

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені І. І. МЕЧНИКОВА
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ

В. А. Топтіков, С. В. Білоконь, Т. Г. Алексєєва

ТЕОРІЇ ЕВОЛЮЦІЇ

**Частина І. Становлення еволюціонізму.
Синтетична теорія еволюції; мікроеволюція**

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

ОДЕСА
ОНУ
2024

**УДК 575.8(075)
Т586**

Автори:

В. А. Топтіков, кандидат біологічних наук, доцент кафедри молекулярної біології, біохімії та генетики;

С. В. Білоконь, кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри молекулярної біології, біохімії та генетики;

Т. Г. Алексєєва, кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри молекулярної біології, біохімії та генетики.

Рецензенти:

В. Ю. Страшнюк, доктор біологічних наук, професор кафедри генетики і цитології Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна;

І. І. Романовська, доктор біологічних наук, професор кафедри фармації Національного університету «Одеська політехніка».

*Рекомендовано до видання вченою радою
ОНУ імені І. І. Мечникова.
Протокол № 2 від 19 вересня 2023 р.*

Топтіков В. А.

Т586 Теорії еволюції. Частина І. Становлення еволюціонізму. Синтетична теорія еволюції; мікроеволюція : навч. посіб. / В. А. Топтіков, С. В. Білоконь, Т. Г. Алексєєва. Електронні текстові дані (1 файл: 1,8 МБ). Одеса : Одес. нац. ун-т ім. І. І. Мечникова, 2024. – 161 с.

ISBN 978-617-689-552-7

Мета запропонованого навчального посібника – допомогти студентам зрозуміти основні положення сучасної теорії еволюції та інших, пов'язаних з нею концепцій, розширити біологічний світогляд і сприяти у проведенні самостійної роботи при підготовці до занять і проходження іспиту.

Рекомендовано для здобувачів першого рівня освіти біологічних факультетів.

УДК 575.8(075)

ISBN 978-617-689-552-7

© Топтіков В. А., Білоконь С. В.,
Алексєєва Т. Г., 2024

© Одеський національний університет
імені І. І. Мечникова, 2024

ЗМІСТ

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| ВСТУП | 4 |
| 1. СТАНОВЛЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ | 7 |
| 1.1. Розвиток наукового світогляду на природу | 7 |
| 1.2. Еволюційна теорія Ж.-Б. Ламарка | 13 |
| 1.3. Розвиток еволюціонізму після Ламарка до Дарвіна | 20 |
| 1.4. Еволюційне вчення Ч. Дарвіна | 27 |
| 1.5. Сучасні докази існування біологічної еволюції | 40 |
| 1.6. Основні властивості і рівні життя. Походження живої матерії на Землі | 49 |
| 2. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ СИНТЕТИЧНОЇ ТЕОРІЇ ЕВОЛЮЦІЇ. МІКРОЕВОЛЮЦІЯ | 60 |
| 2.1. Сучасні уявлення про спадковість і мінливість | 62 |
| 2.2. Популяція як основна структурна одиниця виду та елементарна одиниця еволюції | 73 |
| 2.3. Динаміка генофонду популяцій, елементарні неспрямовані фактори мікроеволюції | 79 |
| 2.4. Природний добір. Творча роль природного добору | 87 |
| 2.5. Ефективність і швидкість природного добору | 102 |
| 2.6. Екологічні аспекти еволюції | 111 |
| 2.7. Еволюційна теорія статі | 119 |
| 2.8. Адаптація | 130 |
| 2.9. Вид як основний етап еволюційного процесу | 142 |
| 2.10. Шляхи та способи видоутворення | 149 |
| 2.11. Основні парадигми синтетичної теорії еволюції | 155 |
| Список літератури | 158 |

ВСТУП

«Є одне тільки благо – знання і одне тільки зло – нещасття»
Сократ

«Треба багато вчитися, щоб знати хоч трохи»
Ш. Л. Монтеск'є

«Невігластво завжди має більшу самовпевненість, ніж знання»
Ч. Р. Дарвін

З самого початку людство намагалося розуміти Всесвіт, сутність Буття і своє місце в ньому. Протягом багатьох століть триває боротьба (часто жорстка, ціною людських життів) між двома діаметрально протилежними поглядами. З однієї точки зору весь оточуючий нас матеріальний Всесвіт (в тому числі й людина) створений надприродною силою (Творцем), з іншої – Всесвіт існує вічно і постійно розвивається за власними законами. Перша точка представлена різними теологічними концепціями, друга визначає матеріалістичний погляд. В межах теології є два варіанти: 1) після створення матеріальний світ існує незмінним під контролем надприродної сили або 2) за створення Творець вклав у матеріальний світ певні здібності, властивості, що дозволяють йому самостійно розвиватися відповідно до вкладених законів. Явище розвитку Всесвіту має назву **еволюція**, а відповідні погляди – **еволюціонізмом**. В даний час еволюціонізм як розуміння світу є загально визнаним та заперечується хіба що ретроградами. Таким чином, еволюція – це об'єктивне явище, а еволюціонізм є віддзеркаленням об'єктивно існуючих процесів, пов'язаних із зазначеним явищем. Це віддзеркалення формується у вигляді законів, теорій, концепцій і т. п. Найпослідовнішим є еволюціонізм матеріалістичний (деякі варіанти еволюціонізму на теологічній основі будуть розглянути декілька нижче).

Явище еволюції розглядають астрономи, фізики, геологи, хіміки, біологи, економісти, суспільствознавці, лінгвісти, соціологи і т. ін. Тобто еволюція є явищем всеосяжним. Еволюційні процеси різних рівнів матеріального і нематеріального світу мають багато загального, але кожний вид еволюції має свої особливості, в основі кожного лежать свої особливі механізми і закономірності. У Чикаго на сторічному ювілею дарвінізму у 1958 р. було наведено наступне

визначення: «Еволюцією називається в основному незворотний процес, що відбувається в часі, завдяки якому виникає щось нове, різнорідне, на вищій сходинці розвитку. Говорячи про еволюцію, ми не маємо на увазі дії якоїсь таємничої сили, а суто природний процес, який у протилежність хімічним процесам, в своїх основних рисах є незворотнім. Однак ця незворотність не залежить від якоїсь внутрішньої спрямованості системи, яка піддається еволюційним процесам».

Предметом цього курсу є біологічна еволюція. Біологічною еволюцією називається процес, що відбувається в органічному світі завдяки спеціальним біологічним механізмам і підпорядковується власним законам. Незважаючи на те, що біологічна еволюція є науково встановленим безперечним фактом, сумніви і суперечки пов'язані з розумінням механізмів біологічної еволюції. Таким чином, на підставі зазначеного вище не слід ототожнювати поняття «еволюція» і будь-яку еволюційну теорію (тобто «еволюціонізм»). Головне, щоб еволюційна теорія була спроможна пояснити якомога більше спостережуваних природних явищ (бажано всі), вияснити **причини, механізми і результати еволюції**.

Найбільш визнаною еволюційною теорією є теорія, основана на затвердженні природного добору в якості головної рушійної сили органічної еволюції. На честь вченого, який запропонував цю концепцію, зазначена теорія має назву «дарвінізм».

Органічний світ в цілому має властивості, які повинна пояснювати еволюційна теорія. 1) В живій природі одночасно співіснують як примітивні, так й високоорганізовані живі системи (види, біоценози і т. ін.). Чи не суперечить це концепції еволюції? 2) На одному і тому ж рівні організації існує розмаїття видів. Як це виникає? 3) Усі частини одного організму, взаємовідношення різних видів між собою і умовами довкілля так злагоджені і погоджені, що складається уявлення про повну доцільність цих відношень. Чи так це? Як формується зазначена пристосованість? Чи абсолютна вона? 4) Яким чином виникають нові властивості, органи та функції?

Найбільш обґрунтовані відповіді на ці питання надає саме дарвінізм. Можна підкреслити, що еволюційна теорія не була б прийнята, якби Дарвін не підкріпив її теорією природного добору. До теперішнього часу дарвінізм суттєво поповнився новими знаннями з різних галузей біології та інших наук, що дозволило позбавитися від багатьох слабких місць теорії і пояснити раніше незрозумілі

спостережувані факти. З точки зору дарвінізму **біологічна еволюція як незворотний історичний розвиток живої природи спирається на мінливість, спадковість і природний добір організмів, супроводжується пристосуванням їх до умов існування, виникненням і вимиранням видів, перетворенням біогеоценозів і біосфери в цілому.**

Найбільш розгорнутою і всеохоплюючою сучасною еволюційною теорією на основі дарвінізму є **синтетична теорія еволюції** (сучасний дарвінізм). В першу чергу вона розглядає розвиток видів (їх формування і зникнення) на підставі аналізу частот генів і генотипів в основних структурних підрозділах виду – популяціях. Однак, в рамках цієї теорії виникають складності при розв'язанні низки питань. Деякі з них можна сформулювати наступним чином: 1) як виникають нові органи? 2) яким чином в ході еволюції в організмі поєднуються випадкові варіації окремих ознак, необхідних для пристосування до умов довкілля? 3) який механізм взаємного пристосування частин і органів цілісного організму? Багато дискусій виникає за обговорення проблем макроеволюції (тобто еволюції надвидових систематичних одиниць), прогресивного розвитку, ролі і взаємовідношень в еволюції внутрішніх і зовнішніх факторів, значення так званих «нейтральних» мутацій та ін.

Однак, як показує історичний досвід, концепція біологічної еволюції на основі дарвінізму здатна успішно використовувати нові досягнення і відкриття біологічних наук для розв'язання наявних питань, тобто є цілком гнучкою та працездатною. Саме дарвінізм сприяв розвитку всіх галузей біології, він став тим стрижнем, що забезпечив їх прогрес. Дарвінізм, створений завдяки синтезу біологічних досягнень свого часу, сприяє об'єднанню різноманітних біологічних знань у цілісну картину. З цієї причини в цьому посібнику головна увага приділяється сучасному варіанту дарвінізму – синтетичній теорії еволюції.

Усвідомлене розуміння еволюційних концепцій неможливе без знайомства з альтернативними теоріями. Тому певна увага приділена також аналізу різних теорій еволюції.

Даний посібник не претендує на повноту викладу, на всеосяжне охоплення всіх питань, наочність та ілюстрованість, тому при роботі з ним обов'язково слід користуватися вказаними літературними джерелами.

РОЗДІЛ 1. СТАНОВЛЕННЯ ЕВОЛЮЦІЙНОГО ВЧЕННЯ

1.1. РОЗВИТОК НАУКОВОГО СВІТОГЛЯДУ НА ПРИРОДУ

«Велич людини в її здатності мислити»

Б. Паскаль

«Знання збираються по краплині, як вода в долині»

Українське прислів'я

Жодна наукова концепція, гіпотеза, теорія не зароджується на порожньому місці. Побудова теорії в будь-якій галузі науки потребує виконання двох умов: накопичення і систематизації фактичної інформації та створення світоглядної бази, яка б забезпечувала осмислення виникаючих питань. Тривалий час у науці панували умоглядні концепції, слабо підкріплені фактичним матеріалом. Однак не варто принижувати значення цього періоду, завдяки якому готувалася база подальшого розвитку науки. Парадигма біологічної еволюції бере початок від філософських ідей, сформованих ще в античні часи та розвинених у XVII–XVIII ст.

По-перше, це ідея про **ієрархічність Світу**, тобто про **існування у Світі послідовної упорядкованості сутностей**. З цією ідеєю тісно пов'язаний принцип неперервності – **всі істоти складають єдиний, поступовий, безперервний ряд**. За виразом філософа Г. Лейбніца «природа не робить стрибків».

«Існує тісний зв'язок між людьми і тваринами, між тваринами і рослинами і, нарешті, між рослинами і копалинами; копалини же у свою чергу знаходяться в тісному зв'язку з тілами, які нашим почуттям і уяві здаються мертвими і безформними. Закон безперервності вимагає, щоб всі особливості однієї істоти були подібні особливостям іншої, якщо тільки істотні визначення першої подібні істотним визначенням другої. Закономірність природних явищ, таким чином, утворює не що інше, як такий ланцюг, в якому різні роди явищ настільки тісно пов'язані, що ні чуттєвим сприйняттям, ні уявою неможливо точно встановити той самий момент, коли одне закінчується і починається інше; бо всі проміжні види, тобто види, що лежать навколо точок перетину і повернення, повинні мати подвійне значення, характеризуючись такими ознаками, які з однаковим правом можна було б віднести як до одного, так і до іншого з цих суміжних видів» (Лейбніц Г. В.).

Ідея ієрархічності та принцип безперервності слугували основою щодо створення так званих «**драбини природи**» (Аристотель) та

«драбини істот» (Г. Лейбніц, Ш. Бонне) – **послідовного розташування живих істот за певною шкалою** від неорганічних тіл через рослини до тварин і людини.

Стає питання: яким чином формується такий порядок?

З точки зору **креаціонізму** (лат. *creatio* – творення) порядок Світу, всі сходинки драбини природи та істот вважалися первісними, створеними богом, існуючими одночасно і вічними. Ніщо не виникає заново, лише тільки зазнає змін через збільшення або зменшення. Розвиток таким чином розуміють як розгортання заздалегідь даного, тобто не визнається наявність зміни, еволюції. Окремі сходинки розглядають тільки як існуючі одна біля одної, а не як історично пов'язані ланки, що виникають одна з одної в процесі розвитку. Ідея сходів істот була далека від ідеї розвитку: вищі сходинки не сприймалися як похідна нижчих сходинок. Таким чином, визнання ієрархічності ще не є визнанням розвитку.

Інша ідея, що також з'явилася в стародавні часи – **ідея мінливості Світу**. Ще в середині II тисячоліття до н. е., в текстах «Рігвед» (Індія) висувалася ідея розвитку всього Світу (органічного, зокрема) з «праматерії». В «Аюрведах» (I тисячоліття до н. е.) стверджується, що людина походить від мавп, що жили близько 18 млн. років тому (при переведенні на сучасне літочислення) на материку, що об'єднував Індостан і Південно-Східну Азію.

Ідею єдності та розвитку природи розвивали давньогрецькі філософи-матеріалісти (Фалес, Анаксимандр, Геракліт Ефеський, Емпедокл з Агрігента, Демокріт та інші). Саме на ґрунті цієї ідеї пояснювали існування упорядкованості сутностей Світу. Хоча картини Світу, які викладені давньогрецькими філософами, часто різняться, їх світогляд збігається у головному. Частина матеріального світу знаходяться у зв'язку, безперервно змінюються і взаємно перетворюються (Геракліт Ефеський: «все тече»; «в одну річку не можна увійти двічі»; Емпедокл: «все суще якое, з чогось і в щось організувалося, відбулося, а не від століття перебуває в раз і назавжди даному стані»). Матеріальний світ здатен до саморозвитку за допомогою природних рушійних сил, в основі яких боротьба протилежностей (Геракліт: «розбрат є батько всього»; Емпедокл: «рушійні сили – любов (сила тяжіння) і ворожнеча (сила відштовхування), під дією яких космос то з'єднується в єдину безякісну кулю, то розпадається»). Анаксимандр і Емпедокл вважали, що все живе сталося від неживого. Емпедокл навіть розвинув ідею про

виживаність біологічних видів, які відрізняються за доцільністю. Таким чином, думка, висловлена Емпедоклом, дуже співзвучна теорії природного добору, запропонованої Дарвіном через дві тисячі років.

