоїдії; д) партеногенезу; є) мутаційного процесу; ж) хромосомних аберацій.

105. Які різновиди спадкової мінливості пов'язані з появою адаптацій? а) модифікації; б) фенкопії; в) морфози; г) партеногенетичні процеси; д) нічого з переліченого.

106. Які різновиди неспадкової мінливості пов'язані з появою адаптацій? а) модифікації; б) фенкопії; в) морфози; г) партеногенетичні процеси; д) нічого з переліченого.

107. Які різновиди неспадкової мінливості пов'язані з появою каліцтв? а) модифікації; б) фенкопії; в) морфози; г) партеногенетичні процеси; д) нічого з вище переліченого.

108. Які різновиди неспадкової мінливості мають пристосувальне значення? а) модифікації; б) фенкопії; в) морфози; г) партеногенетичні процеси; д) нічого з переліченого.

109. Які різновиди неспадкової мінливості є фенотипічними варіантами певних генів а) модифікації; б) фенкопії; в) морфози; г) партеногенетичні процеси; д) нічого з переліченого.

110. Яку еволюційну роль виконує модифікаційна мінливість? а) створює нові корисні ознаки; б) створює нову норму реакції; в) створює нові генні комплекси тільки в ранньому ембріогенезі; г) сприяє створенню нових генних комплексів протягом усього онтогенезу; д) захищає ор-

ганізми від стресових умов середовища; е) слугує буфером для природного добору; ж) створює основу для формоутворення.

111. За якими ознаками встановлюється розмір ареалу в популяціях рослин? а) межа там, де зустрічаються останні особини популяції; б) межа там, де зустрічаються останні особини виду, до якого належить популяція; в) за комахами-запилувачами; г) межа там, де росте найбільша кількість рослин даної популяції; д) за відстанню розповсюдження пилку; е) за відстанню розповсюдження запаху, що приваблює комах-запилувачів.

112. Із якою характерною ознакою популяцій найтісніше пов'язані популяційні хвилі як фактор еволюції? а) розмір ареалу; б) чисельність; в) динаміка розмірів ареалу та чисельності; г) віковий склад; д) статевий склад.

113. Як пов'язані між собою віковий склад популяції та розмір тварин, що входять до її складу? а) чим більший розмір особин, тим більше молодих тварин у популяції; б) чим більший розмір особин, тим більше зрілих тварин у популяції; в) чим менший розмір особин, тим більше в популяції статевозрілих тварин; г) чим більший розмір особин, тим більша мінливість динаміки популяції; д) віковий склад популяції ніяким чином не пов'язаний із розміром тварин, що входять до неї.

114. Який процес може суттєво змінювати статевий склад популяції? а) первинне співвідношення статей; б) вторинне співвідношення статей; в) третинне співвідношення статей; г) партеногенез; д) нестатеве розмноження.

115. Який процес зумовлює генетичну гетерогенність популяцій? а) мітоз; б) кон'югація хромосом; в) мутації; г) нестатеве розмноження; д) вегетативне розмноження; е) дія географічної ізоляції; ж) дія біологічної ізоляції.

116. Як називаються ознаки – маркери генетичного складу популяції? а) гени; б) фени; в) мутації; г) норма реакції; д) орфони; е) псевдогени; ж) немає таких ознак; з) такі ознаки не мають власної назви.

117. За яких умов виправдовується закон Харді – Вайнберга? а) будь-який розмір ареалу; б) необмежена кількість особин у популяції; в) не діють еволюційні фактори; г) наявність мутаційного процесу;

д) характерні популяційні хвилі; є) не враховується домінантність та рецесивність генів; ж) враховується пенетрантність та експресивність прояву генів.

118. Із якими явищами пов'язаний дрейф генів? а) великий розмір популяції; б) наявність домінантних алелів; в) наявність рецесивних алелів; г) гомозиготизація; д) гетерозиготизація; є) зміна частот генів у популяції; ж) постійність генного складу популяції.

119. Із наведених прикладів виберіть ті, що характеризують мутаційний процес як еволюційний фактор: а) тиск мутацій на кожний з генів великий; б) тиск мутацій на кожний ген мінімальний; в) тиск мутацій на усі гени великий; г) тиск мутацій на усі гени виявляється незначним внаслідок комбінаторики; д) генетична комбінаторика посилює ефект мутацій; є) мітоз сприяє зростанню мінливості, викликаній мутаціями; ж) репарація ДНК активує мутаційний процес; з) перехід мутацій в гетерозиготний стан збільшує їх пенетрантність.

120. Які механізми зменшення мінливості вам відомі? а) мітоз; б) мейоз; в) редуплікація ДНК; г) репарація ДНК; д) перехід мутацій в гомозиготний стан; є) перехід мутацій в гетерозиготний стан; ж) трансляція; з) процесинг; і) сплайсинг.

121. До якого різновиду популяційних хвиль належить сезонне коливання кількості короткоживучих організмів (віруси, бактерії, гриби, комахи)? а) періодичні; б) неперіодичні; в) спалахи чисельності через відсутність природних ворогів; г) різкі неперіодичні (катастрофи); д) немає правильної відповіді.

122. До якого різновиду популяційних хвиль відносять взаємини у харчових ланцюгах типу хижак – жертва? а) періодичні; б) неперіодичні; в) спалахи чисельності через відсутність природних ворогів; г) різкі неперіодичні (катастрофи); д) немає правильної відповіді.

123. До якого різновиду популяційних хвиль відносять розповсюдження кроликів в Австралії? а) періодичні; б) неперіодичні; в) спалахи чисельності через відсутність природних ворогів; г) різкі неперіодичні (катастрофи); д) немає правильної відповіді.

124. В чому полягає еволюційне значення популяційних хвиль?
а) забезпечення випадкового коливання генів і мутацій в популяціях;
б) стабільне зростання мінливості; в) виникають внаслідок видоутворення;
г) сприяють гетерозиготизації популяції; д) сприяють гомозиготизації популяції; е) зумовлені пенетрантністю мутацій; ж) зумовлені експресивністю мутацій; з) зумовлені поліплоїдією.

125. Які різновиди ізоляції відносять до посткопуляційних?
а) географічна; б) хронологічна; в) стерильність гібридів; г) біотопічна;
д) етологічна; е) морфологічна; ж) менша життєздатність гібридів;
з) менша життєздатність гомозигот.

126. В чому полягає еволюційне значення ізоляції? а) створює нові життєві форми; б) закріплює і посилює генетичну диференціацію; в) посилює ефективність різноспрямованого тиску природного добору у різних частинах ареалу; г) зменшує ефективність різноспрямованого тиску природного добору у різних частинах ареалу; д) збільшує гетерогенність популяції е) гальмує видоутворення ж) викликає інбридинг; з) викликає зростання поліморфізму популяції; і) викликає гомозиготизацію на окраїнах ареалу; к) викликає гомозиготизацію усередині ареалу.

127. Тиск якого з еволюційних факторів є найбільшим? а) ізоляція; б) мутаційний процес; в) популяційні хвилі; г) видоутворення; д) боротьба за існування.

128. Підтримка гомеостазу супроводжується такими процесами як а) зменшення упорядкованості; б) зростання упорядкованості; в) зростання ентропії; г) зменшення ентропії; д) відхилення від стаціонарного стану системи; е) порушення фізичних законів; ж) порушення хімічних законів; з) порушення біологічних законів.

129. Ймовірність існування перехідних форм наближається до нуля завдяки тому, що а) відбувається добір систем з максимальною ентропією; б) відбувається добір систем з мінімальною ентропією; в) відбувається добір найбільш енергетично стійких систем; г) відбувається добір систем з мінімальною енергетичною забезпеченістю; д) відбувається поступова філетична еволюція; е) утворення нових форм відбувається дуже швидко, "катастрофічно"; ж) мутації забезпечують мінливість ознак, які можуть підпадати під дію добору;

з) мобільні генетичні елементи сприяють утворенню нових комбінацій ознак.

130. Який принцип замикає ланцюжок системних принципів добору?

а) принцип мутагенезу; б) принцип дії добору на фізичному рівні; в) принцип дієвості добору на хімічному рівні; г) принцип дії добору на біологічному рівні; д) принцип дії добору на психічному рівні; е) принцип дії добору на соціальному рівні; ж) принцип мінімізації ентропії; з) принцип мінімізації матерії; і) принцип мінімізації енергії.

131. До передумов природного добору Ч. Дарвін відніс: а) спадкову гетерогенність особин в популяції; б) малий розмір ареалу; в) велику чисельність особин в популяції; г) надмірну чисельність потомства при стабільній чисельності виду; д) різноманітні варіанти статевого складу виду; е) різноманітні варіанти вікового складу виду; ж) необмеженість природних ресурсів, необхідних для існування виду.

132. Всі форми активності особин, спрямовані на підтримку життя і розмноження, позначаються терміном: а) популяційні хвилі; б) ізоляція; в) боротьба за існування; г) природний добір; д) алопатричне видоутворення; е) симпатричне видоутворення; ж) гомеостаз екосистеми; з) гомеостаз біотопу.

133. До якого різновиду боротьби за існування відносять канібалізм? а) непряма внутрішньовидова; б) непряма міжвидова; в) пряма внутрішньовидова; г) пряма міжвидова; д) заміщення видів; е) спеціалізація; ж) активна конкуренція; з) пасивна конкуренція; і) цей приклад не має ніякого відношення до боротьби за існування.

134. До якого різновиду боротьби за існування відносять каїнізм? а) непряма внутрішньовидова; б) непряма міжвидова; в) пряма внутрішньовидова; г) пряма міжвидова; д) заміщення видів; е) спеціалізація; ж) активна конкуренція; з) пасивна конкуренція; і) цей приклад не має ніякого відношення до боротьби за існування.

135. До якого різновиду боротьби за існування відносять інфантицид? а) непряма внутрішньовидова; б) непряма міжвидова; в) пряма внутрішньовидова; г) пряма міжвидова; д) заміщення видів; е) спеціалізація; ж) активна конкуренція; з) пасивна конкуренція; і) цей приклад не має ніякого відношення до боротьби за існування.

136. До якого різновиду боротьби за існування відносять стосунки типу хижак – жертва? а) непряма внутрішньовидова; б) непряма міжвидова; в) пряма внутрішньовидова; г) пряма міжвидова; д) заміщення видів; е) спеціалізація; ж) активна конкуренція; з) пасивна конкуренція; і) цей приклад не має ніякого відношення до боротьби за існування.

137. До якого різновиду боротьби за існування відносять стосунки типу рослини – трав'яні тварини? а) непряма внутрішньовидова; б) непряма міжвидова; в) пряма внутрішньовидова; г) пряма міжвидова; д) заміщення видів; е) спеціалізація; ж) активна конкуренція; з) пасивна конкуренція; і) цей приклад не має ніякого відношення до боротьби за існування.

138. До якого різновиду боротьби за існування відносять стосунки типу паразит – хазяїн? а) непряма внутрішньовидова; б) непряма міжвидова; в) пряма внутрішньовидова; г) пряма міжвидова; д) заміщення видів; е) спеціалізація; ж) активна конкуренція; з) пасивна конкуренція; і) цей приклад не має ніякого відношення до боротьби за існування.

139. Чому види, що належать до різних великих таксонів, не вступають у конкурентні відносини? а) виконують однакові ролі в БГЦ; б) виконують подібні ролі в БГЦ; в) виконують різні ролі в БГЦ; г) це хибне твердження, такі види вступають у непряму міжвидову боротьбу за існування; д) це хибне твердження, такі види вступають в активну конкуренцію; е) це хибне твердження, такі види вступають у пасивну конкуренцію.

140. До еволюційних наслідків прямої внутрішньовидової боротьби за існування належать: а) заміщення видів; б) екологічна диференціація; в) спеціалізація; г) каїнізм; д) канібалізм; е) витривалість до посухи; ж) інфантицид; з) пристосування до переживання низької температури; і) конкуренція за самицю; к) конкуренція за їжу; л) територіальна поведінка; м) нічого з переліченого.

141. До еволюційних наслідків прямої міжвидової боротьби за існування належать: а) заміщення видів; б) екологічна диференціація; в) спеціалізація; г) каїнізм; д) канібалізм; е) витривалість до посухи; ж) інфантицид; з) пристосування до переживання низької температури; і) конкуренція за самицю; к) конкуренція за їжу; л) територіальна поведінка; м) нічого з переліченого.

142. До еволюційних наслідків непрямой внутрішньовидової боротьби за існування належать: а) заміщення видів; б) екологічна диференціація; в) спеціалізація; г) каїнізм; д) канібалізм; є) ізоляція; ж) популяційні хвилі; з) нічого з переліченого.

143. Які з наведених явищ відносять до еволюційних наслідків прямої міжвидової боротьби за існування? а) канібалізм; б) мутуалізм; в) шлюбна поведінка; г) каїнізм; д) інфантицид; є) коменсалізм; ж) територіальна поведінка; з) стійкість до посухи.

144. Який різновид боротьби за існування зумовлює інтеграцію видів? а) пряма внутрішньовидова; б) пряма міжвидова; в) непрямая активна; г) непрямая пасивна; д) непрямая міжвидова.

145. Який різновид боротьби за існування зумовлює диференціацію видів? а) пряма внутрішньовидова; б) пряма міжвидова; в) непрямая активна; г) непрямая пасивна; д) непрямая міжвидова.

146. Які різновиди елімінації формуються внаслідок боротьби за існування? а) загальна; б) домінантних мутацій; в) рецесивних мутацій; г) індивідуальна; д) групова; є) сімейна; ж) морфологічна; з) біологічна; і) географічна; к) хронологічна; л) етологічна; м) екологічна.

147. Унаслідок яких процесів найбільш вразливою віковою групою у боротьбі за існування виявляються молоді особини? а) вони ще не сформувалися і витрачають енергію не тільки на БЗІ, а й на подальше проходження онтогенезу; б) у них накопичуються домінантні мутації; в) у них накопичуються рецесивні мутації; г) це відбувається відповідно до правила Гаузе; д) це відбувається згідно з принципом мінімізації ентропії; є) це зумовлює формування рас і видоутворенням ж) це хибне твердження, у боротьбі за існування переважно гинуть дорослі та старі особини.

148. Виберіть правильне твердження: а) добір відбувається за фенотипами і відбираються фенотипи; б) добір іде за генотипами і відбираються генотипи; в) добір іде за фенотипами, але відбираються генотипи; г) добір іде за генотипами, але відбираються фенотипи; д) внаслідок природного добору виживають найсильніші.

149. Який різновид природного добору супроводжується зсувом норми реакції? а) рушійний; б) дизруптивний; в) стабілізувальний; г) ізолювальний; д) селекційний.

150. Який різновид природного добору супроводжується звуженням норми реакції? а) рушійний; б) дизруптивний; в) стабілізувальний; г) ізолювальний; д) селекційний.

151. Який різновид природного добору супроводжується формуванням гетерозиготного поліморфізму? а) рушійний; б) дизруптивний; в) стабілізувальний; г) ізолювальний; д) селекційний.

152. Нові адаптації утворюються внаслідок дії а) тільки мутаційного процесу; б) тільки популяційних хвиль; в) мутаційного процесу і популяційних хвиль; г) тільки ізоляції; д) мутаційного процесу й ізоляції; е) популяційних хвиль та ізоляції; ж) мутаційного процесу, популяційних хвиль та ізоляції; з) тільки природного добору; і) усіх еволюційних факторів при наявності елементарного еволюційного матеріалу.

153. Які зміни метаболізму білків лежать в основі формування адаптацій на молекулярному рівні? а) домінантні мутації; б) рецесивні мутації; в) мобільні генетичні елементи; г) "мовчазна" ДНК; д) орфони; е) псевдогени; ж) зростання або зменшення інтенсивності синтезу.

154. Які зміни метаболізму білків лежать в основі формування адаптацій на молекулярному рівні? а) домінантні мутації; б) рецесивні мутації; в) мобільні генетичні елементи; г) "мовчазна" ДНК; д) орфони; е) псевдогени; ж) приєднання різних речовин – активаторів та інгібіторів.

155. Які зміни метаболізму білків лежать в основі формування адаптацій на молекулярному рівні? а) домінантні мутації; б) рецесивні мутації; в) мобільні генетичні елементи; г) "мовчазна" ДНК; д) орфони; е) псевдогени; ж) зміна регуляції на посттранскрипційному рівні.

156. Які зміни метаболізму білків лежать в основі формування адаптацій на молекулярному рівні? а) домінантні мутації; б) рецесивні мутації; в) мобільні генетичні елементи; г) "мовчазна" ДНК; д) орфони; е) псевдогени; ж) зміна регуляції на посттрансляційному рівні.

157. За походженням адаптації поділяються на: а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценотичному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні;

к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

158. За пристосуванням до різного середовища адаптації поділяються на: а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценологічному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

159. За масштабом адаптації поділяються на: а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценологічному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

160. За характером змін адаптації поділяються на а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценологічному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

161. За онтогенетичним масштабом адаптації поділяються на а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценологічному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

162. Які адаптації (класифікація "за походженням") відповідають за створення резерву мінливості? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті,

що відбуваються на біогеоценотичному рівні; є) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

163. Які адаптації (класифікація "за походженням") засновані на таких генетичних явищах як комплементация та епістаз? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценотичному рівні; є) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

164. Які адаптації (класифікація "за походженням") пов'язані з явищем редукції та атавізмами? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценотичному рівні; є) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

165. В основі яких адаптацій (класифікація "до різного середовища") лежать явища цілісності генотипу та взаємодії генів? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценотичному рівні; є) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

166. Які адаптації (класифікація "до різного середовища") пов'язані з органамими, що забезпечують цілісність метаболізму? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценотичному рівні; є) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

167. Які адаптації (класифікація "до різного середовища") пов'язані з онтогенетичними коадаптаціями й засновані на кореляціях? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценологічному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

168. Які адаптації (класифікація "до різного середовища") зумовлюються взаємодіями між особинами й статевим процесом? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценологічному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

169. Яким терміном позначаються взаємні пристосування особин у популяції (відповідність будови і функціонування органів матері й дитинчат, статевих органів самця та самиці, комунікація)? а) коадаптації; б) коеволуції; в) конгруенції; г) кореляції; д) координатії.

170. До яких адаптацій (класифікація "за масштабом") належить фотосинтез? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценологічному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

171. До яких адаптацій (класифікація "за масштабом") відносять дихання? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особини; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценологічному рівні; е) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із

спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

172. До яких адаптацій (класифікація "за масштабом") відносять виникнення насіння? а) ті, що відбуваються на клітинному рівні; б) ті, що відбуваються на генетичному рівні; в) ті, що відбуваються на рівні особи; г) ті, що відбуваються на популяційному рівні; д) ті, що відбуваються на біогеоценотичному рівні; є) преадаптивні; ж) загальні; з) постадаптивні; і) комбінативні; к) спеціальні; л) з ускладненням; м) провізорні; н) із спрощенням; о) ті, що утворюються в ранньому онтогенезі й зберігаються надовго.

173. До якої групи обмежень в розвитку ознак відносять утворення однопалої кінцівки коня? а) межа морфологічного розвитку; б) межа фізичної природи; в) дія закону оптимальності; г) обмеження, пов'язані з будовою самих органів; д) обмеження структурного характеру.

174. До якої групи обмежень в розвитку ознак відносять припинення подальшої еволюції світлочутливості ока? а) межа морфологічного розвитку; б) обмеження фізичної природи; в) дія закону оптимальності; г) обмеження, пов'язані з будовою самих органів; д) обмеження на молекулярному рівні; є) обмеження структурного характеру.