Стародавнє людство досягло колосальних успіхів у селекції, і добре знало й використовувало методи штучного добору. Було виведено багато сучасних свійських тварин (собака, вівця, коза, свиня, кішка, буйвіл, бик, осел, кінь, зебу, верблюд, шовковичний шовкопряд, лаковий червець) та безліч культурних рослин (рис, пшениця, ячмінь, просо, сочевиця, сорго, горох, вика, льон, бавовник, кунжут, диня, виноград, фінікова пальма, оливкове дерево). Саме на Сході, де досягнення селекції були вражаючими, вже наприкінці I тисячоліття до н. е. були поширені релігійно-філософські ідеї перетворення одних істот в інші («Класична Книга Перемін», або «І-Цзин» у Китаї, тексти Вед в Індії).

У період Середньовіччя («темне Середньовіччя») з IV по XIV сторіччя розвиток науки був практично загальмований та домінувало ортодоксальне релігійне мислення у вигляді креаціонізму. Однак, навіть в межах релігійного розуміння сутності Буття деякі мислителі розвивали ідею розвитку. Так, єпископ Григорій Ніський (IV ст. н. е.), потім єпископ блаженний Августин (V ст. н. е.) вважали, що Бог не є творцем кожної окремої сутності. Бог в їхньому розумінні є творцем програм, за якими речі з'являються у свій термін і за своїми законами, тобто є творцем накресленої еволюції. Роздуми вищезазначених служителів церкви, як це не дивно, сприяли звільненню людського розуму від догматів ортодоксальної релігії.

Як зрозуміло з вищесказаного, ідея мінливості Світу може сполучатися із теологією. З XVIII ст. із накопиченням даних з порівняльної анатомії, біогеографії та особливо палеонтології вже не було можливим беззастережно заперечувати існування змін у природі. Однак багато вчених не могли звільнитися від віри у Творця та шукали пояснення в межах релігії. Яскравим прикладом спроби примирення наявних наукових фактів з креаціонізмом є **теорія катастроф** Ж. Кюв'є (1769–1832), яку он сформулював після вивчення викопних тварин паризького регіону. Відповідно до його теорії види є незмінними. Виявлення на однієї території в різних за віком геологічних пластах іншої фауни і флори пов'язано не з їх еволюцією, а із переселенням з інших місць. Кюв'є виходив з того, що йому не вдалося знайти прикладів поступового переходу одних видів в інші при розгляді послідовних шарів земної кори в одній місцевості. На

його думку, причиною переселень були локальні катастрофи, під час яких гинуло все (майже все) живе, а на місце попередніх видів приходили з інших регіонів нові види. При цьому Кюв'є не стверджував, що для створення нових видів було необхідним нове творіння. Він вважав, що нових форм просто не було у тих місцях, де їх спостерігають зараз. Послідовники Кюв'є (палеонтолог Л. Агассиц та геолог А. Д'Орбіньї) розвинули його теорію до логічного кінця, стверджуючи про існування тотальних катастроф, що знищували всі істоти, після чого відбувався повторний акт творіння.

У XVI–XVIII століттях сформувався філософський напрямок, який отримав назву деїзм. Філософи-деїсти відводили Богу роль лише «першо-поштовху». Згідно з цими уявленнями, Бог створив матерію і вдихнув у неї «порядок речей», тобто закони, за якими вона повинна розвиватися та більше не втручається у наступні події. Більш ортодоксальним є теїзм. Обидві релігійні концепції визнають існування Бога і його творчу роль (назви «деїзм» походить від лат. *deus* та «теїзм» – від греч. *Θεός*, що в обох випадках означає – Бог). Однак теїсти стверджують, що Бог є не тільки Творцем Світу, а постійно приймає безпосередню участь в управлінні Світом та створенні всіх сутностей; Бог визнається як Особистість, яка існує окремо від Світу. Деїсти вважають, що засобами пізнання Бога та його волі є розум, логіка і спостереження за природою, а не віра у надприродні і містичні явища. З точки зору деїзму немає протистояння, конфлікту між ідеєю про існування Бога і наукою. Деїзм виступив з ідеєю природної релігії або релігії розуму, яку він протиставив релігії одкровення. З представників деїзму минулого можна назвати Вольтера (Ф. М. Аруе), Г. Лейбніца, Ж.-Ж. Руссо, І. Ньютона, О. М. Радищева, Ж.-Б. Ламарка, А. Р. Уоллеса та багато інших вчених, філософів, політиків.

Сучасною формою деїзму є так званий **еволюційний креаціонізм (теїстичний еволюціонізм)**. Даної концепції дотримувалися, зокрема, такі відомі біологи, як засновники сучасної синтетичної теорії еволюції Р. Фішер і Ф. Добржанський, відомі генетики Ф. Коллінз і Ф. Айала, а також Папа Іоанн II, Папа Бенедикт XVI, нинішній Папа Франциск та багато священнослужителів різних конфесій, політичних діячів, представників мистецтва.

Напередодні 200-річчя від дня народження Ч. Дарвіна офіційні представники католицької церкви знову підтвердили, що теорія еволюції не суперечить християнському віровченню. Глава Понтифікальної ради

культури Дж. Равазі заявив, що основи еволюціонізму можна простежити вже у святих Августина і Фоми Аквінського. У березні 2009 року під егідою Святого Престолу пройшла конференція, присвячена 150-річчю виходу у світ головної праці Дарвіна «Походження видів». На ній також стверджувалося, що конфлікту між еволюційною теорією і католицьким богослов'ям не існує.

У 2004 р. от імені руху «Проект послання священства» опублікована заява: «Ми, що нижче підписалися, християнські священнослужителі з різних традицій, вважаємо, що вічні істини Біблії і відкриття сучасної науки можуть комфортно співіснувати. Ми вважаємо, що теорія еволюції – це фундаментальна наукова істина, яка витримала суворий контроль і на якій покладається значна частина людських знань та досягнень. Відкинути цю істину або трактувати її як «одну теорію серед інших» – це свідомо прийняти наукове незнання і передавати таке невігластво нашим дітям. Ми вважаємо, що серед добрих дарів Бога є людські уми, здатні критично мислити, і що неспроможність повноцінно використовувати цей дар – це відмова від волі нашого Творця».

Однак науковий підхід полягає у відсутності потреби використання надприродних сил для пояснення природних явищ: це лише додасть в теорію нову непізнавану і зайву «змінну» (що суперечить принципу «леза Оккама»). Таким чином, немає необхідності при побудові теорії еволюції залучати, крім природних чинників, ще надприродного Творця. У такому випадку, за образним виразом Р. Докінза, це буде спробою «потайки впустити Бога через задні двері».

У XVIII ст. ідея мінливості та саморозвитку матеріального світу розвинулась у науковий напрям – **трансформізм**. Загальну ідею про еволюцію всього існуючого, яку розуміли як поступальний розвиток і ускладнення, трансформісти застосували до органічного світу. З точки зору трансформізму 1) природним шляхом відбувається безперервна зміна видів тваринного і рослинного царства, 2) вся різноманітність організмів виникла від однієї або декількох найпростіших форм, 3) еволюція організмів відбувається внаслідок вирішального впливу зовнішнього середовища. Деякі представники трансформістів вважали, що зміни, які відбуваються в організмі, є поступовими, інші ж вважали, що зміни мають характер раптовий, всеосяжний, і можуть призвести до далекосяжних змін всієї організації тварин. Видатними представниками трансформізму були Ж. Ламетрі, П. Гольбах, Д. Дідро,

Ж. Бюффон, Ж. Сент-Ілер, Ш. Ноден, Е. Дарвін, М. В. Ломоносов, К. М. Бер, А. М. Радищев, К. Ф. Рульє.

Безумовно, трансформізм відіграв позитивну роль у розвитку природознавства. Він звільнив розум вчених від пут креаціонізму. Однак трансформізм не можна ототожнювати з еволюціонізмом. Теорія трансформізму розглядає тільки зміни видів (трансформацію), але не піднімається до рівня послідовного розуміння об'єктивності розвитку як історичного процесу. Прихильники теорії трансформізму зробили лише перші кроки на шляху до розуміння розвитку органічного світу.

Еволюційне вчення, крім визнання змінності органічних форм, має дати відповідь на низку питань.

- Що є рушійною силою еволюції організмів?
- Що і які умови необхідні для еволюції?
- Яким чином забезпечується прогрес та ускладнення організації організмів?
- Сутність і механізм формування доцільності організації організмів?
- Зміни випадкові або закономірні?
- Чому доцільність завжди відносна?
- Чи є еволюція спрямованою?
- Чи постійні окремі органічні форми або їх відокремлення служить лише для зручності вивчення природи?

Таким чином, вся історія затвердження еволюційного погляду на живу природу, є історією боротьби між ідеалізмом (креаціонізмом) і матеріалізмом, між метафізикою і діалектикою.

Питання для самоконтролю:

- 1) Виділіть основні ідеї, що сприяли формуванню еволюціонізму.
- 2) Які об'єктивні причини недосконалості еволюційних поглядів раннього періоду?
- 3) Виявіть недоліки теорії катастроф.
- 4) Чому трансформісти XVIII ст. не змогли подолати креаціоністські погляди?
- 5) Чи можна стверджувати, що визнання єдності Світу і його поступової безперервності достатнім доказом існування еволюції?
- 6) Як ви думайте, чому багато ідей і досліджень вчених-креаціоністів все ж сприяли становленню матеріалістичного еволюціонізму?
- 7) Чому у всіх галузях науки ідеалізм згодом поступається матеріалістичному світогляду?

1.2. ЕВОЛЮЦІЙНА ТЕОРІЯ Ж.-Б. ЛАМАРКА

«Я сподіваюсь довести, що природа володіє всіма необхідними засобами і властивостями самостійно створити все, чому ми дивуємось в ній».

«Існує один єдиний порядок, утверджений верховним Творцем усього існуючого. Сама природа – ніщо інше як загальний непорушний порядок, встановлений Творцем».
Ж.-Б. Ламарк

Першим вченим, який створив цілісну еволюційну концепцію, був Жан-Батист Ламарк (1744–1829). Основні положення його теорії викладені в наступних працях: «Система безхребетних тварин» (1801 р.), «Дослідження організації живих тіл» (1802 р.), «Філософія зоології» (1804 р.), «Природна історія безхребетних тварин» (1815–1822 рр.).

Для оцінки його теорії необхідно враховувати як рівень науки того часу, так і пануючий світогляд, а саме практично стовідсоткове поширення релігійного мислення. У більшості випадків формулювання Ламарка важко сприймаються у наш час, оскільки його погляди базуються на тих концепціях XVIII століття, що відкинуті сучасною наукою:

- матерія створена Богом та є пасивною сутністю, природа є порядком і енергією для реалізації цієї сутності;
- концепція п'яти елементів, з яких важливішу роль грає ефір у вигляді «тендітних флюїдів», що циркулюють в органічних тілах;
- постійне мимовільне зародження життя з органічної та неорганічної матерії;
- заперечування вимирання видів;
- заперечування наявності нервової системи та статевого розмноження у нижчих тварин.

При створенні своєї теорії Ламарк спирався на дві групи спостережуваних фактів.

- 1) Наявність перехідних форм між видами.
- 2) Спроможність розташувати живі істоти у неперервний ряд («сходи») відповідно складності будови їх тіла.

Наявність перехідних форм між видами свідчить про їх постійну і поступову зміну, внаслідок чого відбувається перетворення їх на інші

види. У підсумку Ламарк укладає, що всі живі істоти не існували споконвіку, а виникали в певний час.

Уявлення про рівні складності організмів сягає часів античності і найбільш досконало такі «сходи істот» були складені швейцарським зоологом Ш. Бонне у середині XVIII століття. Однак, до Ламарка «сходи» вважались нерухливими, кожний вид існував на власній сходинці, відведеної йому Творцем. Ламарк першим зрозумів, що «сходинки істот» віддзеркалюють процес розвитку організмів шляхом ускладнення, тобто відображають еволюцію живої природи (табл. 1). Крім того, Ламарк вважав, що сходинки еволюції не лежать на прямій лінії, як припускав Бонне, а мають множину гілок і відхилень на рівні видів і родин.

Таблиця 1

Рівні організації тваринного світу за Ламарком

| Сходинки | Клас |
|----------|------------------|
| I | 1. Інфузорії |
| | 2. Поліпи |
| II | 3. Променисті |
| | 4. Черви |
| III | 5. Комахи |
| | 6. Павукоподібні |
| IV | 7. Ракоподібні |
| | 8. Кільчасті |
| V | 9. Вусоногі |
| | 10. Молюски |
| VI | 11. Риби |
| | 12. Рептилії |
| | 13. Птахи |
| | 14. Ссавці |

Згідно Ламарку, розвиток живої природи вгору по сходинках є головним напрямком. Провідною рушійною силою такого розвитку Ламарк вважав властиве живій природі внутрішнє прагнення до самовдосконалення – **градацію**. Питання про головну рушійну силу еволюції Ламарк розв'язував з дуалістичних позицій. З одного боку він стверджував: *«Я сподіваюсь довести, що природа володіє всіма необхідними засобами і властивостями самотійно створити все, чому ми дивуємось в ній»*.

З іншого боку – він вважав, що прагнення до вдосконалення закладено за утворення Світу: *«Існує один єдиний порядок, утверджений верховним Творцем усього існуючого. Сама природа – ніщо інше, як загальний непорушний порядок, встановлений Творцем»*. За Ламарком, градація як атрибут живої природи, забезпечує поступальний розвиток організмів від простих до більш розвинених – прогрес. Слід підкреслити, що процес градації є властивістю, що внутрішньо притаманна живій природі і не залежить від умов довкілля. Незважаючи на постійний прогрес організації організмів внаслідок градації, перша сходинка ніколи не буває порожньою. Одночасне існування нижчих і вищих істот Ламарк пояснював постійним самозародженням примітивної живої матерії: примітивні організми, що є у даний момент, виникли нещодавно і не встигли пройти шляхом градації.

Крім поступового висхідного розвитку, тобто розвитку по вертикалі, Ламарк виділяв також розвиток по горизонталі, тобто зміну без підвищення організації. Такий розвиток по горизонталі порушує градацію, що є головним напрямом еволюції. Зазначений шлях еволюції зв'язаний з впливом довкілля. Різноманітність організмів в межах одного рівня організації Ламарк пояснював впливом різних умов навколишнього середовища. Яким чином умови середовища впливають на організми? Згідно з Ламарком, механізм дії довкілля полягає у прямому (рослини та нижчі тварини) або непрямому, опосередкованому через нервову систему (вищі тварини) впливу умов середовища через вправу (навантаження) або невправу (відсутність навантаження, роботи) певних органів.

Внаслідок прямого впливу факторів середовища рослини і нижчі тварини одразу набувають необхідної, тобто адаптованої організації. У вищих тварин, що мають розвинену нервову систему, процес впливу середовища інший. Ламарк вважав, що зміни умов довкілля викликають зміни потреб організмів. Це веде до змін поведінки і звичок, що призводить до змін у формуванні деяких органів. В результаті змін органів трансформується загальна будова організму. Таким чином, ці зміни мають доцільний, пристосувальний характер. Відтак, навколишнє середовище викликає диференціювання без підвищення організації на окремі види в межах однієї сходинки, тобто формування гілок і розгалужень у «сходинках істот».

При цьому не слід вважати, що за Ламарком середовище безпосередньо впливає на живі істоти. Навпаки, Ламарк стверджує, що

тільки сама природа може діяти, оскільки життя і активність – це одне і те ж саме. Ламарк розглядав пристосування як результат вродженої здатності організмів змінюватись так, як потрібно у даних умовах. Тобто організмам притаманна первісна доцільність: це не «бажання», не «усвідомлене прагнення», а потреба організації.

Таким чином, Ламарк пропонував теорію **прямого пристосування**. Ця теорія має методологічну помилку. Справа в тому, що Ламарк вважав, що «зміна» і «пристосування» є рівнозначними явищами. Однак, зміна – це фізіологічний процес, а пристосування – історичний. Ламарк не робить різниці між цими явищами: процес пристосування механістично зведений до процесу мінливості.

Таким чином, Ламарк вперше проголосив принцип еволюції всезагальним законом живої природи. За його уявленнями, головним напрямом еволюції є підвищення організації живих істот – градація форм. Градація не зв'язана із впливом середовища, тобто не є пристосувальним процесом. Градація є автономним, цілеспрямованим, гармонічним процесом, незалежним від довкілля. Якщо середовище є постійним, незмінним, то організм внаслідок градації буде підвищувати свою організацію. Взаємодія організму зі змінними умовами навколишнього середовища порушує градацію, тобто порушує головний напрям еволюції. В результаті в організмах, завдяки визначально закладеній в них властивості, виникає потреба у змінах, відповідних змінам середовища.

Стверджуючи принцип еволюції, Ламарк кинув виклик уяві свого часу про сталість видів. Розвиваючи цю ідею, він прийшов до висновку про відсутність реальних границь між видами і запереченню існування видів як реальних структур живої природи. **Природа, за його думкою, є неперервна низка індивідів, що змінюються.** Систематики ж, заради зручності класифікації, штучно розбивають цю низку на окремі систематичні групи. Уявлення про плинність видових форм тісно і логічно зв'язане з розумінням еволюції як безперервного процесу без стрибків. Цьому відповідало заперечення природного вимірання видів, що було загальноприйнятим у той час. За Ламарком викопні форми не вимерлі, а продовжують існувати у зміненому сучасному вигляді.

Важливо підкреслити, що Ламарк застосував принцип еволюції також й до походження людини. Він вважав, що людина походить від мавпи. До чинників олюднення він відносив перехід до прямоходіння

та виникнення мови. Однак, в умовах засилля релігійних поглядів Ламарк був вимушений маскувати свої переконання.

Більш детально розглянемо, як Ламарк пояснював зміни організмів під впливом середовища:

«У всякої тварини, що не досягла межі свого розвитку, більш часте і більш тривале використання якогось органу зміцнює помалу цей орган, розвиває і збільшує його і надає йому силу, відповідну тривалості використання, тоді як постійне невикористання того чи іншого органу поступово послаблює його, призводить до занепаду, безперервно зменшує його здатності і, нарешті, викликає його знищення».

Ламарк не погоджувався з думкою натуралістів, які вважали, що наявність органу веде до його застосування. Навпаки, потреба веде до створення органу. Ламарк казав: *«якщо відповідного органу немає, а необхідність є сильною і тривалою, то орган буде поступово створюватись і розвиватись в залежності від сталості і частоти застосування його».*

Стисло вищесказане можна сформулювати наступним чином. **Розвиток і функції органів пропорційні застосуванню цих органів.** Цьому висновку Ламарк надав ранг закону («перший закон Ламарка»).

Однак, Ламарк розумів, що змінення органа недостатньо для процесу еволюції. *«Все, що природа змусила особин набути або втратити під впливом умов, в яких з давніх часів перебуває порода і, отже, під впливом переваги використання або невикористання тієї або іншої частини тіла, – все це природа зберігає шляхом розмноження у нових особин, що походять від перших, за умовою, якщо набуті зміни є загальними для обох статей або тих особин, від яких нові походять».*

Це формулювання так званого закону **«успадковування набутих ознак»** («другий закон Ламарка»). Цей закон спростований сучасною наукою. Однак, важливо те, що Ламарк звернув увагу на фактор, що має важливе значення у еволюції – спадковість. Він підкреслював, що будь-яка індивідуальна зміна, яка повторюється у низці поколінь, може передаватись в подальшому у спадок і ставати домінуючою ознакою виду. Заслугою Ламарка є думка про спадкове закріплення і незворотність розвитку в якості умови появи нових видів.

Працюючи над своїм останнім і головним твором, Ламарк визначив ще два закони, ставлячи їх на перше місце. В підсумку

Ламарк сформулював 4 закони еволюційного розвитку, наводячи їх у наступному порядку.

1. Життя своїми власними силами безперервно прагне збільшити об'єм всякого наданого ним тіла і розширити розміри його частин до межі, ним самим встановленим.

Оскільки організм складається з багатьох систем органів, які збільшуються завдяки їхньому використанню, загальна активність організму веде до його збільшення, що стає спадковою рисою. Отже, в процесі еволюції настає поступове збільшення організмів. Форми життя, що знаходяться в еволюції нижче, є меншими, ніж форми, що знаходяться вище за розвитком.

2. Створення нового органу в тілі тварини є результатом нової потреби, яка продовжує залишатися суттєвою, а також нового руху, що породжується і підтримується цією потребою.

3. Принцип впливу використання і невикористання органів. Розвиток і функції органів пропорційні використанню цих органів.

4. Принцип спадкового закріплення індивідами змін у відповідності з третім законом.

Таким чином, заслуга Ж.-Б. Ламарка полягає в наступному:

1) Вперше створив цілісну концепцію еволюції живої природи.

2) Розвиток органічного світу та формування нових форм розглянуто як процес, що відбувається у часі.

3) Розвиток органічного світу – це природний процес від нижчих форм до вищих.

4) Вказав на нерозривний зв'язок організму з середовищем. Навколишнє середовище розглядається як один із чинників зміни організмів.

5) Звернув увагу на важливу роль в еволюційному процесі мінливості та спадковості.

Еволюція живої природи за Ж.-Б. Ламарком відбувається завдяки градації (прагнення до підвищення організації) та первісної властивості до доцільних змін, відповідних умовам довкілля (принцип використання та невикористання органів та принцип спадкового закріплення індивідами набутих змін).

Питання для самоконтролю:

- 1) Що за Ламарком є головною рушійною силою еволюції життя?
- 2) Чи сприяє вплив навколишнього середовища прогресивному розвитку організмів?
- 3) Яке за Ламарком значення навколишнього середовища для еволюції?
- 4) Як оцінював Ламарк значення спадковості в еволюційному процесі?
- 5) Як за Ламарком забезпечується доцільна пристосовуваність організмів?
- 6) Як на вашу думку, чи бачив Ламарк зв'язок між процесом прогресивної еволюції та пристосувальним характером еволюції?
- 7) Сформулюйте основні закони еволюції за Ламарком.

1.3. РОЗВИТОК ЕВОЛЮЦІОНІЗМУ ПІСЛЯ ЛАМАРКА ДО ДАРВІНА

*Розвиток є поступове відокремлення
різноманітностей і протилежностей*

К. Ф. Рульє

*«...все дійсно існуюче є струнке, в собі замкнуте ціле,
частини якого, що здаються до нескінченності різними,
існують тільки тому, що існують у внутрішньому,
необхідному, причинному органічному зв'язку»*

К. Ф. Рульє

К. Рульє

В навчальних посібниках з теорії еволюції в якості одного з попередників теорії Ч. Дарвіна згадують Карла Францовича Рульє (1814–1858). Однак, практично не зустрічається аналіз його поглядів. Разом з тим К. Рульє найближче за усіх підійшов до розуміння еволюції природи, запропонованого Ч. Дарвіном. Саме Рульє створив у додарвіновський час першу наукову школу зоологів-еволюціоністів (А. П. Богданов, Я. А. Борзенков, Н. А. Северцов, С. А. Усов). На жаль, жорстка державна, релігійна та наукова цензура та постійне цькування серйозно підірвали здоров'я К. Рульє і він помер у розквіті сил (йому було лише сорок чотири роки), не встигнувши повністю розвинути свої концепції. Учень К. Ф. Рульє А. П. Богданов писав: «Все, що зроблено згодом в науці, все, що складає гордість сучасних успіхів її, все це не скидає, не скасовує програми, цілей і прагнень Рульє, а тільки доповнює їх, є природним історичним наростанням. Рульє нічого не потрібно було б змінювати в своїх переконаннях, в своїх думках при виникненні сучасних цілей науки». З праць К. Рульє, в яких він виклав головні ідеї та принципи, можна відмітити: «Сумніви в зоології, як науці», «Про вплив зовнішніх умов на життя тварин», «Загальна зоологія», «Життя тварин по відношенню до зовнішніх умов», «Риба-ящірка (іхтіозаур)» та ін. На жаль, праці К. Рульє не були відомі серед західноєвропейських вчених, оскільки він публікувався російською.

У тридцятих роках ХІХ ст. видатний англійський вчений Чарльз Лайєлль в протиположності до теорії катастроф розвинув вчення про повільні і поступові зміни земної поверхні, тобто стверджував існування геологічної еволюції. Однак, до появи праці Дарвіна він заперечував існування біологічної еволюції. Рульє ж вважав, що разом з геологічною і під впливом геологічних змін відбувалась й органічна

еволюція. Рувьє беззастережно підтримував ідею, що виникнення життя на Землі та її подальший розвиток обумовлений природними чинниками. Рувьє писав: *«У природі, в світі явищ, немає нічого від початку існуючого, даного; все існуюче утворюється з того, що раніше не існувало, все подальше утворюється з повторення попереднього з додатком нового, все утворюється шляхом поступового повільного розвитку»*.

Він доводив існування біологічної еволюції на підставі геолого-палеонтологічних даних, аналізу географічного розподілу тварин і рослин, результатів власних польових спостережень та селекційної практики. При цьому Рувьє намагався з'ясувати причини мінливості, закономірності індивідуального та історичного розвитку організмів. Ще у 1852 році, за сім років до виходу в світ «Походження видів» Ч. Дарвіна, К. Рувьє вказував на необхідність вивчення досвіду виведення порід тварин та їх акліматизації для розуміння процесів еволюції в природних умовах.

Важливо те, що Рувьє розумів мінливість організмів як фізіологічне явище. Він тісно пов'язував мінливість із обміном речовин і вважав, що джерелом життя, розвитку організмів та їх зв'язку зі довкіллям є саме метаболізм.

Рувьє заперечував існування у природі абсолютної доцільності і відкидав принцип Ламарка про градацію і вроджену здатність організмів адекватно змінюватись. Не погоджувався також Рувьє з Кюв'є відносно питання про взаємовідношення між органом та його функцією. Якщо Кюв'є на підставі запропонованого їм «принципу кінцевого призначення причин» вважав, що орган не може виконувати ніяких інших функцій крім тих, заради яких він створений, то Рувьє стверджував, що органи формуються у нерозривному зв'язку з їх функцією, яка визначається умовами життя. Він писав: *«...якщо з одного боку діяльність (функція – В. Т.) залежить від організації знаряддя (органа – В. Т.), то ніхто не стане заперечувати, що в свою чергу і діяльність має вплив на устрій знаряддя: знаряддя і діяльність, речовина і життя, існують у взаємному, тісному, родинному зв'язку»*. В іншому місці він відмічав: *«Ні, не діяльність така, яке знаряддя, але знаряддя таке, яка діяльність»*.

Рувьє уникнув не тільки помилки Кюв'є, також він не був згодний зі спрощеним і однобічним поглядом Ж. Сент-Ілера на історичний процес змінення організмів. Він писав: *«Якщо дійсно кожне явище є необхідним результатом закону спілкування або подвійності*

життєвих елементів, то само собою зрозуміло, що воно має бути тим самим виразом двох діячів – одного відносно внутрішнього, іншого відносно зовнішнього». В якості одного з головних законів розвитку природи Рульє формулює так званий закон подвійності життєвих елементів (закон спілкування): «тварина і зовнішній світ перебувають у безупинній взаємодії, і хоча вплив тварини на зовнішні умови усім добре відомий, однак зворотна дія зовнішнього середовища нітрохи не менш необхідна, глибока і важлива...». Тім самим Рульє підкреслював, що для розвитку природи необхідна взаємодія як між «силами самого організму і середовищем» (мінливість), так й історично сформована пристосованість організмів до визначених умов існування (спадковість), які є однаково необхідними для еволюції. За Рульє, спадкові властивості історично обумовлені, вони виникли не миттєво, не відразу, а склалися протягом життя багатьох поколінь; мінливість і спадковість нерозривні і представляють собою дві сторони єдиного процесу розвитку.

Сент-Ілер при встановленні зв'язку між різними групами тварин виходив не з визнання спорідненості і поступового прогресивного розвитку форм, а з єдності «плану будови». При цьому він наголошував, що схожість будови є результатом єдності походження і спільності історії формування даних груп тварин. Еволюцію ж Сент-Ілер розумів лише як результат швидких і несподіваних перетворень одних форм в інші внаслідок зовнішніх впливів на яйце або зародок на ранніх стадіях розвитку.