175. До якої групи обмежень в розвитку ознак відносять утворення чотирикамерного серця? а) межа морфологічного розвитку; б) обмеження фізичної природи; в) дія закону оптимальності; г) обмеження, пов'язані з будовою самих органів; д) обмеження на молекулярному рівні; є) обмеження структурного характеру.

176. До якої групи обмежень в розвитку ознак відносять відсутність органів руху за типом гвинта? а) межа морфологічного розвитку; б) обмеження фізичної природи; в) дія закону оптимальності; г) обмеження, пов'язані з будовою самих органів; д) обмеження на молекулярному рівні; є) обмеження структурного характеру.

177. До якої групи обмежень в розвитку ознак відносять відсутність органів руху за типом колеса? а) межа морфологічного розвитку; б) обмеження фізичної природи; в) дія закону оптимальності; г) обмеження, пов'язані з будовою самих органів; д) обмеження на молекулярному рівні; є) обмеження структурного характеру.

178. До якої групи обмежень в розвитку ознак відносять той факт, що види тварин із зовнішнім скелетом відзначаються меншими розмірами особин? а) межа морфологічного розвитку; б) обмеження фізичної природи; в) дія закону оптимальності; г) обмеження, пов'язані з будовою самих органів; д) обмеження на молекулярному рівні; е) обмеження структурного характеру.

179. До якої групи обмежень в розвитку ознак відносять неможливість одночасного протікання процесів реплікації й транскрипції з однієї ланки ДНК? а) межа морфологічного розвитку; б) обмеження фізичної природи; в) дія закону оптимальності; г) обмеження, пов'язані з будовою самих органів; д) обмеження на молекулярному рівні; е) обмеження структурного характеру.

180. До якої групи обмежень в розвитку ознак відносять неможливість одночасного протікання процесів прямого та зворотного транспорту електронів у дихальному ланцюзі мітохондрій? а) межа морфологічного розвитку; б) обмеження фізичної природи; в) дія закону оптимальності; г) обмеження, пов'язані з будовою самих органів; д) обмеження на молекулярному рівні; е) обмеження структурного характеру.

181. На першій стадії видоутворення діють такі процеси: а) припиняється потік генів; б) діють дозиготичні репродуктивні ізолювальні механізми; в) діють постзиготичні репродуктивні ізолювальні механізми; г) зростає мінливість; д) переважну роль у формоутворенні починає відігравати "мовчазна" ДНК; е) не характерна стерильність гібридів; ж) бере участь природний добір; з) перша стадія незворотна; і) перша стадія зворотна.

182. На другій стадії видоутворення діють такі процеси: а) припиняється потік генів; б) діють дозиготичні репродуктивні ізолювальні механізми; в) діють постзиготичні репродуктивні ізолювальні механізми; г) зростає мінливість; д) переважну роль у формоутворенні починає відігравати "мовчазна" ДНК; е) не характерна стерильність гібридів; ж) бере участь природний добір; з) друга стадія незворотна; і) друга стадія зворотна.

183. Які процеси характерні для алопатричного видоутворення? а) йде швидко; б) відбувається дуже повільно; в) відбувається на периферії ареалу; г) відбувається всередині ареалу; д) діє біологічна ізоляція; е) діє

географічна ізоляція; ж) відбувається за рахунок хромосомних аберацій та поліплоїдії.

184. Які процеси характерні для симпатричного видоутворення? а) йде швидко; б) відбувається дуже повільно; в) відбувається на периферії ареалу; г) відбувається всередині ареалу; д) діє біологічна ізоляція; е) діє географічна ізоляція; ж) відбувається за рахунок хромосомних аберацій та поліплоїдії.

185. Для якого типу видоутворення є характерне формування кільцевих ареалів? а) алопатричне; б) симпатричне; в) рушійне; г) стабілізувальне; д) дизруптивне; е) комбінативне.

186. Для яких тварин характерне симпатричне видоутворення внаслідок поліплоїдії? а) голкошкірі; б) амфібії; в) плазуни; г) птахи; д) гризуни, що ведуть малорухливий підземний спосіб життя; е) усі ссавці; ж) примати; з) це хибне твердження, тваринам такий тип видоутворення не властивий .

187. Якими явищами супроводжується дія принципу родоначальника? а) гомозиготизація; б) гетерозиготизація; в) гетерозис; г) інбридинг; д) зростання інтенсивності мутаційного процесу; е) міграції; д) зростання мінливості; е) зміна норми реакції; ж) стабілізація генотипу популяції; з) справджується закон Харді – Вайнберга.

188. У яких тварин є габенулярні ганглії? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.

189. У яких тварин дах проміжного мозку має два вирости: парієтальний та пінеальний органи? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.

190. У яких тварин до парієтального органа проміжного мозку підходять волокна від габенулярних гангліїв? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.

191. У яких тварин у проміжному мозку вперше з'являється нижньомозкова залоза? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати .

192. Парієтальний орган круглоротих це: а) нижньомозкова залоза; б) тім'яне око; в) гіпофіз; г) залоза зовнішньої секреції; д) змішана залоза; е) структура середнього мозку; ж) структура проміжного мозку; з) структура переднього мозку; і) належить до лімбічної системи; к) належить до ретикулярної формації.

193. Пінеальний орган круглоротих це: а) нижньомозкова залоза; б) верхньомозкова залоза; в) гіпофіз; г) залоза зовнішньої секреції; д) змішана залоза; е) структура середнього мозку; ж) структура проміжного мозку; з) структура переднього мозку; і) належить до лімбічної системи; к) належить до ретикулярної формації.

194. Хіазма (перехрестя зоряних нервів) відсутня у: а) круглоротих; б) хрящових риб; в) кісткових риб; г) амфібій; д) рептилій; е) птахів; ж) ссавців; з) приматів.

195. У яких тварин вперше з'являється складна будова проміжного мозку (епіталамус, таламус, гіпоталамус)? а) круглороті; б) риби; в) амфібії; г) рептилій; д) птахи; е) ссавці ж) примати.

196. Із якою структурою проміжного мозку риб пов'язана нюхова функція? а) дах; б) епіталамус; в) таламус; г) гіпоталамус; д) основа; е) габенулярні ганглії.

197. Із якою структурою проміжного мозку риб пов'язана зорова функція? а) дах; б) епіталамус; в) таламус; г) гіпоталамус; д) основа; е) габенулярні ганглії.

198. У яких тварин вперше гіпофіз набуває складної будови? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилій; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.

199. У яких тварин вперше починає формуватися провідна роль дистантних аналізаторів? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилій; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.

200. У яких тварин проміжний мозок вперше опиняється під півкулями? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилій; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.

201. У яких тварин проміжний мозок вперше опиняється під півкулями та мозочком? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
202. У яких тварин з'являється третій шлуночок між епіфізом і таламусом? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
203. У яких тварин вперше формується гіпоталамо-гіпофізарна система, що відповідає за всі пристосувальні реакції? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
204. Які тварини мають іхтіопсидний тип будови переднього мозку? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
205. Які тварини мають зауропсидний тип будови переднього мозку? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
206. Яка структура виконує роль вищого центру інтеграції у хрящових та кісткових риб? а) середній мозок; б) епіталамус; в) таламус; г) гіпоталамус; д) стріатум; е) передній мозок; ж) гіпокамп.
207. Яка структура виконує функції центра регуляції видової поведінки (інстинкти) у хрящових риб? а) середній мозок; б) епіталамус; в) таламус; г) гіпоталамус; д) стріатум; е) передній мозок; ж) гіпокамп.
208. Із якою структурою головного мозку хрящових риб пов'язані тимчасові умовні рефлекси? а) середній мозок; б) епіталамус; в) таламус; г) гіпоталамус; д) стріатум; е) архікортекс; ж) палеокортекс; з) неокортекс.
209. На рівні якої групи тварин почалася дивергенція, що викликала появу амфібій та рептилій? а) круглоротих; б) риб; в) хвостатих амфібій; г) стегоцефалів, які мали кортикальний тип будови головного мозку; д) амфібій та рептилій мають незалежне походження.
210. У яких тварин вперше з'являється один шлуночок у будові переднього мозку? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.

211. У яких тварин передній мозок вперше має два шлуночки? а) круглороті б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
212. У яких тварин дах переднього мозку складається з епітеліальної тканини? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
213. У яких тварин дах переднього мозку вперше складається з нейронів? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
214. У яких тварин дах переднього мозку складається з білої речовини нервової тканини? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
215. Де розташовані зародки архіпаліума, палеопаліума та неопаліума в амфібій? а) дах переднього мозку; б) основа переднього мозку; в) стінки півкуль переднього мозку; г) стріатум; д) проміжний мозок.
216. З якою структурою головного мозку амфібій пов'язана функція інтеграції нервової діяльності? а) основа проміжного мозку; б) дах проміжного мозку; в) стріатум; г) таламус; д) архікортекс; е) палеокортекс ; ж) неокортекс.
217. Для яких тварин характерний ольфакто-стріаторний тип будови головного мозку? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
218. Для яких тварин характерний оптико-стріаторний тип будови головного мозку? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
219. Для яких тварин характерний кортикальний тип будови головного мозку? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.
220. У яких тварин вперше з'являються зародки неокортексу? а) круглороті; б) хрящові риби; в) кісткові риби; г) амфібії; д) рептилії; е) птахи; ж) ссавці; з) примати.

221. Які зміни будови переднього мозку були характерними для нижчих ссавців? а) кількісні; б) якісні; в) пов'язані з таламусом; г) пов'язані з гіпокампом; д) пов'язані з лімбічною системою.

222. У яких тварин на великих півкулях переднього мозку вперше з'являються борозни? а) круглороті; б) риби; в) амфібії; г) рептилії; д) рослиноїдні птахи; е) хижі птахи; ж) травоїдні ссавці; з) хижі ссавці; 3) примати.

223. Визначте ступінь еволюційної спорідненості стріаторних структур птахів і ссавців: а) усі структури стріатума птахів аналогічні базальним ядрам ссавців; б) усі структури стріатума птахів гомологічні базальним ядрам ссавців; в) деякі структури стріатума птахів аналогічні, а деякі – гомологічні базальним ядрам ссавців; г) стріатум птахів і базальні ядра ссавців мають незалежне походження; д) ступінь еволюційної спорідненості стріаторних структур птахів і ссавців зумовлюється тільки мутаційним процесом і може змінюватися в різних групах цих тварин.

224. Визначте ступінь еволюційної спорідненості кортикальних структур птахів і ссавців. а) усі паліальні структури птахів аналогічні кортикальним утворам ссавців; б) усі паліальні структури птахів гомологічні кортикальним утворам ссавців; в) деякі структури кортексу птахів аналогічні, а деякі – гомологічні кортикальним утворам ссавців; г) паліум птахів і кортекс ссавців мають незалежне походження; д) ступінь еволюційної спорідненості паліальних структур птахів і кортикальних утворів ссавців зумовлюється тільки мутаційним процесом і може змінюватися в різних групах цих тварин.

225. Навколо якої структури головного мозку викопних рептилій, що дали початок кортикальному мозку, розростався неокортекс? а) чотирибугір'я; б) гіпоталамо-стріаторний комплекс; в) гіпокампаально-ретикулярний комплекс; г) таламо-стріаторний комплекс д) епіталамо-ретикулярний комплекс; е) епіфізарно-стріаторний комплекс.

226. Ефективність обробки інформації у передньому мозку ссавців у ході еволюції суттєво зросла завдяки: а) наявності складного проміжного мозку; б) наявності складних стріаторних структур; в) наявності розгалужених зв'язків між мозочком та переднім мозком; г) екранній організації нової кори; д) наявності нової кори; е) наявності борозен ж) наявності звивин.

227. Які області переднього мозку відносять до соматотопічних (сенсорно-рухових) а) лобна; б) тім'яна; в) прецентрального; г) постцентрального; д) скронева; е) потилична; ж) острівкова; з) лімбічна система; і) ретикулярна формація.

228. Які зміни відбувалися у будові лобних часток в антропогенезі? а) функціональні поля неокортексу редукувалися; б) функціональні поля архікортексу розвивалися; в) окремі поля неокортексу розвивалися нерівномірно; г) редукувалися зв'язки з руховою периферією; д) швидкими темпами розвивалися гальмівні центри; е) розвивалися переважно центри, пов'язані з активацією нервових процесів і поведінки; ж) архітектоніка неокортексу спрощувалася.

229. Які зміни у поведінці зумовлені пошкодженням лобних часток? а) гіперактивність; б) розладнання відчуттів болю, тепла, холоду; в) розладнання читання, рахування, письма; г) активація стереотипної поведінки; д) втрачається зміст мови; е) розладнання розпізнавання звуків; ж) зникає цілеспрямованість поведінки; з) зростає навіюваність.

230. Які зміни у поведінці зумовлені пошкодженням постцентрального області неокортексу переднього мозку? а) гіперактивність; б) розладнання відчуттів болю, тепла, холоду; в) розладнання читання, рахування, письма; г) активація стереотипної поведінки; д) втрачається зміст мови; е) розладнання розпізнавання звуків; ж) зникає цілеспрямованість поведінки; з) зростає навіюваність.

231. Які зміни у поведінці зумовлені пошкодженням тім'яної частки? а) гіперактивність; б) розладнання відчуттів болю, тепла, холоду; в) розладнання читання, рахування, письма; г) активація стереотипної поведінки; д) втрачається зміст мови; е) розладнання розпізнавання звуків; ж) зникає цілеспрямованість поведінки; з) зростає навіюваність.

232. Які зміни у поведінці зумовлені пошкодженням скроневої частки? а) гіперактивність; б) розладнання відчуттів болю, тепла, холоду; в) розладнання читання, рахування, письма; г) активація стереотипної поведінки; д) втрачається зміст мови; е) розладнання розпізнавання звуків; ж) зникає цілеспрямованість поведінки; з) зростає навіюваність.

233. Де розташовані центри рухового аналізатора, що мають велике значення для еволюційного розвитку трудової діяльності? а) лобна частка; б) тім'яна частка; в) прецентрального області; г) постцентрального об-

ласть; д) скронева частка; є) потилична частка; ж) острівкова частка; з) лімбічна система; і) ретикулярна формація.

234. Де розташовані центри тактильного аналізатора, що мали велике значення для розвитку трудової діяльності антропоїдів? а) лобна частка; б) тім'яна частка; в) прецентральна область; г) постцентральна область; д) скронева частка; є) потилична частка; ж) острівкова частка; з) лімбічна система; і) ретикулярна формація.

235. Із якими областями неокортексу пов'язане формування комплексу шкірної чутливості й м'язової системи в еволюції? а) лобна частка; б) верхньотім'яна область; в) прецентральна область; г) постцентральна область; д) скронева частка; є) потилична частка; ж) острівкові частка; з) лімбічна система; і) ретикулярна формація; к) нижньотім'яні області.

236. Прогресивний розвиток якої частини неокортексу зумовив суттєве зростання пластичності поведінки? а) нижньотім'яна область; б) верхньотім'яна область; в) прецентральна; г) постцентральна; д) скронева частка; є) потилична частка; ж) острівкова частка; з) лімбічна система; і) ретикулярна формація.

237. Формування яких областей неокортексу пов'язане із формуванням другої сигнальної системи в антропогенезі? а) лобна; б) тім'яна; в) прецентральна; г) постцентральна; д) скронево-тім'яна (зона Брока); є) скронево-потилічна (зона Верніке); ж) скронево-лобна (зона Верніке); з) лімбічна система; і) ретикулярна формація; к) потилично-тім'яна (зона Брока).

238. Яка область неокортексу в антропогенезі розвивалася рівномірно без осередків інтенсивного росту? а) лобна; б) тім'яна; в) прецентральна; г) постцентральна; д) скронева; є) потилична; ж) лімбічна система.

239. Яка кора виникає для регуляції вегетативних функцій? а) неокортекс; б) палеокортекс; в) архікортекс; г) архіпалеокортекс; д) проміжна кора.

240. Який різновид кори відзначається відсутністю прямих зв'язків з нюховою цибулиною (ця ознака з'являється вперше)? а) неокортекс; б) палеокортекс; в) архікортекс; г) архіпалеокортекс; д) проміжна кора.

241. Який різновид кори називається гіпокамп? а) неокортекс; б) палеокортекс; в) архікортекс; г) архіпалеокортекс; д) проміжна кора.

242. Який різновид кори разом із гіпоталамусом відповідає за емоції та адаптивну поведінку? а) неокортекс; б) палеокортекс; в) архікортекс; г) архіпалеокортекс; д) проміжна кора.
243. Починаючи з яких тварин архікортекс перетворюється на гіпокамп? а) риби; б) амфібії; в) плазуни; г) птахи; д) ссавці; є) примати.
244. У яких тварин архікортекс уперше диференціюється на поля й області? а) риби; б) амфібії; в) рептилії; г) птахи; д) ссавці; є) примати; ж) це хибне твердження, тому що архікортекс не має полів і областей.
245. У яких тварин архікортекс вперше повністю відокремлюється від базальних ядер? а) амфібії; б) рептилії; в) птахи; г) нижчі ссавці; д) вищі ссавці; є) примати; ж) людина.
246. У яких тварин архікортекс вперше починає виконувати такі функції: реалізація безумовних рефлексів, активація неокортексу та пам'яті, формування емоцій і мотиваційної сфери? а) рептилії; б) воронів птахи; г) нижчі ссавці; д) вищі ссавці; є) примати; ж) людина.
247. Які структури входять до складу архіпалеокортексу? а) архікортекс; б) палеокортекс; в) алокортекс; г) неокортекс; д) проміжна кора.
248. Які структури входять до складу алокортексу? а) архікортекс; б) палеокортекс; в) лімбікокортекс; г) неокортекс; д) проміжна кора; є) ретикулокортекс.
249. Який різновид кори входить до складу лімбічної системи? а) ретикулокортекс; б) палеокортекс; в) алокортекс; г) неокортекс; д) це хибне твердження – до складу лімбічної системи кортикальні структури не входять.
250. Який різновид кори має прямі зв'язки з нюховою цибулиною? а) архікортекс; б) палеокортекс; в) алокортекс; г) неокортекс; д) проміжна кора; є) це хибне твердження, кортикальні формації не мають прямих зв'язків із нюховою цибулиною.
251. У яких тварин уперше з'являється нова кора? а) риби; б) амфібії; в) рептилії; г) птахи; д) ссавці.

252. З виникненням якого типу кори пов'язана кортикалізація головного мозку? а) палеокортекс; б) архікортекс; в) неокортекс; г) перипалеокортекс; д) періархікортекс.
253. До яких еволюційних перебудов належить виникнення головного мозку? а) ідіоадаптація; б) ароморфоз; в) дивергенція; г) конвергенція; д) філетична еволюція.
254. Як називається тип головного мозку, що відзначається такими рисами: передній мозок відіграє незначну роль у формуванні цілісних реакцій організму на зміни зовнішнього середовища, а головна інтеграційна функція зосереджена у середньому мозку? а) іхтіопсидний; б) зауропсидний; в) лісенцефальний; г) теленцефальний; д) мамалійний.
255. Який тип головного мозку є вихідним для ссавців? а) іхтіопсидний; б) зауропсидний; в) лісенцефальний; г) теленцефальний; д) неокортикальний .
256. Який тип головного мозку ссавців відзначається такими рисами: добре розвинені алокортекс і нюховий аналізатор, є нюхова борозна? а) іхтіопсидний; б) зауропсидний; в) лісенцефальний; г) теленцефальний; д) неокортикальний .
257. Який утвір головного мозку в ході еволюції перетворюється на гіпокамп у ссавців? а) палеокортекс; б) архікортекс; в) архіпалеокортекс; г) алокортекс; д) неокортекс; е) палеостріатум; ж) архістріатум; з) це хибне твердження, гіпокамп має самостійне походження.
258. Який утвір головного мозку в ході еволюції перетворюється на мигдалини у ссавців? а) палеокортекс; б) архікортекс; в) архіпалеокортекс; г) алокортекс; д) неокортекс; е) палеостріатум; ж) архістріатум; з) це хибне твердження, мигдалини мають самостійне походження.
259. В чому полягає формування нового типу рефлекторної діяльності ссавців у ході еволюції? а) ускладнюються безумовно-рефлекторні зв'язки; б) центри умовних рефлексів зосереджуються в лобних частках; в) центри умовних рефлексів зосереджуються в нижньотім'яній області; г) для реалізації будь-якого умовного рефлексу використовуються усі можливості головного мозку; д) умовні рефлекси реалізуються без

участі підкіркових структур; є) умовні рефлекси реалізуються тільки за участі таламуса та хвостатих ядер.