На відміну від уявлень Сент-Ілера, Рульє розглядав розвиток органічного світу як дуже повільний і поступовий історичний процес, за якого відбувається накопичення дрібних змін у спадковості. За його уявленням, еволюція – це ланцюг послідовних змін, які виникають за достатньо сильних і тривалих змін в умовах існування особин виду. Під час еволюції відбувається боротьба між консерватизмом спадковості виду і впливом середовища. Хоча Рульє надавав зовнішнім умовам велике значення, він ніде не говорив про їх прямий вплив на зміну властивостей організмів та їх успадковування в ламарковському сенсі. Навпаки, Рульє стверджував про випадковість цих змін: *«Ці нові випадкові зміни в організації тварин і рослин передаються в потомство, і так як ... окрема особина може, в свою чергу, піддатися ще сильнішій зміні, то очевидно, що випадкові зміни можуть досягати в природних тілах значної міри...»*

Розуміння Рульє категорії «вид» дуже співзвучно сучасній трактовці цієї важливої структурної одиниці органічного світу і суттєво відрізняється від точки зору Ламарка. Ламарк повністю заперечував реальне існування в природі виду і визнавав тільки існування окремих особин, що змінюються: як наслідок, у природі немає вимирання, є тільки зміна. Рульє ж вважав, що, незважаючи на мінливість, за відсутності змін у довкіллі вид є одиницею відносно стійкою і консервативною. В зв'язку з таким розумінням, крім різних форм змінювання виду (які виділяв Рульє), в певних випадках можливе і його вимирання.

Рульє, по-суті, був першим вченим, який наполегливо і послідовно стверджував існування тісного взаємозв'язку між всіма організмами і фізико-хімічними умовами їх існування. *«Уявити собі тварину, як і все дійсно існуюче, узятою окремо від зовнішнього світу – є найбільший, навіть неможливий парадокс».* *«Жодна органічна істота не живе сама по собі, кожна спричиняється до життя і живе лише доти, доки перебуває у взаємодії із зовнішнім для неї світом. Це закон спілкування або подвійності життєвих начал, що показує, що кожна жива істота отримує можливість до життя частиною з себе, а частиною ззовні».* Він підготував основи науки, яка згодом отримала назву «екологія», і сформував особливе екологічне мислення, яке назвав «порівняльно-історичним методом». Рульє застосував цей метод при вивченні будови і способу життя викопних організмів («Риба-ящірка (іхтіозаур)», «Белемніти»). На підставі своїх поглядів Рульє розвивав ідею про вивчення «Зообіології» як науки про організми у всієї сукупності їх проявів у визначених умовах, розробивши при цьому широку програму досліджень з екології тварин і зоопсихології. Тим самим він на майже століття випередив дослідження по біогеоценології.

Концепції біологічної еволюції Рульє притаманний чіткий екологічний аспект. Через усі його праці красною ниткою проходить ідея про важливість взаємодії організму з довкіллям для визначення напрямку еволюції. Рульє також констатував наявність невідповідності між кількістю зародків і кількістю дорослих, статевозрілих особин і називав це «війною у природі», «природним театром війни». Однак, він не зміг відокремити природну силу, що призводить до еволюційних змін організмів.

В. Уеллс

У 1818 р. була опублікована стаття американського лікаря Вільяма Уеллса, який працював на той час в Англії. В цій праці він намагався з'ясувати, в силу яких природних закономірностей в межах одного виду людини виникли різні раси. За його думкою, раси сформувалися як пристосування до умов своєї місцевості. Уеллс вважав, що адаптованість рас до умов довкілля обумовлена фактором, аналогічним штучному добору. Але ніде він не дає назву цьому фактору. Подальше закріплення расових ознак Уеллс зв'язує зі взаємною ізоляцією рас одної від іншої.

Оцінюючи в цілому роботу Уеллса, слід відмітити, що в ній немає еволюційної концепції розвитку органічного світу як такої. Уеллс не говорить про перетворення одних видів в інші, немає навіть думки про історичну наступність форм тварин і рослин. Він розглядає лише варіювання у межах виду. Однак необхідно підкреслити й позитивні сторони: 1) штучний добір розглядається як аналог природних процесів (природного добору); 2) виникнення нових форм відбувається на основі мінливості і успадкованості ознак; 3) для закріплення нових форм необхідна ізоляція.

П. Метью

Англійський лісник Патрик Метью (1790–1874) у 1831 р. опублікував працю «Стройовий корабельний ліс і деревонасадження», у додатку до якої виклав власні спостереження та дослідження інших авторів про закономірності росту дерев у лісі. Він відзначав, що існує вибіркова загибель одних рослин та виживання інших. Метью припустив, що природний добір не тільки забезпечує виживання найбільш пристосованих дерев, але може призводити до змін видів. Однак він намагався поєднати концепцію біологічної еволюції із катастрофізмом. За Метью в природі відбувалось багато катаклізмів, в результаті яких виживала незначна кількість примітивних видів, що еволюціонували дуже швидко завдяки звільненню великих незаселених просторів. Він вважав, що така швидка еволюція пов'язана з впливом потреб, волею, і внутрішніми переживаннями організмів, тобто визнавав ламарківський механізм еволюційного розвитку. Оскільки після катастроф змінюються умови існування, створюються нові взаємовідносини, внаслідок чого еволюція йде в іншому напрямку, тобто таким чином формується різноманітність органічного світу.

Як можна відмітити, погляди Метью на еволюцію мали еkleктичний характер. Тому його претензії до Дарвіна щодо пріоритету були, м'яко кажучи, безпідставними.

Е. Бліт

В 1835 и 1937 роках Едвард Бліт (1810–1973) в своїх статтях запровадив поняття «боротьба за існування» і «виживання найбільш пристосованих». Він стверджував, що у природі існує жорстка конкуренція за поживу, і тільки найсильніший може залишити нащадків. Він вважав, що будь-які зміни є тільки негативними, оскільки порушують вже злагоджену організацію організмів. Тому нові організми будуть знищуватись добром, не витримавши конкуренцію з добре пристосованими типовими формами. Бліт не був еволюціоністом, дотримувався концепції незмінності видів і визнавав лише охоронну, консервативну роль природного добору. За його думкою природний добір слугує лише для забезпечення сталості видів.

Р. Чемберс

В 1844 р. була опублікована праця Роберта Чемберса (1802–1882) під назвою «Сліди природної історії створення». Він порівнював еволюцію з ембріональним розвитком, тобто еволюція детермінована, визначена наперед і підлегла закону неухильного вдосконалювання. Він відмічав прогресивний характер еволюційного процесу, завдяки чому розвивались все більш високо організовані форми. Прогрес забезпечується поетапним подовженням ембріогенезу. Наприклад, у риб розвиток зародка йде до деякої поворотної точки, загальної для всіх хребетних тварин, після чого формуються дорослі риби. Потім у певний момент еволюції в деяких риб ембріональний розвиток перескочив цю точку і подовжувався до наступної поворотної точки, коли з їх яєць виникли більш високо організовані істоти (земноводні). І так далі.

Чемберс, як й Ламарк, вважав умови навколишнього середовища важливим фактором, який модифікує напрям розвитку організмів. Чемберс відмічав, що у природі є боротьба за існування. На його думку, боротьба за існування слугує лише для підтримки рівноваги різних органічних форм, і він не визнавав її ролі в еволюційному процесі. Крім того, Чемберс не відкидав ролі «надприродної істоти» в еволюції.

Таким чином, у поглядах Чемберса еволюціонізм сполучався з теологією, також був суттєвим вплив Ламарка.

Цікаво, що Чемберс не був професійним вченим, але цікавився досягненнями науки, біології зокрема. Він був книговидавцем і разом з братом володів друкарнею. Задля забезпечення більшої прибутковості свого підприємства, він сам часто виступав автором праць, зазвичай під псевдонімом (Mister Vestiges). Вищезгадана науково-популярна публікація викликала значний резонанс у суспільстві та багато разів перевидавалася. Критичні зауваження до цієї праці певною мірою допомогли Дарвіну більш точно формулювати положення своєї теорії. Крім того, значний інтерес до порушених питань сприяв активному обговоренню праці Дарвіна і її сприйняттю.

Як зрозуміло з короткого огляду поглядів англійських попередників Дарвіна, їм було відомо про існування у природі боротьби за існування і природний добір. Встановлення цих явищ базувалось на досягненнях селекції тварин і рослин, а також на соціальній обстановці в Англії в той час. Справа в тому, що у першій третині ХІХ сторіччя в епоху молодого капіталізму формувався культ сили і жорсткої конкуренції. Але принципу природного добору, як видно, не надавався статус головної рушійної сили еволюційного процесу. Концепції англійських попередників Дарвіна були непослідовними і еkleктичними.

Питання для самоконтролю:

- 1) Що нового у порівнянні з попередниками дав К. Рувьє щодо розвитку еволюційної теорії?*
- 2) За що К. Рувьє критикував Ж. Сент-Ілера?*
- 3) Основи яких біологічних наук заклав К. Рувьє?*
- 4) Яка заслуга англійських попередників Дарвіна щодо розвитку еволюційної концепції?*
- 5) У чому полягають основні помилки англійських попередників Дарвіна?*
- 6) Чому не можна надати англійським попередникам Дарвіна пріоритет створення еволюційної концепції на підставі природного добору?*

1.4. ЕВОЛЮЦІЙНЕ ВЧЕННЯ Ч. ДАРВІНА

*«Містер Дарвін дав світу нову науку,
і його ім'я, на мою думку,
має стояти вище будь-якого з давніх
або сучасних філософів»*
А. Уоллес

*«В наші дні теорія еволюції викликає
приблизно стільки ж сумнівів,
скільки теорія про обертання Землі навколо Сонця,
але ми ще не цілком усвідомили
все значення здійсненої Дарвіном революції»*
Р. Докінз

Важко переоцінити значення теорії Чарльза Дарвіна (1809–1882) у розвитку біологічних наук. Це перша теорія, яка пояснювала розвиток органічного світу без залучення непізнаваних надприродних сил. Вона по теперішній час є основою сучасних поглядів на еволюцію живих організмів та є стрижнем усіх біологічних наук.

В основу своїх поглядів Дарвін поклав усі досягнення сучасної йому науки:

– ліннеївська систематична біологія з її принципами ієрархічності систематичних категорій;

– ліннеївська відмова від принципу антропоцентризму, розташування людини у світ тварин в якості особливої родини ряду приматів;

– трансформізм (вчення про безперервне змінення видів тваринного і рослинного царства та про походження форм органічного світу від однієї або декількох найпростіших форм) (Е. Жоффруа Сент-Ілер, Ж. Бюффон, Ж.-Б. Ламарк);

– досягнення палеонтології, біологічної стратиграфії і історичної геології: 1) відбуваються зміни фауни у часі, 2) чим молодший геологічний пласт, тим викопні форми більш схожі з сучасними, 3) по мірі просування від більш давніх пластів до сучасних спостерігається підвищення рівня організації організмів (Ж.Кюв'є);

– ідея цілісності організму (принцип кореляції Ж. Кюв'є: відповідність частин тіла одна одній);

– досягнення морфології і ембріології: 1) показано, що зародкове розвинення організму не є ростом готових елементів, як стверджує преформізм, а являє собою послідовне виникнення частин зародка з

недиференційованої маси – епігенез; 2) ембріологічні закони К. М. Бера: закон зародкової подібності; закон зародкової дивергенції; закон послідовної появи рис від більш великих систематичних груп до більш дрібних і наприкінці до індивідуальних; зародки вищих класів проходять стадії зародків нижчих тварин, а не дорослих форм);

– ідея єдності плану будови організмів (Е. Жоффруа Сент-Ілер);

– клітинна теорія: всі живі істоти (рослини і тварини) складаються з клітин, ріст і розвиток організмів є процесом утворення клітин та їх диференціювання (Т. Шванн);

– досягнення біогеографії та екології: закономірне розповсюдження на поверхні земної кулі рослин і тварин; значення кліматичних умов для життя та розповсюдження організмів (А. Гумбольдт, А. Уоллес, К. Ф. Рулье, Н. А. Северцов);

– виникнення первісної археології і перші свідчення давнини людського роду (знахідки викопних решток неандертальців);

– вчення Ч. Лайєлля про еволюцію Землі і принцип актуалізму (земна поверхня розвивалась повільно і безперервно під впливом постійних геологічних чинників; принцип актуалізму затверджує єдність причин геологічних процесів у минулому та в сучасному світі; слід відрізняти актуалізм від уніформізму, який не базується на порівняльно-історичному методі і наголошує постійність умов і незмінність результатів дії цих умов);

– космогонічна гіпотеза І. Канта (еволюційне розуміння розвитку всесвіту: походження Сонячної системи з газової туманності);

– демографічна праця Т. Мальтуса «Дослід про закон народонаселення» (ріст населення у геометричній прогресії, боротьба за існування).

Незважаючи на ідеї Д. Дідро, Ж. Ламетрі, К. Гельвеція, П. Гольби, Е. Жоффруа Сент-Ілера, Ж. Бюффона та інших трансформістів, домінуючим поглядом за часи Ч. Дарвіна було визнання незмінності видів. Праці Ж.-Б. Ламарка пройшли непоміченими. Сам Дарвін спочатку також дотримувався ідеї про постійність видів. Але на підставі спостережень під час навколосвітньої подорожі він переконався в тому, що види тварин і рослин не є сталими.

У Південній Америці (Уругвай та Анди) Дарвін зіштовхнувся з явищем, яке можна розглядати як **еволюцію у часі** (знахідки викопних лінивців, броненосців, мурахоїдів, сумчастих та деяких безхребетних, які схожі з тваринами, що мешкають в даний час в інших регіонах – у Центральній Америці, Австралії). На Галапагоських островах Дарвін

ознайомився з **еволюцією у просторі**, де спостерігав на різних островах різні форми в'юрків (зябликів Дарвіна) та гігантських черепах. В непостійності видів його переконало також вивчення процесів розведення домашніх рослин і тварин.

При розробці своєї теорії Дарвін відштовхувався від явища, існуючого у природі: прагнення кожного виду до розмноження у геометричній прогресії. Така здатність видів має назву **біотичний потенціал**. Однак, через опір середовища (нестача їжі, території та ін.) до дорослого (репродуктивного) стану доживає значно менша кількість особин, ніж народжується. Останні гинуть внаслідок **«боротьби за існування»**.

Таким чином, першим опорним пунктом теорії Дарвіна є встановлення наявності в природі «боротьби за існування». Це поняття слід розуміти широко, як метафору. В першу чергу – це **успіх у залишенні нащадків**. З іншого боку, це поняття слід розуміти як **залежність існування однієї істоти від іншої та від умов середовища та взаємодію між собою всіх складових системи різних видів і середовища**.

У боротьби за існування можна виділити два головних прояви:

1) **Елімінація** – зіткнення з ворогами та шкідливим впливом довкілля, зі складністю у добуванні засобів для існування і репродукції. В результаті відбувається пригнічення виду, що призводить до усунення від життя і розмноження.

2) **Змагання**, яке проявляється в двох аспектах: **активна конкуренція** (при добуванні засобів для життя), **пасивна конкуренція** (засоби захисту свого життя і життя нащадків).

Дарвін відокремлював три форми боротьби за існування: 1) внутрішньовидову, 2) міжвидову, 3) боротьбу з фізичними умовами середовища.