260. Який етап еволюції неокортексу характеризується такими ознаками: з'являється асоціативна кора, борозен мало, добре розвинена нюхова кора, таламо-кортикальні зв'язки неупорядковані? а) перший (комахоїдні ссавці); б) другий (напівмаври); в) третій (вищі примати); г) четвертий (понгіди); д) п'ятий (людина).

261. Який етап еволюції неокортексу характеризується такими ознаками: добре розвинені скроневі частки, з'являється сильвієва борозна, головні аналізатори – слуховий та вестибулярний, розвиваються поля скронево-тім'яної області? а) перший (комахоїдні ссавці); б) другий (напівмаври); в) третій (вищі примати); г) четвертий (понгіди); д) п'ятий (людина).

262. Який етап еволюції неокортексу характеризується такими ознаками: прогресивними темпами розвиваються прецентральна і потилична області, з'являється центральна борозна, завдяки розвитку тактильного аналізатора складаються нові можливості для орієнтовно-дослідницької діяльності аналітичного типу? а) перший (комахоїдні ссавці); б) другий (напівмаври); в) третій (вищі примати); г) четвертий (понгіди); д) п'ятий (людина).

263. Який етап еволюції неокортексу характеризується такими ознаками: прогресивний розвиток нижньотім'яної області, збільшується число пірамідних нейронів і товщина шарів кори? а) перший (комахоїдні ссавці); б) другий (напівмаври); в) третій (вищі примати); г) четвертий (понгіди); д) п'ятий (людина).

264. Яка форма філогенезу характерна для усіх стовбурів та гілок "дерева життя", але як виключна зустрічається рідко? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізми; д) арогенез; є) алогенез.

265. Яка форма філогенезу спричинила розгалуження "дерева життя" й утворення різних філетичних ліній? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізми; д) арогенез; є) алогенез.

266. Яка форма філогенезу пов'язана з утворенням гомологічних органів? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізми; д) арогенез; є) алогенез.
267. Яка форма філогенезу пов'язана з утворенням аналогічних органів? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізми; д) арогенез; є) алогенез.
268. Яка форма філогенезу пов'язана із формуванням подібних адаптацій при заселенні різними організмами однієї адаптивної зони? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізми; д) арогенез; є) алогенез.
269. Яка форма філогенезу характерна для генетично близьких груп організмів? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізм; д) арогенез; є) алогенез.
270. Яка форма філогенезу характерна для генетично не споріднених груп організмів? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізми; д) арогенез; є) алогенез.
271. Для якого з напрямів еволюції характерні адаптації одного масштабу? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізми; д) арогенез; є) алогенез.
272. Який з напрямів еволюції реалізується швидко і супроводжується загибеллю численних проміжних варіантів? а) філетична еволюція; б) дивергенція; в) конвергенція; г) паралелізм; д) арогенез; є) алогенез.
273. Реалізація якого з напрямів еволюції пов'язана із спеціалізацією і може супроводжуватися вимиранням груп? а) філетична еволюція; б) арогенез; в) конвергенція; г) паралелізм; д) дивергенція; є) алогенез.
274. Яке з правил еволюції груп реалізувалося в такому прикладі від людина розумна не може знову перетворитися на один із видів приматів? а) незворотності еволюції; б) прогресуючої спеціалізації; в) походження від неспеціалізованого предка; г) адаптивної радіації; д) чергування головних напрямів еволюції; є) посилення інтеграції біосистем.
275. Яке з правил еволюції груп реалізувалося в такому прикладі сучасні мавпи не можуть перетворитися на людину? а) незворотності ево-

люції; б) прогресуючої спеціалізації; в) походження від неспеціалізованого предка; г) адаптивної радіації; д) чергування головних напрямів еволюції; е) посилення інтеграції біосистем.

276. Яке з правил еволюції груп реалізувалося в такому прикладі протягом еволюції розміри представників різних видів мають тенденцію до збільшення? а) незворотності еволюції; б) прогресуючої спеціалізації; в) походження від неспеціалізованого предка; г) адаптивної радіації; д) чергування головних напрямів еволюції; е) посилення інтеграції біосистем.

277. Яке з правил еволюції груп реалізувалося в такому прикладі підтримання гетерозиготності популяцій протягом еволюції? а) незворотності еволюції; б) прогресуючої спеціалізації; в) походження від неспеціалізованого предка; г) адаптивної радіації; д) чергування головних напрямів еволюції; е) посилення інтеграції біосистем.

278. Яке з правил еволюції груп реалізувалося в такому прикладі формування різноманітності біогеоценозів? а) незворотності еволюції; б) прогресуючої спеціалізації; в) походження від неспеціалізованого предка; г) адаптивної радіації; д) чергування головних напрямів еволюції; е) посилення інтеграції біосистем.

279. Які критерії еволюційного прогресу вам відомі? а) системні; б) енергетичні; в) генетичні; г) організмові; д) тканинні; е) клітинні; ж) екологічні; з) популяційні; і) інформаційні; к) поведінкові; л) психологічні.

280. Який різновид еволюційного прогресу відзначається такими характеристиками: зростання незалежності від середовища й інформаційної ємності повідомлень, поява розумної істоти? а) біологічний; б) груповий; в) необмежений; г) біотехнічний; д) морфофізіологічний; е) екологічний; ж) соціальний.

281. Який різновид еволюційного прогресу відзначається такими характеристиками: зростання кількості особин і популяцій, зростання ареалу? а) біологічний; б) груповий; в) необмежений; г) біотехнічний; д) морфофізіологічний; е) екологічний; ж) соціальний.

282. Який різновид еволюційного прогресу може досягатися як ускладненням, так і спрощенням будови організмів? а) біологічний; б) гру-

б) груповий; в) необмежений; г) біотехнічний; д) морфофізіологічний; е) екологічний; ж) соціальний.

283. Який різновид еволюційного прогресу супроводжується вдосконаленням морфофізіологічної організації із збереженням загального плану будови? а) біологічний; б) груповий; в) необмежений; г) біотехнічний; д) морфофізіологічний; е) екологічний; ж) соціальний.

284. Який різновид еволюційного прогресу супроводжується зростанням ефективності виконуваних функцій за рахунок їх зростання, посилення та прискорення? а) біологічний; б) груповий; в) необмежений; г) біотехнічний; д) морфофізіологічний; е) екологічний; ж) соціальний.

285. Який із шляхів удосконалення онтогенезу пов'язаний із максимальним пристосуванням кожної його стадії до умов довкілля? а) метаморфоз; б) гетерохронія; в) неотенія; г) перехід до розвитку під покривом яйцевих оболонок; д) перехід до внутрішньоутробного розвитку.

286. Який із шляхів удосконалення онтогенезу пов'язаний із випадінням певних його стадій? а) метаморфоз; б) гетерохронія; в) неотенія; г) перехід до розвитку під покривом яйцевих оболонок; д) перехід до внутрішньоутробного розвитку.

287. Який із шляхів удосконалення онтогенезу пов'язаний із його затримкою та переходом до розмноження на личинковій стадії? а) метаморфоз; б) гетерохронія; в) неотенія; г) перехід до розвитку під покривом яйцевих оболонок; д) перехід до внутрішньоутробного розвитку.

288. Який із шляхів удосконалення онтогенезу пов'язаний із дією авторегуляторних механізмів? а) метаморфоз; б) гетерохронія; в) неотенія; г) перехід до розвитку під покривом яйцевих оболонок; д) перехід до внутрішньоутробного розвитку.

289. Який із шляхів удосконалення онтогенезу пов'язаний із пристосуванням до екстремальних умов довкілля? а) метаморфоз; б) гетерохронія; в) неотенія; г) перехід до розвитку під покривом яйцевих оболонок; д) перехід до внутрішньоутробного розвитку.

290. Із якими процесами пов'язана еволюція регуляторних систем онтогенезу? а) перебудова структурних генів; б) перебудова регуляторних

генів; в) специфічна реакція різних клітин на однакові зовнішні впливи; г) подібна реакція різних клітин на однакові зовнішні впливи; д) інтеграція регуляторних систем є) диференціація регуляторних систем; ж) прогресуючими темпами розвивається локальна регуляція; з) прогресуючими темпами розвивається регуляція на відстані.

291. Який із модусів філембріогенезу реалізувався при утворенні волосяного покриву ссавців? а) архалаксис; б) девіація; в) анаболія; г) абревіація; д) рудиментація; є) редукція; ж) афанізія; з) арогенез; і) алогенез; к) філетична еволюція; л) дивергенція; м) конвергенція; н) паралелізми.

292. Який із модусів філембріогенезу реалізувався при перетворенні дводольного зародка на однодольний? а) архалаксис; б) девіація; в) анаболія; г) абревіація; д) рудиментація; є) редукція; ж) афанізія; з) арогенез; і) алогенез; к) філетична еволюція; л) дивергенція; м) конвергенція; н) паралелізми.

293. Який із модусів філембріогенезу реалізувався при формуванні цибулин у рослин? а) архалаксис; б) девіація; в) анаболія; г) абревіація; д) рудиментація; є) редукція; ж) афанізія; з) арогенез; і) алогенез; к) філетична еволюція; л) дивергенція; м) конвергенція; н) паралелізми.

294. Який із модусів філембріогенезу реалізувався при формуванні бульб у рослин? а) архалаксис; б) девіація; в) анаболія; г) абревіація; д) рудиментація; є) редукція; ж) афанізія; з) арогенез; і) алогенез; к) філетична еволюція; л) дивергенція; м) конвергенція; н) паралелізми.

295. Який із модусів філембріогенезу реалізувався при формуванні луски хрящових риб і плазунів? а) архалаксис; б) девіація; в) анаболія; г) абревіація; д) рудиментація; є) редукція; ж) афанізія; з) арогенез; і) алогенез; к) філетична еволюція; л) дивергенція; м) конвергенція; н) паралелізми.

296. Який із модусів філембріогенезу реалізувався при формуванні чотирикамерного серця? а) архалаксис; б) девіація; в) анаболія; г) абревіація; д) рудиментація; є) редукція; ж) афанізія; з) арогенез; і) алогенез; к) філетична еволюція; л) дивергенція; м) конвергенція; н) паралелізми.

297. Який із модусів філембріогенезу реалізувався при формуванні очей у печерної амфібії протеза? а) архалаксис; б) девіація; в) анаболія;

г) абрєвіація; д) рудимєнтація; є) редукція; ж) афанізіа; з) арогенєз; і) алогєнєз; к) філетична еволуція; л) дивєргєнція; м) конвєргєнція; н) паралєлізми.

298. Який із модусів філембріогєнєзу реалізуєвєся при змєншєнні кількості пальців на кінцівках у ящірок з п'яти до трьох? а) архалаксис; б) дєвіація; в) анаболія; г) абрєвіація; д) рудимєнтація; є) редукція; ж) афанізіа; з) арогенєз; і) алогєнєз; к) філетична еволуція; л) дивєргєнція; м) конвєргєнція; н) паралєлізми.

299. Який із модусів філембріогєнєзу реалізуєвєся при редукції хвоста у пуголовків? а) архалаксис; б) дєвіація; в) анаболія; г) абрєвіація; д) рудимєнтація; є) редукція; ж) афанізіа; з) арогенєз; і) алогєнєз; к) філетична еволуція; л) дивєргєнція; м) конвєргєнція; н) паралєлізми.

300. Який різновид онтогенєтичних корєляцій пов'язаний із взаємодією клітин і частин тіла організмів в ембріогєнєзі? а) морфогєнєтичні; б) ергонтичні; в) гєномні; г) топографічні; д) динамічні; є) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до корєляцій, оскільки це координації.

301. Який різновид онтогенєтичних корєляцій пов'язаний із тим, що у людей з рудим волоссям біла шкіра й густе ластовиння? а) морфогєнєтичні; б) ергонтичні; в) гєномні; г) топографічні; д) динамічні; є) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до корєляцій, тому що це координації.

302. При яких корєляціях можуть закріплюєватися ознаки, що не мають адаптивного значєння? а) морфогєнєтичні; б) ергонтичні; в) гєномні; г) топографічні; д) динамічні; є) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до корєляцій, тому що це координації.

303. Який різновид онтогенєтичних корєляцій пов'язаний із таким явищєм: якщо в ембріона видалити очний бокал, то недорозвиваєтьєся кришталик? а) морфогєнєтичні; б) ергонтичні; в) гєномні; г) топографічні; д) динамічні; є) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до корєляцій, тому що це координації.

304. Який різновид онтогенєтичних корєляцій пов'язаний із таким явищєм: нормальний розвиток нервової системи супроводжуєтьєся нормальним розвитком перифєричних органів? а) морфогєнєтичні; б) ергонтичні; в) гєномні; г) топографічні; д) динамічні; є) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до корєляцій, тому що це координації.

305. Який різновид онтогенетичних кореляцій пов'язаний із таким явищем: нормальний розвиток скелета супроводжується нормальним розвитком скелетних м'язів? а) морфогенетичні; б) ергонтичні; в) геномні; г) топографічні; д) динамічні; е) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до кореляцій, тому що це координації.
306. Який різновид онтогенетичних координацій пов'язаний із взаємним співвідношенням розмірів і розташування органів у порожнині тіла? а) морфогенетичні; б) ергонтичні; в) геномні; г) топографічні; д) динамічні; е) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до кореляцій, тому що це кореляції.
307. Який різновид онтогенетичних координацій визначається змінами функціонально пов'язаних органів та їх систем, *наприклад, рецепторів і центрів нервової системи*? а) морфогенетичні; б) ергонтичні; в) геномні; г) топографічні; д) динамічні; е) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до кореляцій, тому що це кореляції.
308. Який різновид онтогенетичних координацій зумовлюється еволюційними змінами в органах, що не пов'язані кореляціями? а) морфогенетичні; б) ергонтичні; в) геномні; г) топографічні; д) динамічні; е) біологічні; ж) таких координацій немає.
309. Який різновид онтогенетичних координацій пов'язаний із таким явищем: розвиток зубів та іклів супроводжується відповідним розвитком скроневих м'язів та щелепного суглоба? а) морфогенетичні; б) ергонтичні; в) геномні; г) топографічні; д) динамічні; е) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до координацій, тому що це кореляції.
310. Який різновид онтогенетичних координацій пов'язаний із таким явищем: чотириногі тварини мають передні та задні кінцівки відповідної довжини? а) морфогенетичні; б) ергонтичні; в) геномні; г) топографічні; д) динамічні; е) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до координацій, тому що це кореляції.
311. Який різновид онтогенетичних координацій пов'язаний із пристосуваннями рослин до певних запилювачів? а) морфогенетичні; б) ергонтичні; в) геномні; г) топографічні; д) динамічні; е) біологічні; ж) такі взаємодії не належать до координацій, тому що це кореляції.

312. Біогенетичний закон має а) абсолютне значення; б) відносне значення; в) відношення до необмеженого еволюційного прогресу; г) відношення до біотехнічного прогресу; д) відношення до біологічного прогресу; е) відношення до біологічного регресу.

313. Причиною консервативності й рекапітуляції ранніх стадій предкових форм є: а) генетичні координації; б) морфофізіологічні координації; в) ергонтичні координації; г) ранні стадії онтогенезу слугують індукторами для більш пізніх; д) біологічні кореляції; е) топографічні кореляції; ж) динамічні кореляції.

314. До фізіологічних рекапітуляцій у рослин відносять: а) гетеротрофне живлення; б) анаеробне дихання; в) юнна регуляція; г) трофічна регуляція; д) гормональна регуляція; е) алелопатія; ж) симбіоз; з) мутуалізм.

315. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався в ході еволюційного перетворення гладеньких м'язів на поперечносмугасті? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

316. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався в редукції волосяного покриву китоподібних у ході еволюції? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій

317. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався у зростанні числа органодів клітини в ході еволюції? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

318. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при зменшенні функції фотосинтезу у паразитичних рослин? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація

функцій; д) зменшення числа функцій; є) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

319. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при зростанні числа хвостових хребців у тварин? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; є) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

320. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при зростанні числа сегментів у членистоногих? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; є) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

321. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при зростанні кількості пелюстків, маточок і тичинок у квіткових рослин? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; є) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

322. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при злитті клітин в органи? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; є) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

323. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізується при спеціалізації? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; є) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

324. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при втраті кінцівками китоподібних багатьох функцій, що були властиві їх предкам? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концен-

трація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

325. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при формуванні здатності стебла накопичувати воду? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

326. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при формуванні здатності самок молюсків виношувати у зябрах яйця та личинки? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

327. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався при перетворенні одного непарного плавця предків риб на декілька? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

328. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався в ході еволюційного перетворення яйцеклада бджіл на жало? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

329. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався в ході еволюційної диференціації кінцівок ракоподібних? а) посилення головної функції; б) ослаблення головної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

330. Який із принципів перебудови органів та функцій реалізувався в ході еволюційного перетворення листків на пелюстки квіток покрито-насіінних рослин? а) посилення головної функції; б) ослаблення голов-

ної функції; в) полімеризація органів; г) олігомеризація органів і концентрація функцій; д) зменшення числа функцій; е) збільшення числа функцій; ж) розділення органів і функцій; з) зміна функцій.

331. Процес перетворення мавпи на людину від утворення перших людських особливостей до виникнення виду *Homo sapiens* називається: а) церебралізація; б) енцефалізація; в) гомінізація; г) трудова діяльність; д) соціалізація; е) соціогенез.

332. Еволюція морфофізіологічної організації гомінідів у напрямі формування людини розумної називається: а) гомінізація; б) церебралізація; в) соціогенез; г) психогенез; д) морфогенез; е) соціалізація; ж) антропогенез.

333. Еволюція інтелекту в антропогенезі називається: а) гомінізація; б) церебралізація; в) соціогенез; г) психогенез; д) морфогенез; е) соціалізація.

334. Під переважним впливом біологічних факторів в антропогенезі формувалися особливості а) морфологічної будови; б) фізіологічних функцій; в) соціалізації; г) інтелекту; д) соціалізації людиною; е) суспільних відносин.

335. Під спільним впливом біологічних і соціальних факторів антропогенезу формувалися особливості а) морфологічної будови; б) фізіологічних функцій; в) соціалізації; г) інтелекту; д) соціалізації; людини; е) суспільних відносин.

336. Під переважним впливом соціальних факторів в антропогенезі формувалися особливості: а) морфологічної будови; б) фізіологічних функцій; в) соціалізації; г) інтелекту; д) соціалізації людини; е) суспільних відносин.