Міжвидова боротьба за існування. Кожен вид тварин, рослин, грибів і бактерій в екосистемі вступає в певні відношення з іншими членами цієї системи. Це боротьба за існування між особинами різних видів, боротьба за трофічні ресурси, місця мешкання та інше. Зрозуміло, що особливо жорстка боротьба існує між організмами, що належать до близьких видів, оскільки вони мають схожі життєві потреби.

Відношення між видами є складними. Вони можуть бути антагоністичними та симбіотичними. В даний час виявляють наступні взаємовідношення між видами: **хижацтво, паразитизм, антибіоз**

(аменсалізм та конкуренція), симбіоз (коменсалізм, мутуалізм). Міжвидова боротьба, як правило, призводить до створення стійких систем, в яких кожен з видів пристосовується до співіснування з іншими видами. Таким чином, вона обумовлює **кoeволюцію** взаємодіючих видів.

Боротьба з абіотичними умовами довкілля. Кожен вид для свого існування та розмноження має певний діапазон оптимуму за всіма чинниками середовища: освітленістю, температурою, вологістю, хімічним складом та ін. Вихід екологічних факторів за межі оптимальних пригнічує (в зонах мінімальних та максимальних меж витривалості) або знищує (у зонах песимуму) життя особин виду.

Дарвін прийшов до висновку, **що найбільш інтенсивною є конкуренція між особинами одного і того ж виду.**

Сама по собі боротьба за існування набуває значення для еволюції лише в одному випадку: **коли окремі особини виду або їх групи різняться за своїми якостями.** Спостереження в природі показує, що тваринам і рослинам притаманна **всезагальна мінливість** ознак та властивостей: серед нащадків навіть однієї пари батьків немає повністю однакових особин. У середніх, відносно сприятливих умовах існуючі розбіжності можуть не грати суттєвої ролі. Однак **у несприятливих умовах кожна найдрібніша відмінність може стати вирішальною** для виживання.

Таким чином, Дарвін зіставив два природних явища: суперечність між біотичним потенціалом і умовами середовища – боротьбою за існування з одного боку, та мінливістю з іншого боку. У результаті їх взаємодії в природі відбувається неминуче знищення одних особин та розмноження інших – **природний добір**. Внаслідок природного добору залишаються особини, які мали певні, сприятливі щодо конкретних умов властивості, що відрізняли їх від інших особин, які не вижили. Неминучим результатом природного добору є виникнення пристосувань, і формування на цій основі різноманітності органічного світу.

Слід нагадати, що вибіркова загибель одних і виживання інших особин була відома дослідникам до Дарвіна. Так, англійський лісник П. Метью у 1831 р. у своїй праці відмічав наступні факти щодо розвитку дерев у лісу: нерівномірний ріст одновікових дерев та виживання найбільш пристосованих. Англійський зоолог Е. Бліт за дослідження фауни Австралії опублікував статті (у 1835 і 1837 роках), в яких констатував, що в умовах жорсткої конкуренції і нестачі ресурсів шанси залишити потомство мають лише сильніші. Таким чином, низка умов, необхідних для здійснення

еволюційного процесу, була відома до Дарвіна. Але попередникам не вдалось розгледіти у відомих явищах природи джерел і причин її розвитку.

Таким чином, за Дарвіном еволюційний процес органічно, природно розвивається завдяки самому існуванню живих істот. В результаті для пояснення розвитку природи та рушійних сил такого розвитку немає необхідності залучати надприродні сили. Якщо Ламарк пояснював виникнення адаптацій недоведеним «використанням-невикористанням органів» та «прагненням» організмів до змін, адекватних умовам, то Дарвін зв'язав пристосованість з дією природного добору. Прикладів добору чимало як у дикій природі, так і в тваринництві та рослинництві (штучна селекція тварин і рослин, що здійснює людина). Незважаючи на подібність, між двома формами добору є відмінності (табл. 2).

Теорія Ч. Дарвіна була опублікована у 1859 р. під назвою «Походження видів шляхом природного добору або збереження обраних рас у боротьбі за життя». Одночасно з Дарвіном А. Р. Уоллес виклав аналогічну концепцію про роль природного добору в еволюції у статті «Про тенденції варієтетів необмежено відхилятися від вихідного типу» (табл. 2).

Відомо, що Дарвін тривалий час (біля двадцяти років) зволікав з публікацією своєї теорії. Влітку 1842 р. він виклав свої міркування у вигляді нарису, у якому була надана загальна структура його концепції. У 1844 р. Дарвін написав розширену версію об'ємом 230 сторінок. Обидві праці не були опубліковані, Дарвін лише відіслав їх своїм друзям-вченим для розгляду (Ч. Лайєллю, Дж. Генслоу, Дж. Гукеру). Після тривалої перерви у 1858 р. він повернувся до роботи над своєю теорією: провів численні додаткові дослідження, листувався зі спеціалістами, шукав нові цінні відомості.

Але у червні 1858 р. він отримав лист від Альфреда Рассела Уоллеса (1823–1913), у якому був рукопис з викладом еволюційного механізму, практично ідентичним тому, що пропонував сам Дарвін. У листі до Лайєллю Дарвін писав: «Ваші слова про те, що мене випередять, виявилися справедливою відплатою. Я ще ніколи не зустрічав настільки вражаючих збігів: якби в Уоллеса був мій рукописний нарис 1842 року, він не міг би зробити кращого короткого повідомлення про нього! Навіть ним вживаються поняття, використані мною як назви моїх глав».

В зв'язку з цим листом Дарвін сильно перейнявся з приводу морально-етичних проблем. Але Гукер і Лайєлль переконали його, що одночасна публікація його власних думок і статті Уоллеса не порушить права пріоритету. 1 серпня 1858 р. на зборах Ліннеївського товариства було подано статтю Уоллеса, витяги з рукописів Дарвіна та їх листи. Уоллес

беззастережно визнав пріоритет Дарвіна і не став досконало розвивати власне розуміння природного добору. Саме він запровадив у науковий обіг поняття «дарвінізм».

Однак, погляди Уоллеса і Дарвіна не були ідентичними. Так, Уоллес був дійстом і вважав, що зародження життя та поява свідомості у тварин і людини пов'язані з впливом Вищої Сили. Він сумнівався також у можливості походження людини від мавп. Дарвін безпосередньо не торкався питання виникнення життя, воно не входило в коло теорії природного добору. Але це не означає, що це питання не цікавило його. У своїх листах до колег Дарвін виказував думку про абіогенне походження життя ймовірно у неглибоких водоймах «в якомусь маленькому теплому ставку». Але через практично повну відсутність даних Дарвін не розвивав цю тему. У протилежність Уоллесу Дарвін був переконаний у тваринному походженні людини і опублікував у 1981 р. капітальну працю «Походження людини і статевий добір».

Таблиця 2

Порівняння штучного і природного добору

| Форма добору | Чинник добору | Спосіб схрещування | Результат добору |
|--------------|----------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Штучний | Людина | Примусове вибіркове | Формування ознак і властивостей, важливих для людини і, як правило, несприятливих для особин виду, оскільки може призводити до зниження життєздатності у природному середовищі; у диких умовах результат добору нестійкий |
| Природний | Усі фактори довкілля | Різні способи: панміктичне (випадкове), селективне (схрещування різних фенотипів), асортативне (невипадкове, схрещування за подібності фенотипів), інбридинг (схрещування споріднених генотипів) | Формування адаптацій, сприятливих для виживання і розмноження особин; веде до виникнення нового виду |

Яка сфера дії природного добору? Дарвін припустив, що **добір відбувається не за однією єдиною ознакою, а за комплексом властивостей організму, тобто за усім фенотипом**. Однак, точкою докладання добору є наявність або відсутність будь-якої ознаки чи властивості, що визначає перевагу одних індивідів перед іншими. Крім того, для результативності добору важливим є не просто виживання особини, а її здатність залишити якомога більш численних нащадків. Іншими словами, для еволюції важливим є **розповсюдження спадкової інформації, яка визначає вдалий фенотип**.

За формування концепції природного добору Дарвін в першу чергу спирався на досвід та результати селекції тварин і рослин. Дарвін відмічав велике розмаїття порід тварин та сортів рослин, різноманітність яких була значно більше, ніж в диких предків та сородичів. Причому він звертав увагу на те, що таке розмаїття базувалось на одному або обмеженій кількості предкових видів. На той час було відомо і використовувалось понад 300 сортів пшениці, близько 1000 сортів винограду, кілька сотень порід голубів і т. д.

Таким чином, **мінливість є важливим чинником еволюції органічного світу**.

Дарвін відокремлював декілька видів мінливості.

1) **Невизначена (індивідуальна)**. Під цією мінливістю Дарвін розумів появу різноманітних випадкових незначних відмінностей у окремих особин одного і того самого сорту, породи, виду, за якими, існуючи в подібних умовах, одна особина відрізняється від інших.

2) **Визначена (групова)**. Це зміна всіх особин виду в одному напрямку внаслідок впливу певних умов.

3) **Брунькові варіації**.

4) **Корелятивна**.

5) **Потворності (каліцтва)**.

6) **Мінливість через схрещування**.

7) **Мінливість через звички та використання-невикористання органів**.

У цілому за деякими винятками Дарвін правильно означив види мінливості (табл. 3).

Дарвін підкреслив, що крім мінливості, **важливим фактором еволюції є спадковість** – здатність всіх організмів передавати особливості будови, функцій і розвитку своїм нащадкам. Ця властивість була добре відомою. Дарвін детально проаналізував значення спадковості в еволюційному процесі і зробив ряд важливих

узагальнень з цієї проблеми. Він звернув увагу на випадки одноманітності гібридів першого покоління і розщеплення ознак у другому поколінні, йому була відома спадковість, пов'язана зі статтю, гібридні атавізми й ряд інших явищ спадковості.

Незважаючи на відсутність даних про природу мінливості і спадковості, Дарвін правильно визначив **головну роль невизначеної мінливості** в еволюції органічного світу. На його думку, **характер мінливості визначається, з одного боку умовами довкілля, з іншого – особливостями і станом організму**. Саме індивідуальна мінливість є джерелом значної різноманітності особин і є головним матеріалом для еволюційного процесу.

Таблиця 3

Види мінливості за Дарвіном та за сучасними уявленнями

| | За Дарвіном | Сучасна класифікація |
|----------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|
| Вид мінливості | Невизначена, індивідуальна, каліцтва | Мутаційна мінливість |
| | Визначена (групова) | Модифікаційна мінливість |
| | Брунькові варіації | Соматичні мутації |
| | Варіації через схрещування | Комбінативна мінливість |
| | Корелятивна | Корелятивна чи співвідносна мінливість, обумовлена плейотропною дією генів |
| | Мінливість через звички та використання-невикористання органів (спочатку Дарвін не враховував зазначений варіант; данина поглядам Ламарка) | Сучасною наукою не визнається |

Таким чином, потрібно запам'ятати, що **необхідними і невід'ємними умовами здійснення природного добору є мінливість і спадковість**.

Аналізуючи численні приклади мінливості у природі і селекційній практиці, Дарвін показав, що мінливість ознак індивідів відбувається випадково в найрізноманітніших напрямках, тобто **неспрямовано**. На підставі досвіду селекціонерів, власних польових досліджень та робіт інших дослідників Дарвін вважав, що **зміни самі по собі не можуть закріпитися у спадковості**. Для виникнення нових видів, краще адаптованих до змінених умов довкілля, для створення

нових порід тварин і сортів рослин із корисними у господарському відношенні ознаками, необхідний ведучий, спрямовуючий чинник. Таким фактором є природний або штучний добір. **Природний добір реалізується шляхом взаємодії умов середовища з особинами**, завдяки більш успішному виживанню і розмноженню індивідів, що мають властивості, більш адаптовані до умов існування. Штучний добір здійснює людина, зберігаючи необхідних їй особин і усуваючи від розмноження індивідів з непотрібними ознаками.

Стисло теорію Дарвіна можна викласти наступним чином. Внаслідок випадкових спадкових змін і природного добору в кожному поколінні відбувається пристосування до зовнішнього середовища найбільш адаптованих до цього середовища особин. Тобто за Дарвіном еволюція має пристосувальний характер і визначальним мірилом є рівень адаптованості організмів до умов довкілля. Теорія Дарвіна дозволила логічно з'єднати випадковий характер мінливості зі спрямованістю добору. Природний добір розглядається не як зовнішній фактор, а як біологічний прояв взаємовідносин між організмом і середовищем. Таким чином, в ході еволюції організм змінюється не внаслідок внутрішніх причин (автогенез) і не за дії зовнішніх чинників (ектогенез), а в результаті взаємодії внутрішніх та зовнішніх факторів.

За Дарвіном **центральною структурою еволюційного процесу є вид** (недарма головна праця Ч. Дарвіна має назву «Походження видів ...»). Розвиток виду, в результаті якого відбувається виникнення нових видів, визначає різноманітність всього органічного світу на усіх рівнях організації. Проблема виду займала одне із чільних місць у біології. За Ліннеєм, який відображував загальноприйнятту на той час точку зору, вид є реально існуючим, незмінним та сталим явищем природи. Альтернативна думка зв'язана із трансформістами, представником яких в першу чергу слід назвати Ламарка: видів в природі не існує, це категорія, вигадана для зручності, реальною є лише особина. З точки зору Дарвіна відповідно до його теорії, види реально існують у природі, як група подібних за морфологією, фізіологією, поведінкою і звичками особин. Але вид не є абсолютно сталим і здатен змінюватися, тому видові властивості є умовно постійними, поки не змінилися в результаті еволюційного процесу.

Механізм видоутворення за Дарвіном

1) В результаті різноспрямованої індивідуальної мінливості з'являються особини з незначними змінами ознак і властивостей.

2) Зміни, які виявились корисними для виживання і/або залишення нащадків, зберігаються природним добром. Постійно діючі природні чинники підсумовують незначні зміни, що призводить до значного перетворення ознак.

3) Процес вибіркового виживання і розмноження протягом багатьох поколінь веде до появи різновидів.

4) Поступове відокремлення різновидів призводить до появи нових видів.

Гостра внутрішньовидова конкуренція найбільш близьких за власними потребами організмів у сполученні із територіальною конкуренцією веде до вимирання проміжних форм. Такий процес Дарвін назвав **дивергенцією** (лат. *divergo* – відхиляюся, *divergere* – виявляти розбіжність). Дивергенція спостерігається у випадках збереження однієї або декількох форм, які відрізняються від середніх. Дарвін вважав, що саме дивергентність є основною рисою еволюційного процесу. Дивергентний характер еволюційного процесу є наслідком двох явищ: 1) різноспрямованість мінливості, 2) різні напрями природного добору (різні умови середовища). У результаті розбіжності ознак з одного родоначального виду утворюється декілька (або один) нових видів.

Принцип дивергенції пояснює багатство форм життя та шляхи освоєння різноманітних територій та акваторій. Завдяки дивергенції відбувається диференціація видів і їх спеціалізація.