337. Яка з моделей еволюції гомінідів на сьогодні є найбільш поширеною в антропології: а) поступового філетичного розвитку; б) переривчастої рівноваги; в) чергування періодів поступового філетичного розвитку й швидких змін; г) детермінізму; д) поліцентризму; е) детермінізму й поліцентризму.

338. Які з наведених моделей еволюції гомінідів пов'язані з визначенням суттєвої ролі мутацій у гомінізації? а) поступового філетичного розвитку; б) переривчастої рівноваги; в) чергування періодів поступово-

го філетичного розвитку й швидких змін; г) детермінізму; д) поліцентризму; е) детермінізму й поліцентризму.

339. Які з наведених моделей еволюції гомінідів пов'язані з визначенням суттєвої ролі мобільних генетичних елементів у гомінізації? а) поступового філетичного розвитку; б) переривчастої рівноваги; в) чергування періодів поступового філетичного розвитку й швидких змін г) детермінізму; д) поліцентризму; е) детермінізму й поліцентризму.

340. Які з наведених моделей еволюції гомінідів заперечують суттєву роль мутацій у гомінізації? а) поступового філетичного розвитку; б) переривчастої рівноваги; в) чергування періодів поступового філетичного розвитку й швидких змін; г) детермінізму; д) поліцентризму; е) детермінізму й поліцентризму.

341. Які з наведених моделей еволюції гомінідів заперечують суттєву роль мобільних генетичних елементів у гомінізації? а) поступового філетичного розвитку; б) переривчастої рівноваги; в) чергування періодів поступового філетичного розвитку й швидких змін; г) детермінізму; д) поліцентризму; е) детермінізму й поліцентризму.

342. Причинами мутацій у процесі гомінізації могли бути: а) неотенія; б) зміна стратегії розмноження; в) ізоляція; г) інверсії геомагнітного поля Землі; д) зміни харчової поведінки.

343. Причинами мутацій у процесі гомінізації могли бути: а) неотенія; б) зміна стратегії розмноження; в) ізоляція; г) психічні стреси; д) зміни харчової поведінки.

344. Причинами мутацій у процесі гомінізації могли бути: а) неотенія; б) зміна стратегії розмноження; в) ізоляція; г) інверсії геомагнітного поля Землі; д) зміни харчової поведінки.

345. Причинами мутацій у процесі гомінізації могли бути: а) неотенія; б) зміна стратегії розмноження; в) ізоляція; г) короткочасне зростання фону іонізуючої радіації; д) тривале зростання фону іонізуючої радіації; е) зміни харчової поведінки.

346. Внаслідок стресу можуть змінюватися у поколіннях: а) число мутантів; б) число рекомбінантів; в) процеси соціогенезу; г) харчові уподобання; д) опанування безумовними рефlekсами; е) здатність до неотенії.

347. До неотенічних ознак у людини не належать: а) слабкий розвиток волосяного покриву; б) черепна коробка з товстими кістками; в) відносно великий головний мозок із тонкими кістками; г) відсутність яскраво вираженого надочного валика; д) розвинене обличчя, що виступає вперед; е) відсутність потиличного гребеня; ж) невеликі зуби; з) невеликі щелепи; і) недорозвинене обличчя.

348. До неотенічних ознак у людини не належать: а) слабкий розвиток волосяного покриву; б) великі зуби; в) відносно великий головний мозок із тонкими кістками; г) відсутність яскраво вираженого надочного валика; д) наявність надочного валика; е) відсутність потиличного гребеня; ж) невеликі зуби; з) невеликі щелепи; і) недорозвинене обличчя.

349. До неотенічних ознак у людини не належать: а) слабкий розвиток волосяного покриву; б) відсутність хвоста; в) відносно великий головний мозок із тонкими кістками; г) відсутність яскраво вираженого надочного валика; д) наявність рудиментів; е) відсутність потиличного гребеня; ж) невеликі зуби; з) невеликі щелепи; і) недорозвинене обличчя.

350. До неотенічних ознак у людини не належать: а) слабкий розвиток волосяного покриву; б) відсутність рудиментів; в) відносно великий головний мозок із тонкими кістками; г) відсутність яскраво вираженого надочного валика; д) наявність атавізмів; е) відсутність потиличного гребеня; ж) невеликі зуби; з) невеликі щелепи; і) недорозвинене обличчя.

351. До неотенічних ознак у людини не належать: а) слабкий розвиток волосяного покриву; б) наявність рудиментів; в) відносно великий головний мозок із тонкими кістками; г) відсутність яскраво вираженого надочного валика; д) наявність атавізмів; е) відсутність потиличного гребеня; ж) невеликі зуби; з) невеликі щелепи; і) недорозвинене обличчя.

352. До неотенічних ознак у людини не належать: а) слабкий розвиток волосяного покриву; б) наявність апендикса; в) відносно великий головний мозок із тонкими кістками; г) відсутність яскраво вираженого надочного валика; д) багатососковість; е) відсутність потиличного гребеня; ж) невеликі зуби; з) невеликі щелепи; і) недорозвинене обличчя.

353. Які наслідки ізоляції вам відомі? а) інбридинг; б) гетерозис; в) зростання числа гетерозигот у популяції; г) гомозиготизація; д) неотенія; е) церебралізація; ж) перехід від сезонного розмноження до поліциклічності.

354. Гетерозис виникає внаслідок: а) спорідненого схрещування; б) змішання; в) зміни дієти; г) переходу від сезонного розмноження до поліциклічності; д) становлення ієрархії.

355. Розширення діапазону продуктів, якими може житися вид, зумовлює а) інбридинг; б) гетерозис; в) зміну стратегії розмноження; г) мутагенез; д) зростання виживання; е) зростання плодючості.

356. Поведінка може відіграти провідну роль у філогенезі: а) усіх тварин; б) починаючи з комах; в) тільки хребтних тварин; г) вищих тварин; д) тільки приматів.

357. Елементарна розумова діяльність може відіграти провідну роль у філогенезі: а) усіх тварин; б) починаючи з комах; в) тільки хребтних тварин; г) вищих тварин; д) тільки приматів.

358. Забезпечення виживання виду за рахунок високої інтенсивності розмноження характерні: а) для ранніх етапів еволюції; б) для більш пізніх етапів еволюції; в) для популяцій хижаків; г) при заселенні островів; д) при ослабленій конкуренції; е) для популяцій жертв; ж) для видів із високорозвиненою психічною діяльністю, пам'яттю та навчанням.

359. Види з меншими потенціями розмноження, але з великою конкурентною здатністю характерні: а) для ранніх етапів еволюції; б) для більш пізніх етапів еволюції; в) для популяцій хижаків; г) при заселенні островів; д) при ослабленій конкуренції; е) для популяцій жертв.

360. З якими структурами головного мозку пов'язаний комплекс таких функцій як прямоходіння, планування дій, концептуальне мислення? а) лобні частки; б) скронева область; в) потилична область; г) тім'яна область; д) проміжний мозок; е) середній мозок.

361. Які ознаки будови головного мозку належать до пристосувальних в антропогенезі? а) розміри мозку; б) товщина кори; в) розмір ядер нейронів; г) розмір клітин мікроглії; д) розмір клітин макроглії; е) хімічний склад; ж) гістологічні ознаки; з) поява нових областей неокортексу; і) поява довгастого мозку; к) поява середнього мозку; л) поява проміжного мозку; м) зміна активності ферментів; о) поява лімбічної системи; п) поява ретикулярної формації.

362. Які зміни у будові головного мозку сталися протягом антропогенезу і зумовили появу свідомості? а) збільшилися скроневі частки;

б) збільшилися лобні частки; в) збільшився розмір неокортексу; г) збільшилася асоціативна кора; д) розвинулася скронево-тім'яна область; е) розвинувся мозочок; ж) розвинувся проміжний мозок; з) збільшилися розміри усіх відділів головного мозку; і) розвинулася потилична область; к) сформувалися півкулі; л) розвинулася асиметрія півкуль.

363. Яка частина неокортексу особливо інтенсивно змінювалася в антропогенезі й була однією з причин формування свідомості? а) гіпокамп; б) лімбічна система; в) ретикулярна формація; г) система комісур; д) система зв'язків між кінцевим мозком та рештою структур головного мозку; е) асоціативна кора; ж) зорова кора; з) слухова кора; і) нюхова кора.

364. Асиметрія півкуль – це: а) винятково людська ознака; б) є у всіх тварин; в) є у вищих ссавців і людей; г) зумовлюється тільки генетично; д) формується тільки під впливом соціальних факторів; е) зумовлена генетично і формується під впливом соціального оточення.

365. Резервні можливості головного мозку в антропогенезі зростали за рахунок: а) зростання кількості клітин мікроглії; б) зростання кількості клітин макроглії; в) зменшення щільності розташування нейронів; г) зростання щільності розташування нейронів; д) збільшення розгалуженості дендритів; е) збільшення розгалуженості аксонів; ж) спрощення вертикальної упорядкованості різних областей неокортексу; з) ускладнення структури синапсів; і) зменшення різноманітності синапсів; к) ускладнення таламо-кортикальних відносин; л) об'єднання проєкційних систем мозку в єдину інтегровану систему.

366. В чому полягає значення формування надлишку резервних елементів в антропогенезі? а) збільшується адаптивність до постійних факторів середовища; б) прогресуючими темпами розвиваються безумовні рефлекси; в) прогресуючими темпами розвивається інстинктивна поведінка; г) зростає пластичність поведінки у змінних умовах довкілля; д) зростає гнучкість поведінки у сталих умовах середовища.

367. За рахунок яких процесів досягалася диференціація функціональної активності окремих нейронів в антропогенезі? а) формування неокортексу; б) формування різних складових частин нейроглії; в) вибіркова репресія різних ланок геному нейронів; г) деполяризація мембран нейронів; д) гіперполяризація мембран ней-

ронів; є) різна активність ферментів у клітинах нейроглії; ж) проведення нервового імпульсу тільки в одному напрямку через хімічні синапси.

368. Які фактори антропогенезу полегшували виконання евристичної нервової діяльності й запобігали розвитку неврозів у давніх гомінідів? а) диференціація нервових клітин; б) зміни активності ферментів у нейронах; в) утворення нервових модулів; г) мутації; д) біологічні фактори; є) соціальні фактори.

369. Внаслідок якої поведінки нові досягнення найшвидше розповсюджувалися в популяціях давніх гомінідів? а) елементарна розумова діяльність; б) умовні рефлекси; в) складні безумовні рефлекси; г) наслідування; д) ієрархія; є) рефлекс свободи; ж) рефлекс економії сил; з) орієнтувально-дослідницька поведінка.

370. Резервування нервових елементів дозволяє: а) збільшити ефективність реалізації найпростіших безумовних рефлексів; б) збільшити ефективність складних безумовних рефлексів; в) збільшити ефективність реалізації інстинктивної поведінки; г) збільшити надійність передачі будь-яких сигналів; д) розвинути систему спадкових форм поведінки.

371. Головний мозок людини після народження й до дорослого стану: а) суттєво не змінюється в розмірах; б) суттєво не змінюється функціонально; в) розвивається тільки лобна кора; г) збільшується в 5 – 6 разів; д) розвиваються тільки структури, пов'язані з підсвідомістю; є) розвиваються тільки структури, пов'язані із свідомістю; ж) значною мірою формуються всі функціональні системи.

372. Важливу роль у формуванні функціональної активності головного мозку в онтогенезі відіграють: а) адекватне сенсорне відображення; б) адекватне сенсорне навантаження; в) зоровий аналізатор; г) слуховий аналізатор; д) нюховий аналізатор; є) різноманітність інформації із зовнішнього середовища; ж) прості безумовні рефлекси; з) складні безумовні рефлекси; і) інстинкти.

373. Еволюційний напрям розвитку поведінки в антропогенезі пов'язаний з переважним розвитком: а) безумовних рефлексів; б) інстинктів; в) умовних рефлексів; г) поведінки, що базується на першій сигнальній системі; д) поведінки, що базується на другій сигнальній системі.

374. Які типи нервової системи були найбільш поширеними у популяціях первісних гомінідів? а) слабкі неврівноважені; б) слабкі врівноважені; в) сильні неврівноважені; г) сильні врівноважені; д) схильні до переживання позитивних емоцій; е) схильні до переживання негативних емоцій; ж) схильні до неврозів; з) схильні до прийняття усвідомленого конструктивного рішення.

375. В еволюції гомінідів зростання схильності до навіювання викликає: а) зменшення пристосованості; б) зростання адаптивності; в) зменшення залежності від соціуму; г) збільшення залежності від інших людей; д) зменшення психічного стресу; е) розвиток психічного стресу; ж) виникнення магії; з) виникнення соціального інституту Учителя; і) виникнення ієрархії; к) підвищення агресивності.

376. Біологічною основою можливості появи магії є: а) довгастиий мозок; б) середній мозок; в) проміжний мозок; г) ретикулярна формація; д) рептильний комплекс; е) лімбічна система.

377. Біологічною основою можливості появи віри в Бога є: а) довгастиий мозок; б) середній мозок; в) проміжний мозок; г) ретикулярна формація; д) рептильний комплекс; е) лімбічна система.

378. З якими адаптаціями пов'язана прогресивна еволюція пристосувальної активності в антропогенезі? а) формування пристосувальних органів; б) розвиток пластичності пристосувальних органів; в) розширення діапазону зв'язків організму із середовищем; г) поява безумовних рефлексів; д) формування інстинктів; е) ускладнення умовно-рефлекторної діяльності; ж) поява нервової системи; з) поява систем органів; і) поява функціональних систем.

379. Які безумовні рефлекси, ускладнюючись протягом еволюції, стимулювали розвиток пристосувальної активності гомінідів? а) харчовий; б) питний; в) емоційний резонанс; г) ієрархічні відносини; д) захисні; е) слідування нормам; ж) рефлекс свободи; з) орієнтувально-дослідницький; і) статеві; к) навчання; л) превентивної озброєності.

380. До яких факторів середовища формувалися основні адаптації гомінідів протягом антропогенезу? а) абіотичних; б) біотичних; в) абіотичних та біотичних; г) соціальних; д) ні до яких;

381. Який основний конфлікт, на думку З. Фрейда, провокує найбільше число неврозів у людини? а) між індивідами; б) між особами протилежної статі; в) між особою та соціумом; г) між різними інстинктами особи; д) між різними релігійними конфесіями.

382. Які акти поведінки є пристосувальними у трудовій діяльності? а) виготовлення знарядь праці; б) використання знарядь; в) заготовка необхідних предметів з метою їх подальшого використання; г) зберігання знарядь; д) ремонтування пошкоджених знарядь.

383. Які нові функції психічного відображення вникали внаслідок трудової діяльності? а) нові комплекси безумовних рефлексів; б) психологічні стереотипи; в) вдосконалення ланцюга послідовних дій; г) активація усіх нервових процесів; д) подальший розвиток процесів гальмування; е) розвиток просторової координації рухів; ж) загальний розвиток моторики; з) поява уявлень про складну часову послідовність рухів; і) поява вірувань; к) формування першої сигнальної системи; л) поява уявлень про причинну взаємозумовленість дій; м) поява складних безумовних рефлексів (свободи, превентивної озброєності, орієнтовно-дослідницької діяльності тощо).

384. Які особливості вищої психічної діяльності проявляються у трудових процесах? а) процеси утворення нервового імпульсу; б) подразливість; в) рефлексорний характер функціонування; г) багатоетапність; д) наявність рецепторів; е) система синапсів; ж) зворотна аферентація; з) пряма аферентація; і) еферентація; к) існування рефлексорних дуг.

385. Які фактори зовнішнього середовища зумовлюють випереджальне відображення при реалізації безумовних рефлексів? а) ключові подразники; б) індіферентні стимули; в) вплив предметів або засобів праці на рецепторний апарат людини; г) генетична програма; д) особливості розвитку нервової системи у філогенезі; е) особливості розвитку нервової системи в онтогенезі.

386. Які фактори зовнішнього середовища зумовлюють випереджальне відображення при реалізації умовних рефлексів? а) ключові подразники; б) індіферентні стимули; в) вплив предметів або засобів праці на рецепторний апарат людини; г) генетична програма; д) особливості роз-

витку нервової системи у філогенезі; є) особливості розвитку нервової системи в онтогенезі.

387. Які фактори зовнішнього середовища зумовлюють випереджальне відображення у процесі трудової діяльності? а) ключові подразники; б) індиферентні стимули; в) вплив предметів або засобів праці на рецепторний апарат людини; г) генетична програма; д) особливості розвитку нервової системи у філогенезі; є) особливості розвитку нервової системи в онтогенезі.

388. Який різновид природного добору був вирішальним для еволюції соціальної природи людини? а) рушійний; б) індивідуально-груповий; в) дизруптивний; г) стабілізувальний; д) статевий.

389. Біологічною основою багатостадійності трудових процесів є а) випереджальне відображення; б) рефлекторний характер; функціонування нервової системи; в) модульна організація діяльності нової кори головного мозку; г) наявність первинних, вторинних і третинних зон кіркового аналізу та синтезу; д) наявність аналітичної функції лобних часток; є) ієрархічна будова нервової системи.

390. Внаслідок яких особливостей нервової системи стало можливим виникнення уявлень про технологічну послідовність операцій при виготовленні знарядь предками людини? а) безумовно-рефлекторний характер функціонування нервової системи; б) умовно-рефлекторний характер; в) зворотна аферентація; г) поява перцептивної психіки; д) багатостадійність процесів обробки інформації від рецепторів.

391. Із якими властивостями психічного відображення найтіснішим чином пов'язана системність трудових процесів? а) безумовно-рефлекторний характер функціонування нервової системи; б) умовно-рефлекторний характер; в) зворотна аферентація; г) поява перцептивної психіки; д) багатостадійність процесів обробки інформації від рецепторів.

392. Як називається процес, що зумовлює входження індивіда в соціальне середовище? а) соціалізація; б) соціогенез; в) соціальна пам'ять; г) соціальне наслідування; д) етногенез.

393. Як називається процес розвитку суспільних відносин? а) соціалізація; б) соціогенез; в) соціальна пам'ять; г) соціальне наслідування; д) етногенез.

394. За рахунок яких процесів соціум може змінювати біологічну природу людини? а) розвиток медицини; б) війни; в) геноцид; г) расизм; д) шкідливий вплив промисловості на біосферу; е) соціум не може змінювати біологічну природу людини, тому що його впливи мають надбіологічний характер.

395. За допомогою яких даних можна реконструювати найбільш ранні етапи соціогенезу? а) усі палеонтологічні дані; б) усі археологічні дані; в) серологічні дані; г) дані про стадні взаємовідносини приматів; д) дані про поведінку вищих тварин у групі; е) деякі етнографічні дані; ж) дані, одержані методом молекулярної гібридизації ("молекулярний годинник"); з) письмові свідчення; і) літописні матеріали; к) іконографія.

396. Здатність до засвоєння складних систем комунікації а) зумовлюється генетично; б) зумовлюється винятково соціальними факторами; в) підлягала дії природного добору; г) не підлягала дії природного добору; г) розвивається в онтогенезі під впливом соціального оточення; д) не залежить від соціального оточення; ж) однаково розвинена у всіх тварин того чи іншого виду; з) однаково розвинена у всіх людей.

397. До невербальних способів комунікації належать: а) жести; б) міміка; в) хемокомунікація; г) ритуали; д) використання адапторів; е) виразна мова.

398. До вербальних способів комунікації належать: а) жести; б) міміка; в) хемокомунікація; г) ритуали; д) використання адапторів; е) виразна мова.

399. Відмінними особливостями невербальної комунікативної системи є: а) сигнальний характер; б) можливість передавати інформацію про минуле; в) можливість планувати майбутнє; г) переміщуваність; д) неможливість передавати інформацію.

400. Відмінними особливостями вербальної комунікативної системи є а) сигнальний характер; б) можливість передавати інформацію про минуле; в) можливість планувати майбутнє; г) переміщуваність; д) неможливість передавати інформацію.

401. В чому полягає еволюційне значення прогресивного розвитку комунікативних систем? а) видозмінюються безумовні рефлекси; б) змінюється інстинктивна поведінка; в) це явище характерне для усіх тварин і є універсальним; г) зростає узгодженість дій між особинами в

угрупованні; д) збільшується виживання групи; ж) зростає напруженість міжвидової боротьби за існування; з) зменшується напруженість міжвидової боротьби за існування; і) активується адаптаціогенез; к) активується видоутворення.

402. За допомогою яких систем комунікації можна передавати інтелектуальний багаж? а) невербальна; б) вербальна; в) хімічна; г) мімічна; д) мова жестів; е) ультразвукова; ж) сигнальна.

403. Мовна функція людини зумовлена: а) особливостями будови нижньої щелепи; б) особливостями будови верхньої щелепи; в) особливостями будови голосових зв'язок; г) особливостями будови гортані; д) особливостями діяльності нервової системи; е) соціальним середовищем.

404. Які гіпотези розглядаються відносно центрів походження людини? а) типологічна; б) популяційна; в) поліцентризму; г) моноцентризму; д) дицентризму; е) переривчастої рівноваги; ж) сальтаціонізму; з) катастрофізму; і) детермінізму.

405. Яка з гіпотез щодо центрів походження людини є найбільш поширеною в антропології? а) типологічна; б) популяційна; в) поліцентризму; г) моноцентризму; д) дицентризму; е) переривчастої рівноваги; ж) сальтаціонізму; з) катастрофізму; і) детермінізму.

406. Які центри походження людини розглядаються у гіпотезі вузького моноцентризму? а) Африка; б) Північна Африка; в) Східне Середземномор'я; г) Кавказ; д) Передня Азія; е) Середня Азія; ж) Південна Азія; з) Середній Схід; і) Сибір; к) Північна Америка; л) Південна Америка; м) Австралія.

407. Які центри походження людини розглядаються у гіпотезі широкого моноцентризму? а) Африка; б) Північна Африка; в) Східне Середземномор'я; г) Кавказ; д) Передня Азія; е) Середня Азія; ж) Південна Азія; з) Середній Схід; і) Сибір; к) Північна Америка; л) Південна Америка; м) Австралія.

408. Які центри походження людини розглядаються у гіпотезі дицентризму? а) Африка; б) Північна Африка; в) Східне Середземномор'я; г) Кавказ; д) Передня Азія; е) Середня Азія; ж) Південна Азія; з) Середній Схід; і) Сибір; к) Північна Америка; л) Південна Америка; м) Австралія.

409. Коли в Америці з'явилися перші люди й звідки вони прийшли?
а) 50 000 років тому, з Африки; б) 50 000 років тому, з Південно-Східної Азії; в) 40 000 років тому, з Південно-Східної Азії; г) 30 000 років тому, з Сибіру; д) 30 000 років тому, з Південно-Східної Азії; е) 40 000 років тому, з Африки; ж) сформувалися самостійно близько 30 000 років тому.

410. Коли в Австралії з'явилися перші люди й звідки вони прийшли?
а) 50 000 років тому, з Африки; б) 50 000 років тому, з Південно-Східної Азії; в) 40 000 років тому, з Південно-Східної Азії; г) 30 000 років тому, із Сибіру; д) 30 000 років тому, з Південно-Східної Азії; е) 40 000 років тому, з Африки; ж) сформувалися самостійно близько 40 000 років тому.

411. Твердження, що біологічною одиницею людства є раса, розглядається у межах гіпотези: а) типологічної; б) популяційної; в) етнографічної; г) моноцентризму; д) поліцентризму.

412. Твердження, що біологічною одиницею людства є популяція, розглядається у межах гіпотези а) типологічної; б) популяційної; в) етнографічної; г) моноцентризму; д) поліцентризму.

413. Сталість расових комплексів доводиться за допомогою даних: а) палеонтологічних; б) генетичних; в) ембріологічних; г) біохімічних; д) молекулярно-біологічних; е) раси не є сталими.

414. Коли сталося остаточне формування расових ознак в антропогенезі? а) за часів австралопітеків; б) за часів пітекантропів; в) за часів неандертальців; г) за часів кроманьйонців; д) расові ознаки у сучасних людей відсутні.

415. Які еволюційні процеси характерні для популяцій сучасного людства? а) мутаційний процес; б) ізоляція гамет; в) рушійний добір; г) стабілізувальний добір; д) дизруптивний добір; е) міжвидова пряма боротьба за існування; ж) міжвидова непряма боротьба за існування; з) соціальна ізоляція; і) географічна ізоляція; к) симпатричне видоутворення; л) алопатричне видоутворення; м) у популяціях сучасного людства біологічна еволюція повністю припинилася.

416. Які варіанти ізоляції не діють у популяціях сучасного людства? а) географічна; б) політичні кордони; в) тип шлюбних відносин; г) переважна форма господарювання; д) культурна диференціація;

є) етнічна своєрідність; ж) мовна своєрідність; з) психологічні відмінності; і) гаметична.

417. Прикладом дії якого різновиду природного добору є той факт, що зародки з мутаціями спонтанно абортуються? а) рушійний; б) стабілізувальний; в) дизруптивний; г) соціальний; д) статевий.

418. Прикладом дії якого різновиду природного добору є той факт, що новонароджені з масою, яка суттєво відрізняється від середньої, мають меншу життєздатність? а) рушійний; б) стабілізувальний; в) дизруптивний; г) соціальний; д) статевий.

419. Прикладом дії якого різновиду природного добору є той факт, що у популяціях сучасного людства зберігається адаптаційний поліморфізм? а) рушійний; б) стабілізувальний; в) дизруптивний; г) соціальний; д) статевий.

420. Прикладом дії якого різновиду природного добору є той факт, що в популяціях сучасного людства існують генетично різні форми? а) рушійний; б) стабілізувальний; в) дизруптивний; г) соціальний; д) статевий.

421. Прикладом дії якого різновиду природного добору є той факт, що в популяціях сучасного людства існує надзвичайна різноманітність параметрів, за якими добираються шлюбні пари? а) рушійний; б) стабілізувальний; в) дизруптивний; г) соціальний; д) статевий.

422. До якого різновиду адаптацій належить підвищена життєздатність людей із більшою кістково-м'язовою масою тіла? а) загальні; б) специфічні; в) внутрішньопопуляційні; г) міжпопуляційні; д) хромосомні; є) соматичні.

423. Корінне населення тропіків відзначається такими специфічними адаптаціями: а) загальний обмін речовин знижений; б) обмін ліпідів прискорений; в) синтез АТФ знижений; г) гемоглобін швидше переходить в оксигемоглобін; д) більші розміри легенів; є) менша маса тіла; ж) дієта переважно вуглеводна; з) у продуктах харчування переважає м'ясо; і) більша швидкість кровообігу.

424. Корінне населення Арктики відзначається такими специфічними адаптаціями: а) загальний обмін речовин знижений; б) обмін ліпідів прискорений; в) синтез АТФ знижений; г) гемоглобін швидше переходить в оксигемоглобін; д) більші розміри легенів; є) менша маса тіла; ж) дієта переважно вуглеводна; з) у продуктах харчування переважає м'ясо; і) більша швидкість кровообігу.

діть в оксигемоглобін; д) більші розміри легенів; є) менша маса тіла; ж) дієта переважно вуглеводна; з) у продуктах харчування переважає м'ясо; і) більша швидкість кровообігу.

425. Корінне населення високогір'я відзначається такими специфічними адаптаціями: а) загальний обмін речовин знижений; б) обмін ліпідів прискорений; в) синтез АТФ знижений; г) гемоглобін швидше переходить в оксигемоглобін; д) більші розміри легенів; є) менша маса тіла; ж) дієта переважно вуглеводна; з) у продуктах харчування переважає м'ясо; і) більша швидкість кровообігу.

426. Які соціальні фактори суттєво впливають на адаптаційні процеси? а) тип харчування; б) урбанізація; в) стреси; г) прогрес медицини; д) політичні кордони; є) тип шлюбних відносин; ж) мовна своєрідність; з) психологічні відмінності; і) гори; к) пустелі.

427. До якого різновиду прогресу належить еволюція людини? а) морфологічний; б) біотехнічний; в) обмежений біологічний; г) необмежений біологічний; д) груповий; є) рушійний.

428. Які типи поведінки становлять собою головні ознаки необмеженого біологічного прогресу в напрямку до розумної істоти? а) інстинкти; б) безумовні рефлекси; в) умовні рефлекси; г) елементарна розумова діяльність; д) територіальна; є) репродуктивна; ж) пошук їжі.

429. Які ознаки зародка людини свідчать про її подібність з тваринами? а) зяброві щілини; б) зябра; в) хрящовий скелет; г) кістковий скелет; д) поверхня головного мозку має звивини; є) поверхня головного мозку має борозни; ж) гладенька поверхня головного мозку.

430. Які ознаки зародка людини свідчать про її подібність із ссавцями? а) зяброві щілини; б) густий волосяний окрив на тілі 6-місячного плоду; в) кілька пар сосків; г) хрящовий скелет; д) зрілі еритроцити мають ядра; є) зуби недиференційовані.

431. До рудиментарних органів людини належать: а) зяброві щілини зародка; б) густий волосяний покрив на тілі 6-місячного плоду; в) куприкові хребці; г) підшкірні м'язи; д) зуби "мудрості"; є) багатососковість; ж) гладенька поверхня головного мозку; з) суцільний волосяний покрив дорослої людини; і) головний мозок, що має звивини й борозни; к) подібність геному з людиноподібними мавпами.

432. До атавістичних органів людини належать: а) зяброві щілини зародка; б) густий волосяний покрив на тілі 6-місячного плоду; в) куприкові хребці; г) підшкірні м'язи; д) зуби "мудрості"; е) багатососковість; ж) гладенька поверхня головного мозку; з) суцільний волосяний покрив дорослої людини; і) головний мозок, що має звивини й борозни; к) подібність геному з людиноподібними мавпами.

433. Які ознаки належать до норми людини? а) зяброві щілини зародка; б) густий волосяний покрив на тілі 6-місячного плоду; в) куприкові хребці; г) підшкірні м'язи; д) зуби "мудрості"; е) багатососковість; ж) гладенька поверхня головного мозку; з) суцільний волосяний покрив дорослої людини; і) головний мозок, що має звивини й борозни; к) подібність геному з людиноподібними мавпами.

434. Які ознаки людини становлять собою відхилення від норми? а) зяброві щілини зародка; б) густий волосяний покрив на тілі 6-місячного плоду; в) куприкові хребці; г) підшкірні м'язи; д) зуби "мудрості"; е) багатососковість; ж) гладенька поверхня головного мозку; з) суцільний волосяний покрив дорослої людини; і) головний мозок, що має звивини й борозни; к) подібність геному з людиноподібними мавпами.

435. Людина належить до ряду: а) хордові; б) ссавці; в) примати; г) комахоїдні; д) гомініди; е) широконосі мавпи; ж) вузьконосі мавпи; з) антропоморфні мавпи; і) понгіди; к) Номо; л) *Homo sapiens*.

436. Людина належить до секції: а) хордові; б) ссавці; в) примати; г) комахоїдні; д) гомініди; е) широконосі мавпи; ж) вузьконосі мавпи; з) антропоморфні мавпи; і) понгіди; к) Номо; л) *Homo sapiens*.

437. Людина належить до родини: а) хордові; б) ссавці; в) примати; г) комахоїдні; д) гомініди; е) широконосі мавпи; ж) вузьконосі мавпи; з) антропоморфні мавпи; і) понгіди; к) Номо; л) *Homo sapiens*.

438. Людина належить до роду: а) хордові; б) ссавці; в) примати; г) комахоїдні; д) гомініди; е) широконосі мавпи; ж) вузьконосі мавпи; з) антропоморфні мавпи; і) понгіди; к) Номо; л) *Homo sapiens*.

439. Людина належить до виду: а) хордові; б) ссавці; в) примати; г) комахоїдні; д) гомініди; е) широконосі мавпи; ж) вузьконосі мавпи; з) антропоморфні мавпи; і) понгіди; к) Номо; л) *Homo sapiens*.

440. Які геолого-кліматичні умови були характерними для першого етапу еволюції приматів? а) Північна Америка й Європа остаточно відокремилися одна від одної; б) відбулося загальне похолодання; в) Південна Америка перетворилася на острів поруч з Африкою; г) вимирання динозаврів; д) вимирання напівмавп; є) в Африці відбувся рифтовий розлам; ж) доісторичне море Тетіс перетворилося на Середземне, Чорне та Каспійське моря; з) збільшилася площа листопадних і хвойних лісів; і) з'явилися савани.

441. Які геолого-кліматичні умови були характерними для другого етапу еволюції приматів? а) Північна Америка й Європа остаточно відокремилися одна від одної; б) відбулося загальне похолодання; в) Південна Америка перетворилася на острів поруч з Африкою; г) вимирання динозаврів; д) вимирання напівмавп; є) в Африці відбувся рифтовий розлам; ж) доісторичне море Тетіс перетворилося на Середземне, Чорне та Каспійське моря; з) збільшилася площа листопадних і хвойних лісів; і) з'явилися савани.

442. Які геолого-кліматичні умови були характерними для третього етапу еволюції приматів? а) Північна Америка й Європа остаточно відокремилися одна від одної; б) відбулося загальне похолодання; в) Південна Америка перетворилася на острів поруч з Африкою; г) вимирання динозаврів; д) вимирання напівмавп; є) в Африці відбувся рифтовий розлам; ж) доісторичне море Тетіс перетворилося на Середземне, Чорне та Каспійське моря; з) збільшилася площа листопадних і хвойних лісів; і) з'явилися савани.

443. Система радіальних борозен і звивин вперше почала складатися у а) ссавців; б) комахоїдних ссавців; в) приматів; г) гомінідів; д) австралопітеків; є) людини.

444. Виберіть з наведених ознак ті, що були характерними для трибугорчастих ссавців наприкінці мезозойської ери: а) радіальні борозни та звивини у головному мозку; б) циркулярні борозни та звивини у головному мозку; в) гладенька поверхня головного мозку; г) зуби недиференційовані; д) зуби диференційовані на різці, ікла та кутні; є) наявність тільки первинних коркових полів; ж) є поля первинного й вторинного коркового аналізу; з) відсутність старої кори; і) відсутність давньої кори; к) відсутність нової кори.

445. Відокремлення перших приматів від групи комахоїдних ссавців сталося: а) наприкінці крейдяного періоду (100 млн. р. тому); б) на початку еоцену (55 млн. р. тому); в) у міоцені (22 млн. р. тому); г) у голоцені (10 млн. р. тому).

446. У який історичний проміжок часу гризуни витіснили приматів на дерева? а) наприкінці крейдяного періоду (100 млн. р. тому); б) на початку еоцену (55 млн. р. тому); в) у міоцені (22 млн. р. тому); г) у голоцені (10 млн. р. тому).

447. У який історичний проміжок часу з'явилася родина пліопітекових? а) наприкінці крейдяного періоду (100 млн. р. тому); б) на початку еоцену (55 млн. р. тому); в) у міоцені (22 млн. р. тому); г) у голоцені (10 млн. р. тому).

448. Які істоти були характерні для другого етапу еволюції приматів? а) проконсули; б) амфіпітеки; в) дріопітеки; г) адапіди; д) лемуроїди; є) пліопітеки; ж) дріопітеки; з) тарзіоїди; і) парапітеки; к) парантропи; л) австралопітеки; м) гігантопітеки; н) сивапітеки.

449. Які істоти були характерні для третього етапу еволюції приматів? а) проконсули; б) амфіпітеки; в) дендропітеки; г) адапіди; д) лемуроїди; є) пліопітеки; ж) дріопітеки; з) тарзіоїди; і) парапітеки; к) парантропи; л) австралопітеки; м) гігантопітеки; н) сивапітеки.

450. Перехрещення волокон зорового тракту на рівні гіпоталамуса проміжного мозку викликає такий ефект як: а) сулькація; б) гірифікація; в) енцефалізація; г) кортикалізація; д) поява стереоскопічного зору; є) редукція нюху; ж) поява кольорового зору; з) розвиток емоційної сфери; і) немає суттєвих наслідків.

451. Які особливості локомоції характерні лише для мавп? а) пронація; б) супінація; в) брахіація; г) біпедія; д) енцефалізація.

452. Як називається прогресивна еволюція головного мозку? а) церебралізація; б) гірифікація; в) сулькація; г) брахіація; д) пронація.

453. Які нові властивості інтеграції з'являються у мавп? а) енцефалізація; б) брахіація; в) об'ємно-просторово-оптичне сприйняття; г) емоційне сприйняття; д) концептуальне мислення; є) виготовлення знарядь праці.

454. Які аналізатори зазнали редукції у мавп? а) нюховий; б) слуховий; в) зоровий; г) тактильний; д) кінестетичний.
455. Розмноження у приматів: а) сезонне; б) поліциклічне; в) пов'язане із розвитком нової кори; г) пов'язане зі зміною дієти; д) може бути нестатевим; е) зумовлюється появою турботи про потомство.
456. У приматів зростання незалежності індивідуального розвитку від зовнішнього середовища належить до такого загальнобіологічного явища як: а) структурна церебралізація; б) сулькація; в) гірфікація; д) морфогенез; е) автономізація онтогенезу.
457. Внаслідок якого типу поведінки індивідуальні досягнення особи швидко розповсюджуються в угрупованнях приматів? а) навчання; б) наслідування; в) елементарна розумова діяльність; г) орієнтовно-дослідницька поведінка; д) емоційно-мотиваційна поведінка.
458. Які ознаки були характерними для адапідів? а) коротша мордочка; б) довгі нижні виступаючі зуби; в) переважно нічний спосіб життя; г) відсутність діастеми; д) малі щелепи; е) зуби недиференційовані; ж) на кінцівках – нігті; з) дещо збільшені розміри головного мозку.
459. Які ознаки були характерними для лемуруїдів? а) коротша мордочка; б) довгі нижні виступаючі зуби; в) переважно нічний спосіб життя; г) відсутність діастеми; д) малі щелепи; е) зуби недиференційовані; ж) на кінцівках – нігті; з) дещо збільшені розміри головного мозку.
460. Які ознаки були характерними для тарзіоїдів? а) коротша мордочка; б) довгі нижні виступаючі зуби; в) переважно нічний спосіб життя; г) відсутність діастеми; д) малі щелепи; е) зуби недиференційовані; ж) на кінцівках – нігті; з) дещо збільшені розміри головного мозку.
461. Який спосіб життя вели парапитеки? а) винятково деревний; б) наземний; в) деревний, але могли пересуватися й по землі; г) поодинокий; д) тільки парами.
462. Де і коли відбулося розділення приматів на широконосих і вузьконосих мавп? а) 20 – 23 млн. р. тому в Африці; б) 20 – 23 млн. р. тому в Азії; в) 30 – 35 млн. р. тому в Африці; г) 25 – 30 млн. р. тому в Азії; д) 20 – 30 млн. р. тому в Америці; е) 20 – 30 млн. р. тому в Австралії.