Таким чином, **дарвінівська теорія еволюції пояснює:**

1) механізм еволюційного процесу без залучення надприродних рушійних сил – природний добір;

2) виникнення пристосувань, їх органічну доцільність і відносний характер; тобто еволюція має пристосувальний характер;

3) формування різноманітності органічного світу через дивергенцію;

4) еволюція відбувається за тісної взаємодії організму і середовища.

Після Дарвіна заперечувати наявність еволюції природи було нісенітницею. Гіпотеза природного добору була підкріплена величезною кількістю фактів, саме пояснення було так природне

і правдоподібно, що антиеволюціонізм як основа наукового світогляду перестав бути домінуючою ідеєю. Крім того, Дарвін на свійських тваринах та приматах, як на окремих прикладах, продемонстрував застосування своєї теорії. Дарвін на фактичному матеріалі показав, що еволюція відбувається як у просторі внаслідок географічної ізоляції (на прикладі в'юрків), так і в часі (на прикладі викопних гігантських лінивців і броненосців). Дарвін також надав приклад тривалого збереження якоїсь усередненої норми виду – **стазігенезу**, що відбувається шляхом елімінації будь-яких варіантів, які відхиляються від «стандарту» (наприклад, горобці, що вижили після буревію, мають середню довжину крила).

Е. Майр дуже лаконічно виклав основні положення теорії Ч. Дарвіна:

«Кожен з видів є достатньо плодючим, щоби при умові виживання і розмноження всіх нащадків, відбувалось би зростання популяції (факт).

Незважаючи на періодичні коливання, популяції залишаються приблизно однаковими (факт).

Такі ресурси як їжа обмежені і відносно стабільні з часом (факт).

Починається боротьба за виживання (умовивід).

Особини в популяції суттєво різняться між собою (факт).

Значна частина варіацій успадковується (факт).

Особини, менш пристосовані до навколишнього середовища, рідше виживають і рідше розмножуються; особини, більш пристосовані до навколишнього середовища, частіше виживають і частіше розмножуються і залишають свої спадкові риси майбутнім поколінням, що обумовлює процес **природнього добору** (факт).

Цей повільно здійснюваний процес призводить до того, що популяції змінюються, щоби адаптуватися до свого середовища, і врешті-решт, ці варіації накопичуються з часом, утворюючи нові види (умовивід)».

Якщо праця Ламарка пройшла практично непоміченою його сучасниками, то теорія Дарвіна одразу викликала жваву дискусію. З одного боку, Дарвін отримав багатьох прихильників, захисників і послідовників. З іншого боку, його концепція піддалася жорсткій критиці.

Слід відмітити, що за часів Дарвіна механізми формування спадковості та мінливості були зовсім не з'ясовані. В зв'язку з цим у теорії Дарвіна залишалася низка невирішених питань. На цій підставі супротивники його теорії цілком її відкидали разом із головною ідеєю – добором як рушійною силою еволюції.

Найбільшої критики зазнали наступні моменти.

1) Чи може природний добір, відтинаючий нежиттєздатні форми, грати творчу роль в еволюції? Антидарвіністи залишали природному добору функцію «решета» та визнавали лише стабілізуючу роль, завдяки якій знищуються форми, що відхиляються від норми, та заперечували існування рушійної, творчої форми добору.

2) Яким чином сприятливі ознаки особин, що вижили, можуть зберігатись в нащадках, не розчинююься за схрещування з особинами, які не мають цих корисних ознак? («кошмар Дженкіна»). Аналогічні міркування висувалися ботаніком і математиком А. Бенеттом. Справа в тому, що наука того часу визнавала «теорію зливої спадковості», за якої спадковість нащадка представлялася як «середнє арифметичне» спадкового матеріалу батьків.

3) Індивідуальні варіації (мутаційна мінливість) виникають з дуже низькою частотою (10^{-5} – 10^{-6}), що не може забезпечити спостережувані темпи еволюції.

Дані питання остаточно вдалося вирішити лише після досягнень молекулярної біології, розвитку загальної та популяційної генетики та їх синтезу з дарвінізмом.

Гіпотеза пангенезу Ч. Дарвіна

Під тиском аргументів Дженкіна і Беннета, які в той час вважалися безсумнівними, наприкінці свого життя Дарвін пішов на поступки ламаркізму. Він значно збільшив роль визначеної мінливості, прийняв можливість її появи відразу у великій кількості особин, признав успадковування набутих ознак і т. ін. Для пояснення механізмів реалізації вищезазначених положень Дарвін (1868 р., «Зміни домашніх тварин і культурних рослин») запропонував умоглядну гіпотезу успадковування – пангенезис (пангенез), основні положення якої полягають у наступному:

1) Кожна клітина організму здатна виробляти **гемули** (елементарні бруньки) – специфічні утворення, відповідні морфологічній структурі та функціональному стану цієї клітини.

2) Всі зміни, що виникли у соматичних клітинах внаслідок дії факторів середовища, призводять до змін у гемулах.

3) Гемули з потоком крові потрапляють у зародкові клітини та викликають в них відповідні зміни. Таким чином інформація про всі зміни в організмі, що виникли в процесі індивідуального розвитку, потрапляє до статевих клітинах.

4) При статевому розмноженні спадковий матеріал обох батьків змішується; нащадки виходять проміжними за ознаками.

Питання для самоконтролю:

- 1) Які явища, характерні органічному світу, слугують обґрунтуванням наявності природного добору?
- 2) В чому сутність різниці між градацією Ламарка і природним добором Дарвіна як рушійних чинників еволюції?
- 3) Порівняйте погляди Дарвіна і Ламарка щодо ролі зовнішнього середовища в еволюції.
- 4) Що є головним результатом еволюційного процесу за Дарвіном? Порівняйте з розумінням Ламарка «сенсу» еволюції.
- 5) За яких умов «боротьба за існування» набуває значення для еволюційного процесу?
- 6) Чому саме внутрішньовидова конкуренція є найбільш інтенсивною і жорсткою? Обґрунтуйте її значення в еволюції.
- 7) Порівняйте і дайте пояснення поняттям «боротьба за існування» і «природний добір».
- 8) Яка по Дарвіну форма мінливості є головною в еволюційному процесі?
- 9) Чому Дарвін був вимушений змінити погляди на роль в еволюції різних форм мінливості?
- 10) Опішіть виникнення довгої шиї у жирафа і парашутиків кульбаби за Дарвіним і Ламарком.
- 11) Як Дарвін розумів послідовність процесів та причинно-наслідкові зв'язки за утворення нових видів?
- 12) Порівняйте розуміння виду Ламарком і Дарвіним.
- 13) Що по Дарвіну є причиною формування різноманітності органічного світу? Порівняйте з поясненнями Ламарка.
- 14) Як, ґрунтуючись на теорії Дарвіна, можна пояснити одночасне існування примітивних і високоорганізованих форм життя? Порівняйте з поглядами Ламарка.
- 15) Яка різниця між Дарвіним і Ламарком у розумінні категорії «вид»?

1.5. СУЧАСНІ ДОКАЗИ ІСНУВАННЯ БІОЛОГІЧНОЇ ЕВОЛЮЦІЇ

*«Прийняти свою спорідненість з усім живим на землі –
це не просто науково, це, по-моєму,
ще й запаморочливий духовний політ.»*

Н. Д. Тайсон

*«Це велика помилка – теоретизувати до отримання даних.
Непомітно почнуть спотворюватися факти
відповідно до теорій, а не теорії відповідно до фактів.»*

А. К. Дойль

Існує величезна кількість фактів, які підтверджують історичний розвиток органічного світу (звісно, будь-які факти можна трактувати по-різному, якщо це буде переконливо і достовірно). Одні з них слугують безпосередніми прикладами, інші – опосередкованими. З одного боку, ці факти доводять спорідненість живих істот, з іншого демонструють історичну спадкоємність організмів і послідовну низку їх перетворень.

Палеонтологічні дані. Мабуть ці дані надають найбільш очевидні докази існування еволюції. Ще у XIX столітті палеонтологічні відомості доводили, що в окремі геологічні епохи, які по черзі змінювали одна одну, з'являлися все більш складні форми. Але цей аргумент не вважався переконливим, так як в той час (на момент опублікування еволюційної теорії Дарвіна) багато авторів намагалися пояснити його поступовими «актами творіння» все більш складних форм життя. Відсутність перехідних викопних форм, які вказували б на близьку морфологічну схожість, швидше свідчило проти принципу еволюції. Але з кінця XIX століття ситуація суттєво змінилася.

Палеонтологічні дані принципово є неповними. Це пов'язано з особливостями переходу решток організмів в скам'янілий стан (тобто з особливостями фосилізації). Для утворення скам'янілості потрібно сполучення певних умов, яке не так вже й часто трапляється (поховання під осадовими породами, у природній смолі, у вулканічному попелі або лаві, у вічній мерзлоті і т. п.).

Наявність прогалин у палеонтологічному літописі не дискредитує теорію еволюції. Навпаки, для спростування еволюційних поглядів треба пред'явити скелет, який не відповідав б еволюційному тренду, або не вкладався у хронологічну послідовність. Але таких даних немає.

Перехідні (проміжні) форми – це організми, що поєднують в собі ознаки різних видів, а саме ознаки більш древніх, первинних форм (ймовірних предків) і одночасно ознаки пізніших форм (ймовірних нащадків). Наприклад, археоптерикс за більшістю ознак (будова таза і ребер, двояко увігнуті хребці, щелепи з конічними зубами, довгий хвіст з великою кількістю хребців) не відрізняється від плазунів. Але за іншими ознаками (оперення і його особливості, зростання ключиць з утворенням вилокки, наявність напівмісячної кістки у зап'ясті передніх кінцівок, загальний об'єм мозку, збільшені зорові частини і мозочок) він схожий на птахів. Тому археоптерикс вважається одною з перехідних форм між рептиліями і птахами.

Необхідно пам'ятати, що необов'язково перехідну форму слід вважати безпосереднім попередником існуючого нового організму. В першу чергу перехідна форма слугує ілюстрацією певного еволюційного напрямку. Відомо безліч перехідних форм, які показують походження чотириногих від риб, рептилій від земноводних, птахів від динозаврів, ссавців від теріодонтів, китоподібних від наземних ссавців, коней від п'ятипалою предка і людини від стародавніх гомінід. Багато перехідних форм між живими організмами поки не знайдені. Зазвичай їх називають відсутніми ланками. Рідкість перехідних форм пояснюється неповнотою палеонтологічного літопису. Прихильники теорії переривчастої рівноваги вважають це доказом швидких стрибкоподібних еволюційних перетворень. Однак палеонтологи постійно знаходять нові викопні рештки, заповнюючи прогалини (наприклад, в 2004 році був знайдений тіктаалік – ще одна перехідна ланка між рибами і земноводними).

Є випадки, коли палеонтологічні дані дозволяють отримати достатньо повну послідовність змін форм від вихідної до сучасної. Будують так звані **філогенетичні ряди** видів (родів і т. д.). Так, В. О. Ковалевський надав повний ряд від мілкої п'ятипалої всеїдної тварини до сучасного коня. Відомий ряд для людини, китоподібних.

Морфологічні дані. Порівняльні морфологічні дослідження надають багато інформації про спорідненість або неспорідненість організмів, а також про їх еволюційний розвиток.

Спорідненість організмів демонструє подібна будова органів, навіть коли вони виконують різні функції. Це так звані **гомологічні органи**. Прикладом гомологічних органів можуть служити п'ятипалі кінцівки всіх чотириногих хребетних (рука приматів, крило летючої миші, лапа крота, плавець кита і т. п.). Незважаючи на відмінності,

пов'язані з виконанням різних завдань, кінцівки містять схожий набір кісток з одним і тим же відносним розташуванням. Простежується також гомологія п'ятипалої кінцівки і плавців деяких викопних видів кистеперих риб.

Супротивники еволюційних поглядів пояснюють це не спільним походженням, а єдиним планом творіння. Однак з позиції креаціоністів дуже важко пояснити такі явища як **рудименти**, і, особливо, **атавізми** та **недосконалість будови** організмів.

Рудиментарні органи – це структури всіх особин даного виду, що мають менші функціональні можливості в порівнянні з відповідними структурами у організмів іншого виду. Рудимент може бути й функціональним, але він виконує відносно прості або незначні функції.

Так, рудиментарні крила страусів не використовуються для польоту, а лише для підтримки рівноваги на бігу і для привернення уваги самиць. Рудиментами є очі риючих і печерних тварин, червоподібний відросток сліпої кишки, хвостові хребці, волосяний покрив тіла, вушні м'язи, бугор вушної раковини у людини, кістки задніх кінцівок пітона і т. д.

З позицій еволюційної теорії рудименти мають прогностичний характер: будь-який рудиментарний орган мав бути повністю розвинений у видів-предків.

Атавізми – це поява у деяких особин даного виду ознак, що властиві віддаленим прародичам, але відсутні у найближчих предків. Атавізми проявляються тоді, коли активуються непрацюючі у нормі предкові гени.

Можна навести багато прикладів атавізмів: додаткові пари молочних залоз, суцільний волосяний покрив на тілі, хвістоподібний придаток у людини; задні ноги у китів, дельфінів і змій; додаткові пальці у коней.

Недосконалість будови пов'язана з певною послідовністю пристосувань у процесі еволюції даного виду. Нічого не виникає на порожньому місці, з нічого. Зміни відбуваються на тлі предкової, попередньої будови тіла, що за певних обставин може призвести до невдалих конструкцій. Так, око хребетних, травна система і розташування зворотного гортанного нерву у ссавців мають певні вади.

У всіх ссавців травна система перетинається з дихальними шляхами. Це призводить до неможливості одночасно дихати і ковтати їжу, що може іноді привести до небезпечної ситуації. Еволюційне пояснення полягає в тому, що предками ссавців є кистепері риби, які заковтували повітря, щоб дихати.

Зворотний гортанний нерв проходить набагато довший шлях, ніж необхідно (від мозку до серця, огинає дугу аорти і потім повертається до гортані). Така будова може привести до паралічу лівої голосової зв'язки при аневризмі аорти. Ця проблема особливо наочно помітна у жирафа: довжина зворотного нерву у нього досягає чотирьох метрів, хоча відстань від мозку до гортані у нього всього кілька сантиметрів. Таке розташування нервів у судинах ссавці успадкували від риб, у яких відсутня шия.

Будова сітківки хребетних і головоногих моллюсків подібні, але у останніх конструкція ока більш раціональна і досконаліша. У хребетних нервові волокна і гангліозні клітини сітківки розташовані поверх світлочутливих клітин. В результаті світло повинно пройти через декілька шарів клітин. Для підвищення прозорості ці нервові волокна не мають мієлінової оболонки, що, однак, знижує швидкість передачі сигналу. Крім того, нервові волокна збираються у зоровий нерв, на місці якого на сітківці формується зона, позбавлена фоторецепторів – сліпа пляма. Таки недоліки будови ока хребетних, ймовірно, зв'язані зі способом його розвитку в онтогенезі, що дістався від віддалених предків. У останніх фоторецептори знаходилися на спинній поверхні тіла. Коли у перших хордових виникла нервова трубка, фоторецептори опинилися на стінці нервового каналу, тобто на внутрішній поверхні спини. У сучасних хребетних очі утворюються як випинання стінок нервової трубки, а фоторецептори, як і раніше формуються в їхній внутрішній стінці.

Ембріологічні дані. Ще з кінця XVIII століття багато дослідників від Гете до Бера і Геккеля звертали увагу на явище, що отримало назву **рекапітуляція**: 1) схожість ембріологічного розвитку різних організмів, 2) ембріони більш високо розвинених форм повторюють стадії нижчих форм.

Порівняльно-ембріологічні дані для підтвердження загального походження живих організмів мають таке ж значення, як й результати досліджень порівняльної анатомії щодо гомологічних органів. Сам Дарвін надавав великого значення ембріологічним даним для обґрунтування еволюційної теорії. Докази порівняльної ембріології не тільки підкріплюють сам принцип еволюції. У конкретних випадках подібність між зародками демонструє родинні зв'язки між організмами, вказуючи на спільність спадкового матеріалу.

Еволюційна історія організму проявляється в ході його ембріонального розвитку. У ембріонів ссавців на ранніх стадіях є зяброві мішки, які не відрізняються за будовою від зябрових мішків водних хребетних. У ембріонів змій і безногих ящірок розвиваються зачатки кінцівок, які потім розсмоктуються. У дорослих китів, дельфінів і морських свиней немає задніх кінцівок, але в їх ембріонів розвиваються кістки, нерви, судини кінцівок, які за подальшого розвитку ембріонів зникають. У ембріонів

людини на ранніх етапах розвитку (4–5 тижнів) є помітний хвіст з 10–12 хребцями, довжина якого досягає 10 % довжини ембріона. У дорослої людини залишається лише 4 хвостових хребця.

Наведені приклади пояснюються тим, що предки мали відповідні структури тіла, які виконували відповідні функції (зябра для дихання, кінцівки для пересування і т. д.). У нащадків, в яких відпала необхідність в старих функціях і органах, ці структури перетворюються в інші органи для виконання нових функцій або зникають.

Цитологічні, біохімічні і молекулярно-генетичні докази

Клітинна теорія, основи якої були сформовані ще в сорокових роках ХІХ століття, є однією з основ для доказу єдності всіх живих організмів. Все живе складається з клітин, принципи організації яких, основні прояви життєдіяльності і обмін речовин, є однаковими як для багатоклітинних тварин і рослин, так і для одноклітинних організмів. Основоположне розуміння клітини, що запровадили у біологію Т. Шванн і М. Шлейден, зводиться до формули: **поза клітин немає життя**.

Винятком можна вважати віруси, які не мають клітинної будови. Але розмноження вірусів абсолютно неможливо без клітин-хазяїв. Віруси мають необхідні механізми для свого відтворення шляхом перебудови функціонування клітини, тобто аналогічні власним механізмам клітини-хазяїна. Таким чином, віруси тісно зв'язані з клітинною організацією живого і можуть вважатися його особливим проявом.

Шляхи метаболізму всіх організмів вкрай схожі. Наприклад, гліколіз у всіх еукаріот і більшості прокаріот здійснюється однією і тією ж послідовністю десяти однакових реакцій при використанні одних і тих же десяти ферментів. Основним носієм енергії у всіх вивчених організмів є АТФ.

Спадкова інформація і її реалізація у всіх живих організмів здійснюється на основі нуклеїнових полімерів: ДНК і РНК. Основою розмноження клітин всіх відомих організмів є реплікація ДНК. Реплікація ДНК, синтез білка проходять за схожими механізмами. В ДНК всіх організмів використовуються 4 нуклеотиди (аденін, гуанін, тимін і цитозин). Кодування спадкової інформації є універсальним і реалізується на підставі однакових принципів: код триплетний (амінокислота кодується певною послідовністю трьох нуклеотидів – триплетом), код неперекривний (один і той же нуклеотид не може входити одночасно до складу двох або більше триплетів). Білки всіх організмів складаються з одного і того ж набору

з 20 амінокислот. До складу нуклеїнових кислот і білків входять лише *D*-форми цукрів і *L*-форми амінокислот відповідно.

Можна навести ще багато біохімічних і молекулярно-генетичних прикладів, які підтверджують думку про еволюційне походження всіх живих істот від спільного предка.

Біогеографічні докази. Біогеографія – наука, що вивчає закономірності географічного поширення тварин і рослин. З'ясовано, що кожний регіон планети має своєрідний склад організмів. Причому, не завжди існування будь-якого виду на певній території можна пояснити лише придатністю умов для проживання цього виду.

Так, у сухопутній Австралії з ссавців переважають сумчасті, хоча природні умови тут сприятливі й для інших більш високо організованих ссавців, що домінують в інших регіонах Землі. На дуже віддалених областях планети (Австралія, Південна Америка і Південна Африка) зустрічаються схожі споріднені один одному види (нелітаючі безкілеві птахи, зубасті жаби, дводишні риби), які відсутні в інших частинах світу, незважаючи на подібність умов. Кактуси виявлені тільки в пустелях Америки, хоча середовище пустель Африки і Австралії схоже з американським.

У природі часто зустрічаються випадки, коли зовсім не споріднені види мають схожі зовнішні риси. Це явище має назву «**конвергенція**». Наприклад, в пустелях Африки і Австралії є види рослин-сукулентів, які зовні нагадують кактуси Америки, хоча відносяться до інших рослинних підрозділів.

Вивчаючи в'юрків на Галапагоських островах, Дарвін виявив різні види цих птахів з неоднаковими трофічними потребами і різним зовнішнім виглядом, будовою дзьоба зокрема. Все це незалежно від того, що острови розташовані близько і умови на них подібні.

Логічно пояснити особливості географічного розподілення тварин і рослин можна тільки з позицій еволюціонізму. Визнаючи розвиток органічного світу і еволюції земної кори, зокрема дрейфу материків, та використовуючи дані палеонтології, можна отримати розумне рішення питань біогеографії.

За палеонтологічними даними перші сумчасті з'явилися близько 80 млн. років тому в Північній Америці. В Південній Америці сумчасті були поширені 40 млн. років тому, а в Австралії – близько 30 млн. тому. Згідно з теорією дрейфу материків 30–40 млн. років тому Південна Америка, Австралія та Антарктида між ними входили до складу великого континенту – Гондвани, що був розташований у південній півкулі. На підставі цих даних

припустили, що сумчасті близько 30–40 млн. років тому мігрували з Південної Америки до Австралії через Антарктиду. Це припущення підтвердилось у 1982 році: на острові Суймур, що розташований недалеко від Антарктиди, були знайдені викопні сумчасті віком 35–40 млн. років.

Таким чином, сполучення теорії біологічної еволюції, еволюції земної кори і палеонтологічних даних дозволяє розуміти шляхи поширення тварин і рослин у древності і знаходити історичну батьківщину сучасних видів. Так, Дарвін, виходячи з того, що вищі примати, горили і шимпанзе – найближчі родичі людини – мешкають у Африці, у 1872 році припустив, що перших предків людини слід шукати саме в Африці. Дійсно, саме тут, а не в Америці, Австралії, або де-небудь в іншому місці було знайдено велику кількість перехідних форм від мавп до людини – австралопітеків.

Еволюційне дерево. Кожна наука обов'язково класифікує об'єкти свого вивчення. В першу чергу це необхідно для систематизації накопичених знань. Біологічна класифікація будується за багаторівневим ієрархічним принципом, в результаті чого формується так зване «**філогенетичне дерево**». З точки зору еволюційних концепцій в основі всього дерева і на початку кожного розгалуження, кожної гілочки цього дерева стоїть предкова форма. Головний принцип будови філогенетичного дерева – визначення ступеню спорідненості, тобто встановлення об'єктивної генеалогії. Для побудови таких дерев використовують різні способи: вивчення морфології, анатомії і біохімічних особливостей організмів, дані ембріології, палеонтології і біогеографії. З сучасних методів визначення спорідненості широко застосовується порівняльний аналіз геномів і окремих послідовностей ДНК. Головне при цьому, встановити, наскільки теоретична будова відповідає реальності.

Існують спеціальні статистичні методи оцінки об'єктивності для запропонованої ієрархічної конструкції, що вимірюють так званий «філогенетичний сигнал». У еволюційного дерева і у різних його частин стабільно чіткий філогенетичний сигнал. Оскільки у дерево закладено еволюційний принцип спорідненості організмів, то значна його статистична об'єктивність слугує опосередкованим підтвердженням існування еволюції.

Задokumentовані приклади існування еволюції. За розрахунками, здійсненими на основі аналізу палеонтологічних даних і вимірювання швидкості мутування, тривалість виникнення нового виду складає в середньому 3 млн. років. Проте спостереження видоутворення (тобто еволюції) у природі, хоча це є дуже винятковою

подією, є принципово можливим. Найчастіше вдається простежити зміни на рівні окремих угруповань видів – популяціях. Зазначені дослідження не тільки доводять мінливість живих організмів, вони дозволяють виявити механізми видоутворення.

Типовим загальновідомим прикладом адаптивних змін під дією добору в змінених умовах середовища є промисловий меланізм березового п'ядуна. У 1848 році в Манчестері вперше була зареєстрована чорна форма (*carbonaria*) березового п'ядуна, яка стала швидко поширюватися. Під час промислової революції в Англії через забруднення повітря різко скоротилися кількість лишайників на стовбурах дерев. Метелики вихідної, світлої форми (*typica*), що були мало помітні на тлі світлих лишайників, стали кидатися в очі на темній голій корі. Через переважне знищення світлих метеликів птахами частота форми *carbonaria* зросла від 0 до 99 %. Аналогічні процеси на тлі індустріалізації відбувалися з десятками видів метеликів в різних країнах. Внаслідок боротьби з забрудненням повітря в 1960–1970-і роки частота темних метеликів березового п'ядуна знизилася до 5 %. У 2011 році було показано, що дана домінуюча мутація *carbonaria* виникла одного разу і відносно недавно. У 2016 році встановлено, що мутація *carbonaria* зв'язана з вбудовуванням траспозону (мобільного елемента) в ген *cortex*.

Доказом еволюції видів є поширення стійкості бактерій до антибіотиків, рослин і комах до пестицидів і інсектицидів. Так, з'явилися малярійні комарі, стійкі до ДДТ; в австралійських популяціях кролів розвинулась стійкість до міксоматозу. Подібних прикладів можна навести безліч. Вони демонструють дію еволюції в умовах тиску добору при швидкій зміні поколінь.

В якості прикладу іншого механізму видоутворення можна вказати змінення яблуневої плодової мухи у США. Спочатку ці мухи розвивалися тільки в плодах глоду. У 1647 році в Америку завезли яблуні і у 1864 році личинки яблуневої плодової мухи були виявлені в яблуках: тобто розвинулися два варіанти мух. Подальші дослідження показали, що обидва варіанти сильно розійшлися і майже не схрещуються один з одним (рівень гібридизації не більше 4–6 %).

Відомо багато випадків видоутворення через гібридизацію і поліплоїдизацію у коноплі, кропиви, первоцвіту, капусти, редьки та інших рослин.

Цікаві результати були отримані американськими біологами під керівництвом Р. Ленскі (Мічиганський університет). У 1988 році вони розпочали експеримент (який триває більше 30 років) з дослідження еволюції на прикладі кишкової палички. Це приклад експериментальної еволюції. 12 колоній бактерій були поміщені в однакове середовище, в якому була обмежена кількість тільки одної живильної речовини – глюкози. Крім того, в середовищі був цитрат. В присутності кисню кишкова паличка не може використовувати цитрат. У поколінні номер 20 000 (всього за 20

років змінилося понад 44 000 поколінь) в одній популяції відбулися кардинальні зміни: бактерії набули здатності засвоювати цитрат як джерело їжі. Вчені встановили, що спочатку пристосованість бактерій до середовища росла дуже швидко, потім її зростання сповільнилося. Самим неочікуваним результатом було те, що спочатку проста система (постійне середовище, єдине джерело їжі, відсутність генетичного обміну, відсутність екологічної взаємодії між організмами) спонтанно ускладнилася: в 9 з 12 популяцій утворилися дві раси, кожна з яких має свій тип обміну речовин, де одна раса використовує продукти життєдіяльності іншої, тобто появилися бактерії, пристосовані до окремих екологічних ніш.

Питання для самоконтролю:

- 1) Перелічить основні докази існування еволюції живої природи.*
- 2) Що демонструє палеонтологічний літопис?*
- 3) Чому палеонтологічний літопис часто є неповним? Чи спростовує неповнота літопису його доказовість?*
- 4) Чи можна вважати крила пінгвінів рудиментарними?*
- 5) У чому полягає різниця між рудиментами і атавізмами?*
- 6) Яке значення для підтвердження еволюційної концепції мають ембріологічні дослідження?*
- 7) Наведіть приклади цитологічних, біохімічних і молекулярно-генетичних доказів існування еволюції. Доказом якого аспекту еволюційного процесу вони є?*
- 8) Доведіть, на яких підставах філогенетичне дерево живої природи можна вважати одним з доказів існування еволюції?*
- 9) Наведіть приклади наявного видоутворення у природі.*
- 10) Що демонструють дослідни з експериментальної еволюції?*
- 11) Чому американські дослідники для свого експерименту обрали кишковопаличку?*

1.6. ОСНОВНІ ВЛАСТИВОСТІ І РІВНІ ЖИТТЯ. ПОХОДЖЕННЯ ЖИВОЇ МАТЕРІЇ НА ЗЕМЛІ

«Проблема походження життя є однією з найстаріших в історії людської думки»

Л. Грехем

«Пояснити походження життя на землі тільки випадком – це як би пояснити походження словника вибухом в друкарні»

Ч. Р. Дарвін

Перш ніж обговорювати проблему виникнення життя, необхідно з'ясувати, що таке життя. З одного боку, життя на Землі представлено величезною кількістю різноманітних форм, що можуть суттєво відрізнятися одна від одної. З іншого боку, всі живі форми організовані в ієрархічно підпорядковані системні рівні. У зв'язку зі значною складністю і багатогранністю не можливо дати однозначного визначення поняття «життя».