463. Коли почався третинний період кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

464. Коли почався палеоген третинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10-5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

465. Коли почався палеоцен третинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10-5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

466. Коли почався еоцен третинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

467. Коли почався олігоцен третинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

468. Коли почався неоген третинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

469. Коли почався міоцен третинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

470. Коли почався пліоцен третинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

471. Коли почався четвертинний період кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому;

г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

472. Коли почався плейстоцен четвертинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

473. Коли почався голоцен четвертинного періоду кайнозойської ери? а) близько 0,01 млн. р. тому; б) близько 2 млн. р. тому; в) близько 10 – 5 млн. р. тому; г) близько 22 млн. р. тому; д) близько 37 млн. р. тому; е) близько 55 млн. р. тому; ж) близько 65 млн. років тому.

474. У який історичний час жили пліопітекові примати? а) тільки олігоцен; б) тільки міоцен; в) тільки пліоцен; г) олігоцен і міоцен; д) міоцен і пліоцен.

475. Від якої групи викопних приматів походять проконсули? а) адапіди; б) лемуроїди; в) тарзіоїди; г) дріопітеки; д) дендропітеки; е) австралопітеки.

476. Яка епоха кайнозойської ери називається вілафранкським часом? а) початок еоцену; б) початок олігоцену; в) початок пліоцену; г) початок плейстоцену; д) початок голоцену.

477. Які викопні примати з'явилися в Африці, а до Європи та Азії прийшли під час пересихання моря Тетіс? а) пліопітеки; б) проконсули; в) амфіпітеки; г) дріопітеки; д) адапіди; е) австралопітеки.

478. Які викопні примати вважаються ймовірними предками людиноподібних мавп і людей? а) пліопітеки; б) проконсули; в) амфіпітеки; г) дріопітеки; д) адапіди; е) австралопітеки.

479. Виберіть ознаки характерні для понгідів: а) є голосовий м'яз гортані; б) інтермембранний індекс > 100 ; в) S-подібна форма хребта; г) сплюснена у сагітальному напрямі грудна клітка; д) 12 пар ребер; е) сильний зовнішній рельєф черепа; ж) поперековий вигин не визначений; з) широкий низький таз; і) слабо розвинений лицьовий відділ черепа; к) добре розвинений щелепний апарат; л) сплюснена стопа.

480. До якого типу навчання належить біпедія? а) безумовний рефлекс; б) умовний рефлекс; в) факультативне навчання; г) кінестетичне навчання; д) облігатне навчання; е) оперантне навчання.

481. Виберіть ознаки, характерні для людини: а) є голосовий м'яз гортані; б) інтермембранний індекс > 100 ; в) S-подібна форма хребта; г) сплющена у сагітальному напрямі грудна клітка; д) 12 пар ребер; е) відсутність діастеми; ж) поперековий вигин не визначений; з) широкий низький таз; і) слабо розвинений лицьовий відділ черепа; к) добре розвинений щелепний апарат; л) сплющена стопа.

482. Які морфологічні ознаки складають гомінідну триаду? а) прямоходіння; б) високорозвинена здатність до навчання; в) елементарна розумова діяльність; г) кисть, пристосована для тонких маніпуляцій; д) 12 пар ребер; е) розвинена свідомість; ж) абсолютно й відносно великий головний мозок; з) виразна мова; і) концептуальне мислення.

483. Коли розділилися напрями еволюційного розвитку людини та людиноподібних мавп? а) 55 млн. р. тому; б) 20 млн. р. тому; в) 10 млн. р. тому; г) 6 – 8 млн. р. тому; д) 100 – 150 тис. р. тому.

484. Коли розділилися напрями еволюційного розвитку людини та гібонів? а) 55 млн. р. тому; б) 20 млн. р. тому; в) 10 млн. р. тому; г) 6 – 8 млн. р. тому; д) 100 – 150 тис. р. тому.

485. Коли розділилися напрями еволюційного розвитку людини та понгідів? а) 55 млн. р. тому; б) 20 млн. р. тому; в) 10 млн. р. тому; г) 6 – 8 млн. р. тому; д) 100 – 150 тис. р. тому.

486. Яка група започаткувала еволюційний розвиток людської гілки приматів? а) пліопітеки; б) тарзіоїди; в) рамапітеки; г) неандертальці; д) кроманьйонці.

487. Якими ознаками рамапітеки відрізняються від класичних дріопітеків? а) обличчя більше; б) зубна дуга коротша; в) зменшилися різці; г) з'явилася діастема; д) з'явилася асиметрія півкуль головного мозку; е) сформувалося прямоходіння; ж) деякі групи могли виготовляти примітивні знаряддя; з) сформувалася виразна мова; і) сформувалася свідомість; к) характерна Олдувайська культура; л) розвиток протиставлення великого пальця руки.

488. З якою епохою кайнозойської ери пов'язане існування австралопітеків? а) третинний період; б) четвертинний період; в) палеоцен; г) міоцен; д) пліоцен; е) плейстоцен; ж) голоцен.

489. Коли жили австралопітеки? а) 100 млн. р. тому; б) 55 млн. р. тому; в) 22 млн. р. тому; г) 4 – 5 млн. р. тому; д) 250 – 500 тис. р. тому.

490. Який ареал займали австралопітеки? а) Південна Австралія; б) Північна Америка; в) Південна Африка; г) Східна Африка; д) Північна Африка; е) Південна Америка; ж) Північна Австралія.

491. Які геолого-кліматичні умови спонукали розвиток австралопітеків? а) зменшення площі хвойних лісів; б) надмірне розростання тропічних лісів; в) руйнування попередньої системи внутрішніх водних басейнів і становлення сучасної гідргеографічної системи; г) формування льодовиків на більшості території планети; д) утворення пустелі Калахарі; е) активна вулканічна діяльність у регіоні Великого рифтового розламу; ж) активація вулканічної діяльності на всій території Землі; з) розлам Лавразії та Гондвани на материка із сучасними обрисами; і) остаточне розділення Північної Америки та Європи.

492. Якими ознаками австралопітеки відрізняються від рамапітеків? а) обличчя більше; б) зубна дуга коротша; в) зменшилися різці; г) з'явилася діастема; д) з'явилася асиметрія півкуль головного мозку; е) біпедія; ж) деякі групи могли виготовляти примітивні знаряддя; з) сформувалася виразна мова; і) сформувалася свідомість; к) характерна Олдувайська культура; л) розвиток протиставлення великого пальця руки.

493. Які форми австралопітеків зберігали типово біологічний комплекс адаптацій до середовища? а) кеніапітек; б) гігантопітек; в) мешканці Південної Азії; г) мешканці Південної Африки; д) амфіпітек; е) дріопітек; ж) сивапітек; з) мешканці Австралії; і) мешканці Південної Америки; к) мешканці Північної Америки.

494. Які форми австралопітеків виживали завдяки використанню предметів та знарядь? а) кеніапітек; б) гігантопітек; в) мешканці Південної Азії; г) мешканці Південної Африки; д) амфіпітек; е) дріопітек; ж) сивапітек; з) мешканці Австралії; і) мешканці Південної Америки; к) мешканці північної Америки.

495. Які форми австралопітеків одночасно підлягали дії природного добору в ході антропогенезу? а) із суто біологічними адаптаціями; б) адаптаціями за допомогою використання предметів та знарядь праці; в) перехідні форми між а) і б); г) амфіпітеки; д) рамапітеки; е) проконсули; ж) кеніапітеки; з) пліопітеки.

496. За якими ознаками парантропи відрізнялися від класичних австралопітеків? а) зріст 105 – 110 см; б) об'єм головного мозку близько 500 см³; в) маса тіла близько 60 кг; г) рослиноїдність; д) усеїдність; е) виготовлення знарядь; ж) наявність виразної мови; з) наявність свідомості.

497. Які області головного мозку прогресивно розвивалися в австралопітеків? а) сенсорні відділи переднього мозку; б) асоціативні відділи переднього мозку; в) скронева частка; г) третинні поля неокортексу; д) фронтальні борозни та звивини; е) зона Верніке; ж) зона Брока.

498. Які області головного мозку австралопітеків зберігали понгідний характер? а) невеликі абсолютні розміри мозку; б) малі лобні частки, які щільно сполучались із скроневою областю; в) розвинена система звивин неокортексу; г) розвинені борозни неокортексу; д) відносно велика потилична область; е) велика нижньотім'яна область; ж) наявність первинних та вторинних полів коркового аналізу; з) наявність третинних полів коркового аналізу; і) відображення у сприйнятті причинно-наслідкових зв'язків.

499. Які психічні особливості австралопітеків мали велике значення для захисту від ворогів, полювання, систематичного використання природних предметів? а) здатність оцінити розмір предмета; б) здатність оцінити вагу предмета; в) здатність оцінити гостроту предмета; г) здатність оцінити зручність форми предмета; д) здатність оцінити увесь набір необхідних властивостей в одному предметі.

500. Які анатомічні зміни тазового поясу спричинили біпедію австралопітеків? а) S-подібний вигин хребта; б) формування склепіння стопи; в) формування протиставлення великого пальця стопи; г) розширення клубової кістки; д) ослаблення тазово-стегнових зчленувань; е) зміцнення крижово-клубових зчленувань; ж) розвиток рухомості кісток зап'ястків.

501. Які неприємні наслідки двоногій ходи ви знаєте? а) чутливість до запалень; б) радикуліт; в) сколіоз; г) лордоз; д) кіфоз; е) важкі пологи;

ж) неспроможність швидко бігати; з) неможливість швидко плавати;
і) неможливість літати.

502. Коли сформувалася біпедія австралопітеків? а) близько 10 млн. р. тому; б) близько 5-6 млн. р. тому; в) близько 3 млн. р. тому; г) близько 500 тис. р. тому; д) близько 200 тис. р. тому; е) близько 100 тис. р. тому.

503. Для яких приматів характерна материнська сім'я? а) лемури; б) гібони; в) гамадрили; г) капуцини; д) горили; е) шимпанзе.

504. Для яких приматів характерна сім'я з двома батьками? а) лемури; б) гібони; в) гамадрили; г) капуцини; д) горили; е) шимпанзе.

505. Для яких приматів характерне стадо з одним самцем, котрий вороже ставиться до інших самців? а) лемури; б) гібони; в) гамадрили; г) капуцини; д) горили; е) шимпанзе.

506. Для яких приматів характерне стадо з багатьма самцями та віковою ієрархією? а) лемури; б) гібони; в) гамадрили; г) капуцини; д) горили; е) шимпанзе.

507. Для яких приматів характерне стадо із системою гнучкої олігархії, явищами кодомінування та співробітництва? а) лемури; б) гібони; в) гамадрили; г) капуцини; д) горили; е) шимпанзе.

508. Угрупуванню яких приматів віддають перевагу при моделюванні ранніх етапів соціогенезу? а) лемури; б) гібони; в) гамадрили; г) капуцини; д) горили; е) шимпанзе.

509. Який спосіб життя був характерний для австралопітеків? а) постійні стоянки на узліссях; б) бродяче стадо; в) широке використання вогню; г) активне виготовлення знарядь праці всіма групами; д) виникнення магії; е) виникнення поховань.

510. Для якого часу характерна олдувайська культура? а) 5 – 6 млн. р. тому; б) 1,5 – 2 млн. р. тому; в) 500 – 600 тис. р. тому; г) 250 – 300 тис. р. тому; д) 150 – 200 тис. р. тому.

511. Для яких істот характерна олдувайська культура? а) дріопітеки; б) рамапітеки; в) австралопітеки; г) пітекантропи; д) неандертальці.

512. Яких гомінідів відносять до *Homo habilis*? а) зинджантропи; б) презинджантропи; в) Бойсів австралопітек; г) рамапітеки; д) паран-

д) парантропи; е) грацильні австралопітеки; ж) гейдельберзька людина; з) синантропи; і) пітекантропи; к) неандертальці.

513. До культури пре-ашель належать знаряддя австралопітеків, які знайдені на території: а) Південної Африки; б) Східної Африки; в) Європи; г) Середньої Азії; д) Австралії; е) Північної Америки; ж) Південної Америки; і) це культура не австралопітеків, а пітекантропів; к) це культура не австралопітеків, а неандертальців.

514. До олдувайської культури належать знаряддя австралопітеків, які знайдені на території: а) Південної Африки; б) Східної Африки; в) Європи; г) Середньої Азії; д) Австралії; е) Північної Америки; ж) Південної Америки; і) це культура не австралопітеків, а пітекантропів; к) це культура не австралопітеків, а неандертальців.

515. Яка археологічна культура є дуже подібна до олдувайської? а) шель; б) пре-ашель; в) ашель; г) мустье; д) мікролітична.

516. Які особливості будови головного мозку хабілісів мали специфічний характер? а) добре розвинена лобна область; б) добре розвинена потилична область; в) добре розвинена скронева область; г) добре розвинена верхньотім'яна область; д) добре розвинена постцентральна область; е) добре розвинені зони Верніке і Брока; ж) абстрактне мислення.

517. Які знаряддя виготовляли хабіліси? а) чопери; б) рубила; в) застосовували відбійник; г) застосовували техніку "м'якого удару" ; д) уніфаси; е) клівери; ж) сфероїди; з) поліедри; і) проколки; к) відщепи; л) мікроліти.

518. Яку технологію застосовували хабіліси при виготовленні знарядь? а) м'якого удару; б) за допомогою відбійника; в) за допомогою посередника; г) складні з мікролітів; д) не було певної технології.

519. Які анатомічні структури архантропів дозволяють відрізнити їх від сучасної людини? а) зріст 175 см; б) маса 73 кг; в) розвинені надбрівні валики; г) велика потилична частина голови; д) справжній підборідний виступ; е) череп масивний; ж) щелепи невеликі; з) чоло високе; і) череп звужений у скроневої частині; к) ніс плоский л) розмір головного мозку близько 1 600 см³; м) зберігається діастема.

520. Еволюція гомінідів спрямовувалася на: а) збільшення розмірів головного мозку; б) швидку реалізацію безумовних рефлексів; в) ускладнення безумов-

них рефлексів; г) утворення якісно нової системи зв'язків між окремими нейронами; д) утворення якісно нової системи зв'язків між окремими ланками головного мозку; є) розвиток м'язової системи; ж) розвиток брахіації; з) розвиток нюхового аналізатора.

521. Які анатомічні зміни будови головного архантропів вам відомі? а) збільшилися лобні частки; б) скронева й лобна частки щільно сполучаються між собою; в) між лобною та скроневою частками з'являється щілина; г) формується асиметрія півкуль; д) з'являється вже повністю сформована зона Брока; є) з'являються осередки інтенсивного росту зон первинного коркового аналізу; ж) з'являються осередки інтенсивного росту зон вторинного коркового аналізу; і) з'являються осередки інтенсивного росту зон третинного коркового аналізу; к) інтенсивно розвивається потилична область; л) інтенсивно розвивається нижньотім'яна область.

522. Які функції виконувала нижньотім'яна область у архантропів? а) зорова рецепція; б) слухова рецепція; в) тактильна рецепція; г) стереогноз; д) стереоскопічний зір; є) швидка реалізація складних безумовних рефлексів.

523. Від яких анатомічних структур одержує інформацію нижньотім'яна область головного мозку для подальшого аналізу? а) зорові рецептори; б) слухові рецептори; в) тактильні рецептори; г) гіпоталамус; д) таламус (зоровий бугор); є) гіпокамп; ж) має безпосередні контакти з аналізаторами.

524. Які філогенетично нові поля кори головного мозку вперше з'являються в архантропів? а) 9 і 10; б) 19 і 20; в) 29 і 30; г) 39 і 40; д) 49 і 50.

525. Які наслідки має поява в архантропів таких філогенетично нових полів неокортексу як 39 і 40? а) можуть краще здійснювати складні безумовні рефлекси; б) виявляються здатними до утворення нових умовних рефлексів; в) можуть узагальнювати інформацію відносно предмета праці та встановлювати його співвідношення із власним організмом; г) можуть подумки встановити зв'язки між різними предметами та явищами; д) виявляються здатними до реалізації соціальної поведінки; є) посилюють турботу про потомство.

526. Що ви знаєте про зону Верніке, яка почала формуватися в архантропів? а) розуміння мови; б) правильна артикуляція при мовленні;

в) розташована у скронево-лобній частині; г) розташована у скронево-тім'яній частині; д) дефект спричинює сенсорну афазію; є) дефект спричинює моторну афазію.

527. Що ви знаєте про зону Брока, яка почала формуватися в архантропів? а) розуміння мови; б) правильна артикуляція при мовленні; в) розташована у скронево-лобній частині; г) розташована у скронево-тім'яній частині; д) дефект спричинює сенсорну афазію; є) дефект спричинює моторну афазію.

528. Як змінилася тривалість життя архантропів? а) зменшилася до 15 років; б) зросла, але більше половини людей не доживало до 14 років; в) більшість населення жила до 11 років; г) більшість населення жила 20 років; д) майже половина населення доживала до 25 років.

529. В яких кліматичних умовах жили архантропи? а) у посушливих умовах; б) сприятливий температурний режим; в) достатня кількість водойм; г) населяли переважно ліси; д) оселялися біля води у саванах; є) жили у льодовиковий період.

530. На яких тварин полювали архантропи? а) тільки на дрібних; б) індивідуальне полювання на велику здобич; в) колективне полювання на великих тварин; г) були тільки стервоїдними; д) кількість видів – об'єктів полювання сягала 70; є) не більше ніж на 20 видів.

531. Які групи архантропів досить регулярно використовували вогонь? а) усі; б) кеніапитеки; в) пітекантропи; г) синантропи; д) гейдельберзька людина; є) атлантропи.

532. Який різновид культури архантропів є більш раннім? а) культура чоперів; б) шель; в) ашель; г) мустьє; д) галькова культура.

533. Які знаряддя характерні для археологічної культури "шель"? а) чопери; б) ударники; в) рубила; г) мале число сколів; д) велике число сколів; є) застосовували техніку "м'якого удару"; ж) застосовували кам'яний молот; з) застосовували кам'яне ковадло; і) відщепи; к) мікроліти; л) використовували посередник – відбійник.

534. Із розвитком яких аналізаторів у архантропів головним чином пов'язана трудова діяльність? а) слухової рецепції; б) рецепції руки; в) рецепції лобної області; г) рецепції скроневої області; д) рецепції потиличної області.

535. Який матеріал архантропи використовували для виготовлення рубил? а) кварц; б) сланець; в) дрібнозернисті гірські породи; г) уламки лави; д) кварцит; е) жорсткі гірські породи.

536. Який матеріал архантропи використовували для виготовлення відщепів? а) кварц; б) сланець; в) дрібнозернисті гірські породи; г) уламки лави; д) кварцит; е) жорсткі гірські породи.

537. Які знаряддя характерні для археологічної культури "ашель"? а) чопери; б) ударники; в) рубила; г) мале число сколів; д) велике число сколів; е) застосовували техніку "м'якого удару"; ж) застосовували кам'яний молот; з) застосовували кам'яне ковадло; і) відщепи; к) мікроліти; л) використовували відбійник.

538. Які особливості нервово-психічних процесів архантропів, пов'язані з розвитком трудової діяльності, вам відомі? а) увага концентрується на тому, що міститься в руці; б) увага концентрується на предметі праці; в) розвиток вищого кіркового гальмування; г) розвиток вищої кіркової активності; д) інтенсивний розвиток усієї кіркової поверхні лобних часток; е) інтенсивний ріст бічних країв лобних часток ж) розвивається поле 45 (поперед зони Брока); з) розвивається поле 44 (межує із зоною Верніке); і) розвивається поле 39; к) розвивається поле 40; л) формування зворотної аферентації від зорового аналізатора; м) формування зворотної аферентації від слухового аналізатора; н) формування ефекту випереджального відображення; о) осередок інтенсивного росту скроневої області; п) осередок інтенсивного росту потиличної області.

539. Виготовлення знарядь археологічної культури "ашель" характеризувалося а) відсутністю технології; б) індивідуальністю в обробці каменю; в) наявності певної технологічної послідовності дій; г) менше число сколів; д) більше число сколів.

540. Які особливості будови відрізняли палеоантропів від людей сучасного фізичного типу? а) кістки черепа тонші; б) кістки черепа товщі; в) скелет легший; г) статура сильніша; д) лоб високий; е) надбрівний валик відсутній; ж) є справжнє підборіддя; з) расові ознаки не виражені; і) об'єм головного мозку близько $1\ 600\ \text{см}^3$; к) велика мінливість розмірів лобних часток; л) велика мінливість розмірів потиличних час-

ток; м) велика мінливість розмірів мозочка; н) у нервовій системі процеси гальмування переважають над процесами збудження.

541. Яку групу неандертальців можна виключити з еволюційної лінії, що веде до людини розумної? а) ніяку, всі неандертальці так чи інакше започаткували кроманьйонців; б) східноафриканську гілку; в) середньоазійську; г) західноєвропейську.

542. В якому регіоні Землі, скоріш за все, завершилася сапієнтація? а) Далекий Схід; б) Близький Схід; в) Африка; г) Європа; д) Сибір; е) Північна Америка; ж) Південна Америка; з) Австралія.

543. Який тип археологічної культури характерний для неандертальців? а) галькова; б) мустьє; в) ашель; г) шель; д) мікролітична; е) бойових сокир; ж) катакомбна.

544. Які групи людей вперше почали заселяти ліси й пустелі? а) австралопітеки; б) архантропи; в) палеоантропи; г) кроманьйонці; д) алельні.

545. Для якої археологічної культури характерні знаряддя типу лева-луа та ножових пластин? а) галькова; б) мустьє; в) ашель; г) шель; д) мікролітична; е) бойових сокир; ж) катакомбна.

546. Який тип археологічної культури можна назвати ерою спеціалізованих знарядь? а) галькова; б) мустьє; в) ашель; г) шель; д) мікролітична; е) бойових сокир; ж) катакомбна.

547. Якими ознаками характеризувався прогресивний розвиток техніки мустьє? а) зменшення числа сколів; б) збільшення числа сколів; в) менше число знарядь, регіональна спеціалізація; г) зростання різноманітності знарядь; д) основний прийом обробітку каменю – шліфування; е) виготовлення знарядь із декількох складових компонентів.

548. Для якої археологічної культури характерні такі знаряддя як гостроконечники та скребла? а) галькова; б) мустьє; в) ашель; г) шель; д) мікролітична; е) бойових сокир; ж) катакомбна.

549. Які нейропсихічні ознаки палеоантропів формувалися у зв'язку з трудовими процесами? а) розвиток лобних часток досяг майже однаково високого рівня у всіх груп неандертальців; б) з'являються зони вто-

ринного кіркового аналізу; в) перебудовуються зони вторинного кіркового аналізу; г) з'являються поля третинного кіркового аналізу; д) розвиваються задні кіркові поля 37 і 39; е) розвиваються передні кіркові поля 44 і 45; ж) формується центральна борозна; з) з'являється асиметрія півкуль.

550. Яку область кори займає поле 37, що відповідає за координацію імпульсів від слухового та зорового аналізаторів? а) лобна; б) скронева; в) тім'яна; г) потилична; д) скронево-тім'яно-потилична; е) лобно-скронево-потилична; ж) скронево-тім'яна; з) лобно-тім'яно-скронева.

551. За допомогою якого кіркового поля у палеоантропів здійснювалися функції збереження в пам'яті серій слів і фраз? а) поле 44; б) 45; в) 17; г) 41; д) 42; е) 39; ж) 37; з) 22.

552. За допомогою якого кіркового поля у палеоантропів здійснювалися функції просторової координації процесів при орієнтації на місцевості? а) поле 44; б) 45; в) 17; г) 41; д) 42; е) 39; ж) 37; з) 22.

553. У якої предкової групи людей вперше з'являються знаряддя для ураження віддаленої цілі (спис)? а) австралопітеки; б) хабіліси; в) пітекантропи; г) синантропи; д) атлантропи; е) неандертальці; ж) кроманьйонці.

554. Які ознаки повинні були сформуватися у неандертальців для того, щоб вони змогли винайти спис та опанувати можливі галузі його використання? а) стереоскопічний зір; б) прямоходіння; в) добре врівноважене стояння на двох ногах; г) виразна мова; д) ієрархічність; е) складні безумовні рефлексивні; ж) добре розвинена система умовних рефлексів; з) збалансованість тіла під час кидання; і) міцна статура; к) розрахунок сили кидання на певну відстань; л) сильний кидок; м) розвинена здатність руки до кидання предметів; н) розвинена здатність руки до утримання предметів.

555. У якої предкової групи людей вперше з'являються знаряддя типу *бола*? а) австралопітеки; б) хабіліси; в) пітекантропи; г) синантропи; д) атлантропи; е) неандертальці; ж) кроманьйонці.

556. У якої предкової групи людей вперше з'являються ознаки регіональної спеціалізації знарядь праці? а) австралопітеки; б) хабіліси;

в) пітекантропи; г) синантропи; д) атлантропи; е) неандертальці; ж) кроманьйонці.

557. У якої предкової групи людей вперше з'являються уявлення про існування паралельних світів? а) австралопітеки; б) хабіліси; в) пітекантропи; г) синантропи; д) атлантропи; е) неандертальці; ж) кроманьйонці.

558. У якої предкової групи людей вперше з'являються уявлення про існування потойбічного життя? а) австралопітеки; б) хабіліси; в) пітекантропи; г) синантропи; д) атлантропи; е) неандертальці; ж) кроманьйонці.

559. У якої предкової групи людей вперше з'являється магія? а) австралопітеки; б) хабіліси; в) пітекантропи; г) синантропи; д) атлантропи; е) неандертальці; ж) кроманьйонці.

560. У якої предкової групи людей вперше з'являються естетичні уявлення? а) австралопітеки; б) хабіліси; в) пітекантропи; г) синантропи; д) атлантропи; е) неандертальці; ж) кроманьйонці.

561. Які функції виконувала магія як адаптація? а) розвивалася свідомість; б) розвивалися уявлення про реальні причинно-наслідкові зв'язки; в) стабілізувався психічний стан; г) здійснювалося навчання; д) послаблювалися соціальні зв'язки; е) посилювалася залежність від інших членів угруповання; ж) розвивалася трудова діяльність; з) розвивалася мовна функція; і) зменшувалося значення виразної мови як комунікативної системи; к) зростала небезпека, пов'язана з померлими людьми; л) гальмувався розвиток медицини.

562. З якими явищами у діяльності людей пов'язане виникнення магії? а) повна залежність тих чи інших видів діяльності від людини; б) види діяльності, результати яких опосередковані грою випадку; в) будь-яка діяльність прадавніх людей; г) тільки полювання; д) тільки виготовлення знарядь; е) тільки діяльність, спрямована на підтримку здоров'я.

563. Віра в дієвість магічних ритуалів зумовлена наявністю а) розвиненого інтелекту; б) примітивної свідомості; в) упорядкованого життя; г) безпечного життя; д) суспільної захищеності людей; е) негараздів у індивідуальному та громадському житті; ж) безумовних

рефлексів; з) емоційного регулювання поведінки; і) еустресів; к) дистресів; л) сенсорної психіки; м) перцептивної психіки.

564. Які явища суспільної свідомості стають характерними для неандертальців? а) емоційний резонанс; б) законодавчі норми; в) мораль; г) рефлекс економії сил; д) орієнтовно-дослідницька діяльність; е) рефлекс превентивної озброєності; ж) ієрархія; з) піклування про непрацездатних; і) турбота про потомство; к) формування соціального інституту суспільної пам'яті (Учитель) .

565. Які звуки не могли вимовляти неандертальці? а) голосні – а, у, е, и; б) голосні – а, у, і, о; в) голосні – у, і, о, є, е; г) приголосні – п, г, к, л; д) приголосні – к, х, г, р, ц; е) приголосні – г, к .

566. Які звуки переважали у мовленні неандертальців? а) и, е, ie, ia; б) у, ya, iу, ia; в) у, о, а, ia, io; г) ау, іа, іа, уа, уо; д) іо, іе, у, о, а.

567. Які групи муст'єрців мали найдосконалішу анатомічну будову глотки і могли користуватися найбільшим діапазоном звуків при мовленні? а) західноєвропейські; б) східноафриканські; в) північноафриканські; г) близькосхідні; д) далекосхідні.

568. Коли з'явилися кроманьйонці? а) 200 тис. р. тому; б) 100 – 50 тис. р. тому; в) 40 тис. р. тому; г) нижній палеоліт; д) середній палеоліт; е) верхній палеоліт.

569. На який час припадає розквіт кроманьйонців? а) 200 тис. р. тому; б) 100 – 50 тис. р. тому; в) 40 тис. р. тому; г) нижній палеоліт; д) середній палеоліт; е) верхній палеоліт.

570. Яким було середовище існування кроманьйонців? а) сприятливе для життя з наступною аридизацією клімату; б) посушливі умови з переважанням пустель на території Землі; в) надмірна вологість, багато багновищ; г) льодовики; д) серед БГЦ того часу переважали тропічні ліси.

571. Які ознаки були характерними для морфологічного вигляду кроманьйонців? а) кремезна статура; б) товсті кістки скелета та черепа; в) розвинені надбрівні валики; г) справжнє підборіддя; д) зріст 150 – 160 см; е) об'єм головного мозку 1 600 см³; ж) розвинена потилична частина черепа.

572. Яка частина головного мозку неоантропів зменшується порівняно з палеоантропами? а) тім'яно-скронева; б) верхньотім'яна; в) потилична;

г) скронево-потилична; д) префронтальна передньолобна; є) немає такої частини, усі складові головного мозку неоантропів збільшуються в розмірах, але різними темпами.

573. Яка частина головного мозку неоантропів стає головним осередком інтенсивного росту? а) тім'яно-скронева; б) верхньотім'яна; в) потилична; г) скронево-потилична; д) префронтальна передньолобна; є) немає такої частини, усі складові головного мозку неоантропів збільшуються в розмірах, але різними темпами.

574. Яка частина головного мозку неоантропів розвивалася найбільш інтенсивно тому, що відповідає за найвище інтегровані форми цілеспрямованої діяльності? а) тім'яно-скронева; б) верхньотім'яна; в) потилична; г) скронево-потилична; д) префронтальна передньолобна; є) немає такої частини, усі складові головного мозку неоантропів збільшуються в розмірах, але різними темпами.

575. За рахунок яких анатомічних змін в антропогенезі поверхня півкуль неоантропів піднімається й розширюється? а) розвиток сірої речовини півкуль; б) розвиток ядерної речовини півкуль; в) розвиток сірої речовини проміжного мозку; г) розростання білої речовини; д) розвиток аналізаторів.

576. Які зміни у співвідношенні борозен кори головного мозку сталися в архантропів? а) з'являються первинні борозни; б) поглиблюються первинні борозни; в) з'являються вторинні борозни; г) поглиблюються вторинні борозни; д) з'являються третинні борозни; є) поглиблюються третинні борозни; ж) для неоантропів подібні зміни не характерні, оскільки усі процеси в головному мозку, пов'язані з борознами, закінчилися за часів палеоантропів.

577. Які загальні зміни в будові кори головного мозку відбувалися протягом антропогенезу? а) зменшення темпів росту зон, пов'язаних із чуттєвим сприйняттям; б) зростання темпів росту зон, пов'язаних із чуттєвим сприйняттям; в) рівномірний розвиток усіх зон неокортексу; г) активний ріст зон, пов'язаних із складними формами поведінки; д) активний ріст зон, які зумовлюють швидку реалізацію інстинктивних форм поведінки; є) активний ріст зон, пов'язаних із наслідувальною поведінкою.

578. Яку особливість трудової діяльності кроманьйонців вважають головною? а) застосування техніки м'якого удару; б) використання кам'яних молота й ковадла; в) використання кістки; г) двобічна ретуш; д) спеціальне виготовлення засобів праці; е) виготовлення знарядь типу левалуа; ж) виготовлення мікролітів.

579. Що вважають головним технічним досягненням кроманьйонської культури? а) застосування техніки м'якого удару; б) використання кам'яних молота й ковадла; в) використання кістки; г) двобічна ретуш; д) оволодіння прийомами роботи з посередником; е) виготовлення знарядь типу левалуа; ж) виготовлення мікролітів.

580. Які засоби праці спеціально виготовляли та використовували в ролі посередника кроманьйонці? а) рубила; б) ударники; в) знаряддя типу левалуа; г) різці; д) відбійники; е) чопери; ж) скребла; з) ретушери; і) відщепи; к) мікроліти.

581. При роботі з якими знаряддями функціональна складність трудових прийомів була найвища? а) з ударниками; б) з рубилами; в) з відбійниками; г) з левалуа; д) з відщепами; е) з мікролітами.

582. За яких умов роботи необхідна велика підготовча діяльність, але сам процес виготовлення знарядь надзвичайно спрощується? а) робота з ударниками; б) робота з рубилами; в) робота з відбійникам; г) робота з левалуа; д) робота з відщепами; е) робота з мікролітами.

583. У яких предкових форм людини вторинна обробка знарядь набувала протилежного значення: ретуш повинна не загострити, а затупити лезо? а) австралопітеки; б) пітекантропи; в) синантропи; г) хабіліси; д) неандертальці; е) кроманьйонці.

584. У яких предкових форм людини трудова діяльність була пов'язана з надзвичайною економією матеріалу? а) австралопітеки; б) пітекантропи; в) синантропи; г) хабіліси; д) неандертальці; е) кроманьйонці.

585. Які різновиди ретуші з'являються у неоантропів? а) ударна; б) однібічна; в) двобічна; г) контрударна; д) симетрична; е) точкова; ж) віджимна; з) загострювальна; і) затуплювальна.

586. Які знаряддя слугували кроманьйонцям складовою частиною при виготовленні серпів і пилок? а) рубила; б) ударники; в) знаряддя типу

левалуа; г) різці; д) відбійники; е) чопери; ж) скребла; з) ретушери; і) відщепи; к) мікроліти.

587. Про здійснення переходу від аналітичного до синтетичного мислення в антропогенезі свідчить поява таких знарядь як: а) рубила; б) ударники; в) знаряддя типу левалуа; г) різці; д) відбійники; е) чопери; ж) скребла; з) ретушери; і) відщепи; к) мікроліти; л) серпи; м) пилки.

588. Які нові прийоми роботи з кісткою з'являються у неоантропів? а) пиляння; б) свердління; в) шліфування; г) розщеплення; д) загострення; е) затуплення; ж) склеювання.

589. Які предкові форми людей вперше звернули увагу на можливість використання для виготовлення знарядь таких дрібнозернистих порід як халцедон, агат, кременистий вапняк? а) австралопітеки; б) пітекантропи; в) синантропи; г) хабіліси; д) неандертальці; е) кроманьйонці.

590. Які предкові форми людей першими застосували знаряддя не тільки як інвентар, а й як зброю? а) австралопітеки б) пітекантропи; в) синантропи; г) хабіліси; д) неандертальці; е) кроманьйонці.

591. У межах якої предкової групи людей почали складатися етнічні та расові особливості? а) австралопітеки; б) пітекантропи; в) синантропи; г) хабіліси; д) неандертальці; е) кроманьйонці.

592. Які психологічні стани викривляють сприйняття за рахунок того, що людина перебуває у схвильованому стані? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) специфіка психічних процесів кожної людини; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; е) упередженість людини; ж) психологічна мотивація; з) особливості формування пам'яті.

593. Яке психологічне явище є причиною того, що розповідь про певні події стає все менш адекватною після того, як минув деякий час після них? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) специфіка психічних процесів кожної людини; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; е) упередженість людини; ж) психологічна мотивація; з) особливості формування пам'яті.

594. В чому полягає причина того, що однакові сигнали інтерпретуються аналізаторами людини по-різному залежно від конкретних обставин? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) специфіка психічних процесів кожної людини; г) асоціації; д) напруженість уваги

та очікування; є) упередженість людини; ж) психологічна мотивація; з) особливості формування пам'яті.

595. Які психологічні явища спричинюють той факт, що людина встановлює хибні зв'язки між подіями? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) специфіка психічних процесів кожної людини; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; є) упередженість людини; ж) психологічна мотивація; з) особливості формування пам'яті.

596. На якій стадії сну можуть виникати гіпнагогічні явища? а) розслаблене неспання; б) дрімота; в) сон середньої глибини; г) глибокий сон; д) швидкий сон; є) повільний сон.

597. У якій частині головного мозку людини формуються ілюзорні переживання внаслідок емоційного напруження при сенсорній депривації? а) права півкуля; б) ліва півкуля; в) потилична частина; г) лобна частина; д) проміжний мозок.

598. Які психологічні процеси порушують нормальне сприйняття внаслідок втоми аналізаторів? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) специфіка психічних процесів кожної людини; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; є) упередженість людини; ж) психологічна мотивація; з) особливості формування пам'яті.

599. Які психологічні процеси іноді примушують людину свідомо вигадувати власну версію перебігу тих чи інших подій? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) специфіка психічних процесів кожної людини; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; є) упередженість людини; ж) психологічна мотивація; з) особливості формування пам'яті.

600. Які прийоми використовуються для зміни стану свідомості людини? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) наркотики; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; є) піст; ж) сенсорна депривація; з) психічні автоматизми; і) специфіка психічних процесів кожної людини; к) упередженість людини; л) психологічна мотивація; м) особливості формування пам'яті; н) гіпнагогічні стани; о) музичні ритми.

601. Чому вживання певних наркотичних речовин може викликати різні фантастичні відіння, відчуття польоту, порушення сприйняття простору та часу? а) розширення свідомості до здатності уловлювати

всесвітні закони; б) розширення підсвідомості до здатності уловлювати всесвітні закони; в) вивільнення справжніх можливостей свідомості; г) вихід за межі "рутинного" світосприйняття; д) наближення до справжньої світової істини; є) можливість ознайомитися з волею Бога; ж) заміна природних медіаторів штучними й викривлення системи зв'язків між нейронами неокортексу; з) викривлення ЕЕГ; і) нормалізація діяльності проміжного мозку; к) нормалізація функціонування середнього та довгастого мозку.

602. Які зовнішні подразники змінюють свідомість людини за рахунок нестачі інформаційного навантаження на відповідні рецептори? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) наркотики; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; є) піст; ж) сенсорна депривація; з) психічні автоматизми; і) специфіка психічних процесів кожної людини; к) упередженість людини; л) психологічна мотивація; м) особливості формування пам'яті; н) гіпнагогічні стани; о) музичні ритми.

603. Які групи людей найбільше підвладні галюцинаціям? а) люди з містично орієнтованим світоглядом; б) водії; в) лікарі; г) слідчі; д) пустельники; є) монахи; ж) працівники фотолабораторій; з) науковці; і) спелеологи; к) психологи; л) робітники на заводах; м) юристи; н) адміністратори.

604. До якої групи психологічних явищ або спрямованого впливу факторів середовища належить викривлення свідомості через виникнення "в голові" голосів, що наказують виконувати певні вчинки? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) наркотики; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; є) піст; ж) сенсорна депривація; з) психічні автоматизми; і) специфіка психічних процесів кожної людини; к) упередженість людини; л) психологічна мотивація; м) особливості формування пам'яті; н) гіпнагогічні стани; о) музичні ритми.

605. До якої групи психологічних явищ можна віднести розщеплення системи усвідомлення актуального "Я" на декілька підсистем, унаслідок чого людина починає чути "в голові" певні голоси? а) помилки органів чуття; б) емоції; в) наркотики; г) асоціації; д) напруженість уваги та очікування; є) піст; ж) сенсорна депривація; з) психічні автоматизми; і) специфіка психічних процесів кожної людини; к) упередженість людини; л) психологічна мотивація; м) особливості формування пам'яті; н) гіпнагогічні стани; о) музичні ритми.

606. Для яких ситуацій характерне виникнення гіпнагогічних станів і галюцинацій? а) глибокий сон; б) радість; в) тривожність; г) тривале неспання; д) активна діяльність; е) молитви протягом ночі; ж) молитви; з) ритуали; і) віра в Бога; к) віра в магію; л) виконання професійних обов'язків; м) еустрес.

607. За рахунок яких процесів музичні ритми можуть змінювати свідомість людини та які це має наслідки? а) спонтанно з'являються нетипові мутації в нейронах; б) спонтанно з'являються нетипові мутації в клітинах глії; в) викривляються синаптичні зв'язки; г) змінюється ритміка ЕЕГ і виділяються ендогенні опіати д) змінюється гормональний статус організму; е) змінюється загальний метаболізм організму; ж) зростає здатність до усвідомленої оцінки ситуації; з) зростає навіюваність.

608. На якій стадії сну усвідомлення "я один" активізує протилежне "тут є ще хтось"? а) розслаблене неспання; б) зрівняльна; в) сон середньої глибини; г) глибокий сон; д) швидкий сон; е) повільний сон; ж) ультрапарадоксальна; з) парадоксальна.

609. Унаслідок змінених станів свідомості: а) розширюються адаптивні можливості організму; б) звужується арсенал пристосувальних реакцій; в) активуються психічні процеси; г) гальмуються психічні процеси; д) розкриваються додаткові можливості для свідомості; е) розкриваються додаткові можливості для підсвідомості; ж) виробляються адекватні реакції поведінки; з) формуються індивідуальні риси особистості.

610. При істерії: а) активуються кіркові механізми регуляції поведінки; б) активуються підкіркові механізми регуляції поведінки; в) домінантні варіанти поведінки контролюються неокортексом; г) поведінка починає регулюватися на рівні проміжного та середнього мозку; д) гальмується свідомість; е) гальмується підсвідомість; ж) поведінка стає адекватною; з) зникає багато соматичних захворювань; і) розвиваються симптоми уявних соматичних захворювань.

611. Які типи поведінки найбільш характерні для істероїдів? а) плідна творчість; б) висока можливість виробляти гнучкі форми поведінки; в) низька навіюваність; г) мала конформність; д) наслідування; е) елементарна розумова діяльність; ж) добре розвинена уважність;

з) низький інтелект; і) низька активність підсвідомості; к) відсутність просторово-часових меж.

612. Із якими структурами головного мозку анатомічно пов'язана віра в магію? а) рептильний комплекс; б) неокортекс; в) поясна звивина; г) потилична частка; д) скронева частка; е) гіпокамп; ж) мигдалина; з) гіпоталамус; і) середній мозок; к) зона Верніке; л) зона Брока; м) лобна частка; н) тім'яна частка; о) нижньотім'яна область; п) тім'яно-потилична область.

613. Із якими структурами головного мозку анатомічно пов'язані емоційний та релігійний аспекти нашого життя? а) рептильний комплекс; б) неокортекс; в) поясна звивина; г) потилична частка; д) скронева частка; е) гіпокамп; ж) мигдалина; з) гіпоталамус; і) середній мозок; к) зона Верніке; л) зона Брока; м) лобна частка; н) тім'яна частка; о) нижньотім'яна область; п) тім'яно-потилична область.

614. До якого з принципів самоорганізації матерії належить твердження, що жодна біологічна структура не розвивається незалежно від інших? а) доцільність; б) ієрархічність; в) адаптивність; г) системність; д) біфуркація.

615. Якими адаптаціями переважно забезпечується виживання на ранніх етапах еволюції тваринного світу? а) фізіологічними; б) прогресивною будовою нервової системи; в) поведінковими; г) морфологічними; д) соціальними; е) комунікативними; ж) біосоціальними.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Алексеев В. П.* Человек. Эволюция и таксономия (некоторые теоретические вопросы). – М. : Наука, 1985. – 312 с.
2. *Батраченко І. Г.* Психологія розвитку антиципації людини. – Дн-ськ: вид-во ДДУ, 1996. – 204 с.
3. *Батуев А. С.* Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга. – Л. : ЛГУ, 1973. – 126 с.
4. *Бердников В. А.* Основные факторы макроэволюции. – Новосибирск : Наука, 1989. – 184 с.
5. *Бернал Дж.* Возникновение жизни. – М. : Мир, 1969. – 392 с.
6. *Бианки В. Л.* Эволюция парной функции мозговых полушарий. – Л. : ЛГУ, 1967. – 164 с.
7. *Будыко М. И.* Эволюция биосферы. – Л. : Гидрометеиздат, 1984. – 488 с.
8. *Василькова В. В.* Порядок и хаос в развитии социальных систем. Синергетика и теория социальной самоорганизации. – СПб : Питер, 1999. – 349 с.
9. *Величко И. М.* Когда и как возникли растения. – К. : Наукова думка, 1989. – 160 с.
10. *Воронин Л. Г.* Эволюция высшей нервной деятельности. – М. : МГУ, 1977. – 104 с.
11. *Гачок В. П.* Странные аттракторы в биосистемах. – К. : Наукова думка, 1989. – 240 с.
12. *Георгиевский А. Б., Попов Е. Б.* "Белые пятна" эволюции. – М. : Просвещение, 1987. – 96 с.
13. *Грант В.* Эволюционный процесс. – М. : Мир, 1991. – 488 с.
14. *Дубинин Н. П.* Что такое человек. – М. : Мысль, 1983. – 334 с.
15. *Евдокимов Ю. И.* Философские проблемы теории антропосоциогенеза. – М.–Л. : Наука, 1981. – 164 с.
16. *Иди М.* Недостающее звено. – М. : Мир, 1978. – 182 с.
17. *История жизни на Земле.* – М. : Астрель, 2004. – 511 с.
18. *Ичас М.* О природе живого: механизмы и смысл. – М. : Мир, 1994. – 496 с.
19. *Карамян А. И.* Функциональная эволюция мозга позвоночных. – Л. : ЛГУ, 1970. – 296 с.
20. *Кейлоу П.* Принципы эволюции. – М. : Мир, 1986. – 245 с.

21. *Кимура М.* Молекулярная эволюция: теория нейтральности. – М. : Мир, 1985. – 188 с.
22. *Констебл Дж.* Неандертальцы. – М. : Мир, 1978. – 208 с.
23. *Кордюм В. А.* Эволюция и биосфера. – К. : Наукова думка, 1982. – 264 с.
24. *Корогодин В. И.* Информация и феномен жизни. – Пущино, 1991. – 201 с.
25. *Кочеткова В. И.* Палеоневрология. – М. : МГУ, 1973. – 243 с.
26. *Крушинский Л. В.* Биологические основы рассудочной деятельности. – М. : Наука, 1977. – 334 с.
27. *Кэндел Э. Р.* Клеточные основы поведения. – М. : Мир, 1980. – 328 с.
28. *Мажуга П. М., Хрисанфова Е. Н.* От вероятного к очевидному. – К. : Молодь, 1989. – 168 с.
29. *Мак-Фарленд Д.* Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. – М. : Мир, 1988. – 482 с.
30. *Моисеев Н. Н.* Алгоритмы развития. – М. : Наука, 1987. – 304 с.
31. *Мостяев О.* Світ як затриманий розпад: роздуми щодо еволюції відкритих систем. – К. : МП Леся, 2004. – 346 с.
32. *Мухин Л. М.* Планеты и жизнь. – М. : Молодая гвардия, 1980. – 191 с.
33. *Никитенко М. Ф.* Эволюция и мозг. – Минск : Наука и техника, 1969. – 342 с.
34. *Николис Г., Пригожин И.* Познание сложного. – М. : Мир, 1990. – 344 с.
35. *Новиков И. Д.* Эволюция Вселенной. – М. : Наука, 1983. – 192 с.
36. *Околитенко Н. І., Гродзинський Д. М.* Основи системної біології: Навч. посіб. – К. : Либідь, 2005. – 360 с.
37. *Отарин А. И.* Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. – М. : Наука, 1968. – 174 с.
38. *Печуркин Н. С.* Энергия и жизнь. – Новосибирск: Наука, 1988. – 190 с.
39. *Попов А. В.* О закономерностях эволюции как системы. – Фрунзе: Илим, 1973. – 94 с.
40. *Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса. – М. : Прогресс, 1988. – 432 с.
41. *Придо П.* Кроманьонский человек. – М. : Мир, 1979. – 214 с.
42. *Рефф Р., Кофмен Т.* Эмбрионы, гены, эволюция. – М. : Мир, 1986. – 404 с.
43. *Родин С. Н.* Идея коэволюции. – Новосибирск : Наука, 1991. – 271 с.
44. *Савенков В. Я.* Новые представления о возникновении жизни на Земле. – К. : Вища школа, 1991. – 231 с.
45. *Сегеда С.* Антропология. – К. : Либідь, 2001. – 336 с.
46. *Симонеску К., Денеш Ф.* Происхождение жизни. Химические теории. – М. : Мир, 1986. – 229 с.
47. *Тартаковский М.* В поисках здравого смысла. – М. : Московский рабочий, 1991. – 335 с.
48. *Татаринов Л. П.* Очерки по теории эволюции. – М. : Наука, 1987. – 251 с.

49. *Трошихина Ю. Г.* Эволюция мнемической функции. – Л. : ЛГУ, 1973. – 164 с.
50. *Фокс С., Дозе К.* Молекулярная эволюция и возникновение жизни. – М. : Мир, 1975. – 374 с.
51. *Фолсом К. Э.* Происхождение жизни: маленький теплый водоем. – М.: Мир, 1982. – 158 с.
52. *Фоули Р.* Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека. – М. : Мир, 1990. – 368 с.
53. *Хамори Й.* Долгий путь к мозгу человека. – М. : Мир, 1985. – 150 с.
54. *Хесин Р. Б.* Непостоянство генома. – М. : Наука, 1984. – 472 с.
55. *Хомутов А. Е.* Антропология. – Ростов на Дону : Феникс, 2002. – 384 с.
56. *Хрисанфова Е. Н., Перевозчиков И. В.* Антропология. – М. : МГУ, 1991. – 320 с.
57. *Чернышенко С. В.* Нелинейные методы анализа динамики лесных биогеоценозов. – Дн-ск : Изд-во ДНУ, 2005. – 512 с.
58. *Чеховская Т., Щербаков Р.* Ошеломляющее разнообразие жизни. – М. : Знание, 1990. – 128 с.
59. *Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. – М. : Наука, 1980. – 278 с.
60. *Шевченко Г. О.* Эволюция коры мозга приматов и человека. – М. : МГУ, 1971. – 463 с.
61. *Шляхтин Г. В.* Анатомия и эволюция нервной системы. – Саратов : Изд-во Саратовского ун-та, 1984. – 128 с.
62. *Эволюция генома* / Под ред. Г. Доувера, Р. Флейвелла. – М. : Мир, 1986. – 386 с.
63. *Эволюция и биоценотические кризисы* / Под ред. Л. П. Татарина. – М.: Наука, 1987. – 160 с.
64. *Эволюция функций теменных долей головного мозга* / под ред. А. С. Батуева. – Л. : Наука, 1978. – 236 с.
65. *Эволюция, экология и мозг* / под ред. Н. Н. Василевского. – Л. : Медицина, 1972. – 312 с.
66. *Эйген М., Шустер П.* Гиперцикл, принципы самоорганизации. – М. : Мир, 1982. – 312 с.
67. *Эрман Л., Парсонс П.* Генетика поведения и эволюция. – М. : Мир, 1984. – 429 с.
68. *Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.* Эволюционное учение. – М. : Высшая школа, 1989. – 335 с.
69. *Stearns S., Moekstra R.* Evolution: An introduction. – Oxford: Oxford University Press, 2002. – 380 p.

Багато праць провідних науковців світу, присвячених еволюції живої природи, можна знайти в мережі Інтернет, на сайті www.evolution.atheism.ru

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА. ЕВОЛЮЦІЙНІ КОНЦЕПЦІЇ МИНУЛОГО І СЬОГОДЕННЯ.....	3
1. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ САМООРГАНІЗАЦІЇ МАТЕРІЇ.....	17
1.1. Деякі характеристики матеріальних систем.....	17
1.2. Ентропія.....	18
1.3. Адаптаційні механізми.....	19
1.4. Інформація.....	20
1.5. Мінливість.....	21
1.6. Біфуркаційні механізми.....	21
1.7. Дивний атрактор.....	25
2. ПОХОДЖЕННЯ ЖИТТЯ НА ЗЕМЛІ.....	27
2.1. Основні напрями розвитку уявлень про походження життя на Землі.....	27
2.2. Хімічна еволюція.....	29
2.2.1. Проблема самоорганізації Всесвіту.....	29
2.2.2. Оптимальна асиметрія.....	34
2.2.3. Наявність оптимальної складності.....	34
2.2.4. Фазовий оптимум.....	35
2.2.5. Стеричні фактори.....	36
2.2.6. Зовнішні умови хімічних процесів.....	36
2.3. Принципова можливість абіогенного синтезу органічних речовин із неорганічних.....	37
2.4. Основні гіпотези про походження життя на Землі.....	40
2.5. Можливі варіанти формування генетичного коду.....	49
2.6. Еволюція генетичного матеріалу.....	56
2.6.1. Повтори ДНК.....	58
2.6.2. Мобільні генетичні елементи.....	61

2.6.3. Псевдогени та орфони.....	65
2.6.4. Еволюція генних родин.....	66
2.6.5. Еволюція систем регуляції експресії генів.....	69
2.6.6. Впорядкованість розташування хромосом у ядрі.....	74
2.6.7. Генетична диференціація видів.....	76
2.6.8. Еволюція геному приматів.....	79
2.6.9. Генетичні особливості відокремлення людської гілки.....	81
2.6.10. Еволюційна оптимізація інформаційних систем.....	82
3. ЕВОЛЮЦІЯ ОНТОГЕНЕЗУ.....	86
3.1. Загальні напрями еволюції онтогенезу.....	86
3.2. Філембріогенез.....	96
3.3. Кореляції та координації.....	98
3.4. Рекапітуляції та біогенетичний закон.....	99
3.5. Філогенез систем органів.....	104
3.5.1. Покриви тіла.....	104
3.5.2. Опорно-м'язова система.....	105
3.5.3. Кровоносна система.....	108
3.5.4. Травна система.....	111
3.5.5. Дихальна система.....	113
3.5.6. Статеві-видільна система.....	114
3.5.7. Ендокринна система.....	117
4. ЕВОЛЮЦІЯ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ ТА ПСИХІКИ.....	121
4.1. Основні напрями еволюції нервової системи.....	121
4.2. Еволюція головного мозку.....	128
4.3. Еволюція кори великих півкуль.....	145
4.4. Еволюція психічного відображення.....	165
4.4.1. Безумовні рефлексії та інстинкти.....	167
4.4.2. Емоції як регулятор поведінки.....	182
4.4.3. Елементарна розумова діяльність.....	186
4.4.4. Навчання.....	187
4.4.5. Формування нервової пам'яті.....	193

5. МІКРОЕВОЛЮЦІЯ	203
5.1. Популяція – елементарна еволюційна одиниця.....	203
5.2. Спадкова мінливість – елементарний матеріал еволюції.....	208
5.2.1. Роль спадковості та мінливості в еволюції.....	208
5.2.2. Еволюційне значення фенотипічної мінливості	214
5.3. Елементарні еволюційні фактори	215
5.3.1. Мутаційний процес.....	215
5.3.2. Популяційні хвилі.....	216
5.3.3. Ізоляція	217
5.4. Природний добір – рушійна сила еволюції.....	220
5.4.1. Передумови природного добору.....	220
5.4.2. Боротьба за існування.....	221
5.4.3. Основні форми природного добору	224
5.5. Адаптації – результат дії природного добору	229
5.5.1. Формування адаптацій	229
5.5.2. Класифікація адаптацій	230
5.5.3. Молекулярні механізми адаптацій	235
5.5.4. Обмеження в розвитку ознак.....	237
5.6. Видоутворення	238
5.6.1. Вид і його критерії	239
5.6.2. Стадії видоутворення	241
5.6.3. Шляхи видоутворення.....	243
5.6.4. Видоутворення сьогодні	246
6. МАКРОЕВОЛЮЦІЯ	248
6.1. Шляхи еволюції великих таксономічних груп	248
6.2. Форми еволюції груп.....	251
6.3. Правила еволюції груп	256
6.4. Способи перебудови органів і функцій.....	258
6.5. Еволюційний прогрес і регрес.....	260
7. АНТРОПОГЕНЕЗ	262
7.1. Місце людини в системі тваринного світу	263
7.2. Основні етапи еволюції приматів	266
7.3. Відокремлення людської гілки.....	274
7.4. Складові частини антропогенезу	275

7.5. Біологічні фактори гомінізації	275
7.6. Соціальні фактори гомінізації	288
7.6.1. Соціалізація та соціогенез.....	290
7.6.2. Роль праці в антропогенезі	294
7.6.3. Формування виразної мови	297
7.7. Центри сапієнтації	305
7.8. Типологічна і популяційна концепції рас.....	307
7.9. Австралопітеки й олдувайська культура	310
7.10. Архантропи й ашельська культура.....	317
7.11. Палеоантропи й мустьєрська культура.....	329
7.12. Неоантропи – викопні люди сучасного фізичного типу	341
7.13. Еволюційні процеси в популяціях сучасного людства	248
8. БІОСОЦІАЛЬНИЙ АНАЛІЗ ОСОБЛИВОСТЕЙ АНТРОПО- ГЕНЕЗУ	352
8.1. Біологічна основа схильності людини до навіювання.....	353
8.2. Передумови виникнення та збереження магічно орієтова- ного світогляду	373
8.3. Анімізм, спиритизм і теософія	381
8.4. "Надчуттєве" сприйняття.....	397
8.5. Передбачення та пророцтва.....	407
9. ЗАГАЛЬНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ЕВОЛЮЦІЮ БІОСФЕРИ.....	416
9.1. Системні перетворення біосфери за геологічним часом.....	416
9.2. Ноосфера	439
ПІСЛЯМОВА	443
ТЕСТИ ДЛЯ ПЕРЕВІРКИ РІВНЯ ЗАСВОЄННЯ НАВЧАЛЬНОГО МАТЕРІАЛУ	448
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....	533

Навчальне видання

Огінова Ірина Олексіївна
Пахомов Олександр Євгенійович

ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ
(системний розвиток життя на Землі)

Підручник

Редактор В. Д. Маловик
Технічний редактор В. А. Усенко
Коректор В. Д. Маловик
Художнє оформлення та обкладинка О. О. Дідур

Підписано до друку 20.07.2011. Формат 60x84^{1/16}. Папір друкарський. Друк плоский.
Ум. друк. арк. 31,38. Ум. фарбовідб. 31,84. Обл.-вид. арк. 32,40. Тираж 300 пр.
Вид № 1544. Зам. № 116.

Свідоцтво держреєстрації ДК № 289 від 21.12.2000 р.
ДП "Видавництво ДНУ",
пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010
Друкарня ДНУ, вул. Наукова, 5, м. Дніпропетровськ, 49050