До основних властивостей живих організмів відносять наступне:

1) **наявність інструкцій для функціонування** (життєдіяльності): наявність спеціальних систем зберігання, передачі і реалізації інформації про особливості конкретної живої форми;

2) **самовідтворення** (копіювання);

3) **ієрархічність організації і внутрішня функціональна структурованість**: забезпечуються спеціальними регуляторними механізмами і компартменталізацією (розмежуванням, відділенням, відокремленням) внутрішніх частин, в яких здійснюються специфічні процеси); різні компартменти клітини або багатоклітинного організму функціонують погоджено;

4) **існування автоматичних регуляторних механізмів** для забезпечення основних проявів життєдіяльності (подразливості, адаптації, метаболізму та ін.);

5) **обмін речовин і енергії**: комплекс взаємозв'язаних і узгоджених молекулярно-біохімічних процесів для забезпечення організмів енергією, пластичним матеріалом (для будови і відновлення тіла), реагування на зовнішнє середовище та інші прояви життєдіяльності;

6) **гомеостаз**;

7) **подразливість**;

8) **адаптація**;

- 9) **ріст** організмів (збільшення розмірів і маси);
- 10) **розмноження** організмів;
- 11) **спадковість і мінливість**;
- 12) **еволюція**.

Значущими хімічними особливостями життя на Землі є:

1) **особливий хімічний склад** організмів: усі важливі полімерні речовини (ДНК, РНК, білки), за участю яких реалізуються процеси життєдіяльності побудовані на основі чотиривалентного вуглецю;

2) **асиметрія мономерів**, що слугують для побудови важливих полімерів: *L*-форми амінокислот і *D*-форми цукрів; за виразом Пастера «ця ознака є, мабуть, єдиною різкою межею, яку можна в даний час провести між хімією мертвої і живої природи»; показано, що здатність до передачі точної інформації мають тільки полімерні молекули, побудовані з асиметричних мономерів одного типу: *L*-типу для амінокислот і *D*-типу для цукрів; полінуклеотиди, синтезовані з мономерів різного типу здатності до точної реплікації не мають;

3) **наявність окислювально-відновних реакцій, що зв'язані з переносом водню і електронів**, є характерною особливістю метаболізму живих організмів;

В ієрархії живої природи виділяють шість головних рівнів: **молекулярний, клітинний, організмий, популяційно-видовий, екосистемний, біосферний**. У багатоклітинних еукаріот виділяють після клітинного ще тканинний і органний рівні. Кожен наступний рівень набуває нових властивостей, яких немає у попереднього. При розробці проблем еволюції вивчають в основному процеси на популяційно-видовому рівні. В зв'язку з тенденціями сучасної науки до комплексності, у побудову еволюційних теорій залучають практично усі рівні живої природи.

Питання про походження життя на Землі, хоча не має прямого відношення до біологічних еволюційних концепцій, все ж тісно пов'язане з ними. Якщо бути повністю послідовними, то слід розуміти виникнення життя як результат загальної еволюції матеріального світу.

Відомі декілька гіпотез щодо виникнення органічного світу:

- 1) самозародження,
- 2) стаціонарного стану,
- 3) панспермії,
- 4) створення Богом,
- 5) абіогенного виникнення життя.

Більшість положень гіпотез мають умоглядний характер. Справа в тому, що, як відмітив О. Опарін, «в даний час ми позбавлені можливості безпосередньо спостерігати ... процес зародження життя. Колосальні проміжки часу, що необхідні для окремих етапів цього процесу, позбавляють нас можливості зробити його в лабораторних умовах у тому вигляді, як він відбувався у природі».

Відповідно до сучасних уявлень, Земля сформувалася біля 4,5 мільярдів років тому, а найдавніші викопні рештки організмів – строматоліти (скам'янілі ціанобактерії) – мають вік 3,7 мільярдів років. Тобто для виникнення життя знадобилося не менше півмільярда років.

Найстаріші погляди зв'язані з визнанням **самозародження** живих організмів. Ця ідея прийшла у західноєвропейську науку від Аристотеля і панувала до кінця XVIII століття. Згідно з нею існує деяка всепроникна субстанція – «життєва сила» – активне начало, яке допомагає зароджуватися живому від неживого (наприклад, поява личинок мух з гниючого м'яса або мишей у темній шафі з брудної сорочки та жмені пшениці і т. п.). Однак, завдяки роботам Ф. Реді і Л. Пастера було доведено, що в даний час неможливе спонтанне самозародження життя.

Ще у 1699 р. Реді провів експерименти з м'ясом, яке було закрито тканиною: мухи не з'являлися. Л. Пастер довів, що мікроби не виникають в стерилізованих живильних середовищах, приєднавши до запаяної колби з добре прокип'яченим живильним середовищем S-подібну трубку з відкритим кінцем, тобто залишавши доступ повітря і «життєвої сили» до середовища. Незважаючи на це, середовище залишалося стерильним, так як спори мікроорганізмів осідали на вигнутій трубці і не могли проникнути всередину колби.

Чисто історичний інтерес представляє гіпотеза «**стаціонарного стану**», так як повністю суперечить всім даним сучасної науки. Відповідно до цієї гіпотези життя ніколи не виникало, а існувало вічно як й Земля, і весь Всесвіт.

Сутність гіпотези **панспермії** полягає у припущенні, що життя на Землі було занесене ззовні. Вперше вона була запропонована Ю. Лібихом. Зазначену точку зору підтримували багато видатних вчених: Г. Ріхтер, Г. Гельмгольц, С. Арреніус, В. Вернадський, Кельвін (В. Томсон), Ф. Крик. Ця гіпотеза має деякі підстави; так, показано, що живі організми (принаймні прості) здатні витримувати екстремальні умови відкритого космосу. У ближньому (астероїди,

комети) і дальньому (газо-пилові скупчення, протопланетні туманності) виявлені різноманітні органічні сполуки. Однак, гіпотеза панспермії не відповідає на головне питання: нехай не на Землі, нехай в інший час, але як виникло життя?

В даний час у науці панує ідея **глобального еволюціонізму**, згідно з якою усі рівні матеріального і духовного світу, тісно зв'язані між собою спільністю походження, розвиваються за загальними глобальними законами, і кожна нова форма Всесвіту є продуктом розвитку попередньої. Л. М. Краусс так образно висловив цю ідею: «Кожен атом у вашому тілі бере свій початок у зірці, що вибухнула. І, можливо, атоми у вашій лівій руці взяли свій початок в іншій зірці, ніж атоми в правій руці. Це, дійсно, сама поетична річ з тих, що я знаю про фізику: ви всі – зоряний пил. Вас не було б тут, якби зірки не вибухнули, тому що хімічні елементи – вуглець, азот, кисень, залізо, все, що необхідно для еволюції і життя – не було створено на початку часів. Вони були синтезовані в ядерних печах зірок, і єдина причина, чому вони потрапили в ваше тіло, це тому, що зірки зволили вибухнути. Забудьте Ісуса. Зірки загинули, щоб ви могли перебувати тут і зараз».

Найбільш науково обґрунтованою є концепція **абіогенного походження життя**. Однак не слід ототожнювати її із гіпотезою про самозародження. Сутність концепції абіогенного походження життя полягає в тому, що **життя** є результатом певного етапу загальної еволюції Всесвіту, а саме – є **результатом фізико-хімічної еволюції**, тоді як самозародження вимагає існування недоведеної, неіснуючої, «життєвої сили».

Вперше гіпотезу абіогенного походження життя запропонували О. І. Опарін (1924 р.) і Дж. Холдейн (1928 р.).

Відповідно до гіпотези Опаріна формування життя на Землі здійснювалось у три етапи.

1) Виникнення органічних сполук і первинного «бульйону», що містив складні органічні речовини (амінокислоти, ліпідні сполуки, вуглеводи).

2) За певних умов високополімерні органічні сполуки мимовільно збиралися у скупчення (коацерватні краплини, або коацервати), відокремлені від зовнішнього розчину. Коацервати поглинали ззовні та накопичували різні хімічні сполуки. В середині коацерватів відбувалися різноманітні реакції, з яких особливу роль грали реакції синтезу білків за рахунок полімеризації мономерів, що

надходили ззовні. За рахунок поглинання речовин і синтетичних процесів всередині коацерватних краплин, вони збільшувалися і потім дробилися на дочірні утворення. Це можна розглядати в якості прототипів росту, обміну речовин та розмноження.

3) За думкою Опаріна серед коацерватів відбувався добір в результаті чого залишилися ті утворення, що були спроможні ефективно рости і розмножуватись: формувалися білкові пробіонти. В умовах безкисневого середовища та надлишку поживних речовин першими живими істотами були анаеробні гетеротрофи. Внаслідок поступового виснаження запасів поживних речовин, з'явилися організми, здатні до фотохімічного синтезу органічних сполук – перші автотрофні організми. Їх діяльність призвела до суттєвих змін умов на Землі, в першу чергу до формування кисневмісної атмосфери, та виникнення аеробних гетеротрофів.

Подібні погляди висував й Холдейн. На відміну від Опаріна він вважав, що вперше виникли не білкові коацервати, а макромолекулярні комплекси на основі нуклеїнових кислот, що здатні до відтворення.

Низка положень гіпотези абіогенного походження життя отримала експериментальне підтвердження. У 1953 році Міллер і Юрі, відтворили умови на молодій Землі (метан, аміак, монооксид вуглецю, водяна пара, температура 80 °С, електричні розряди), через 10 днів виявили у реакційної суміші амінокислоти, сахари та нуклеотиди. Пізніше було показано, що ультрафіолетове випромінювання прискорює синтез складних органічних сполук. Експерименти з отримання різноманітних речовин, необхідних для формування живих організмів, були проведені багаторазово, і всі вони дали позитивні результати. При цьому вихідним матеріалом для синтезу були «примітивні» сполуки, розповсюджені у космосі (метан, аміак, водяна пара, ціан, формальдегід та інші). Крім електричних розрядів і ультрафіолету, в якості зовнішніх джерел енергії, необхідної для абіогенного синтезу, може слугувати вулканічна активність, радіоактивне опромінення та інші джерела (табл. 4). Ще суттєвою умовою для виникнення та подальшої перебудови важливих для життя органічних сполук було те, що на архаїчній Землі практично не було вільного кисню, тобто середовище мало суто відновлювальні властивості, і нестійкі до окислення органічні молекули могли зберігатися.

Ймовірні джерела енергії первісної хімічної еволюції

| Джерело енергії | Величина доступної енергії у рік, Дж/м ² |
|---------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|
| Сонячна радіація | 10 900 000 |
| В тому числі УФ-опромінення | Від 119 000 (довжина хвилі 300 нм) До 650 (довжина хвилі < 150 нм) |
| Коронні розряди | 126 |
| Блискавки | 42 |
| Природна радіоактивність Землі | 117 |
| Ударні хвилі в космосі і акустика хвилі в атмосфері | 46 |
| Сонце, вітер і космічне випромінювання (корпускулярні потoki) | 8 |
| Вулканічне тепло | 6 |

Таким чином, першим етапом еволюції життя на Землі є **пребіотична**, або **хімічна еволюція**. В ході хімічної еволюції виникають молекули, що мають принципове значення для появи і розвитку живих організмів. Однак, доведена можливість небіологічного (абіогенного) виникнення складних органічних сполук ще не доводить можливості абіогенного походження структур, здатних до ензиматичного обміну речовин і самовідтворення. Головними проблемами щодо доказу виникнення життя природним шляхом внаслідок хімічної еволюції є наступне:

1) Яким чином відбувалось підвищення концентрації органічних речовин, оскільки за умов абіогенного синтезу вони виникають у незначній кількості. Висока ж концентрація речовин у середовищі необхідна для здійснення наступних реакцій, результатом яких буде поява більш складних органічних сполук, полімерів тощо.

2) Нез'ясованим остаточно є питання, як здійснювалася конденсація мономерів у полімерні молекули – полімеризація.

3) В біохімічних процесах сучасних живих організмів приймають участь лише *L*-амінокислоти і *D*-ізомери простих сахарів. У проведених експериментах абіогенного синтезу отримували рацемати ізомерів.

4) Яким чином з хаосу різноманітних речовин та реакцій між ними, які у водному розчині взаємно перехрещувалися самим різним

способом, могли утворитися цілісні надмолекулярні системи навіть примітивні, але здатні на тривалий термін відокремитися від зовнішнього середовища, взаємодіяти з ним і здійснювати обмін речовин? Як здійснився перехід від складних органічних речовин до простих живих організмів?

5) Яким чином без необхідних ензимів відбувалась первісна реплікація полімерних молекул, тобто самовідтворення, як сформувалися механізми копіювання і передачі інформації нащадкам?

Незважаючи на складність зазначених питань, вони поступово вирішуються. Завдяки досягненням і відкриттям хімії, геохімії, геології, космології, синергетики та інших галузей знання залишається все менше білих плям і невирішених питань.

Дж. Бернал (англійський вчений, автор варіанта концепції абіогенного походження життя – теорії біопоезу, 1947 р.) припустив, що місцями підвищення концентрації органічних речовин могли бути лагуни, де йшло інтенсивне випаровування рідини. В якості матриць, на яких відбувалось конденсація мономерів у полімери, слугували глинисті мінерали морських лагун. Аналогічну гіпотезу пізніше запропонував шотландський хімік А. Кейрнс-Сміт; згідно з нею, структурну роль могли виконувати мікропори глинистих мінералів, на внутрішній поверхні яких могли осідати і полімеризуватися молекули. За даними ізраїльських вчених, в таких умовах можуть виникати довгі білкові ланцюжки. Крім того, у глинистих мінералах могли накопичуватися солі металів і виконувати роль каталізаторів. Стінки мінералів могли виступати в якості клітинних мембран, і забезпечити необхідну компартменталізацію внутрішнього простору (де протікають процеси полімеризації та інші складні хімічні реакції), і зовнішнього середовища. Створення компартментів, що вкрай необхідні для оптимізації і регулювання обміну речовин у пробіонтів, могли забезпечувати ліпідні сполуки. Показано, що останні при змішуванні з водою здатні спонтанно утворювати везикули. Штучні везикули можуть «рости», «поділятися», а найважливіше – мають вибіркочувальну проникність. А це сприяє створенню внутрішнього середовища зі своєрідним складом і концентрацією, яке буде відрізнятися від зовнішнього.

Численні експерименти показали, що поліпептидні та полінуклеотидні ланцюги можуть бути отримані в абіотичних умовах за відсутності складних клітинних механізмів. Особливу роль у процесах полімеризації могли грати поліфосфати, які в умовах молоді Землі утворювалися у великій кількості.

С. Понамперума за допомогою поліфосфатів і короткохвильового ультрафіолету здійснив абіогенний синтез АТФ, яка є основним безпосереднім джерелом енергії у всіх сучасних організмів.

Таким чином, наука в даний час має у своєму розпорядженні переконливі спостереження і численні експериментальні дані, які дозволяють вважати, що в ранній період існування водойми земної гідросфери містили поряд

з неорганічними солями також і різноманітні органічні речовини – прості і складні мономерні та полімери, а також багаті енергією сполуки, здатні вступати в численні взаємодії між собою.

Можна вважати, що у даний час вирішена проблема абіогенного асиметричного синтезу органічних речовин. Доведено, що в певних умовах він цілком можливий. Так, в лабораторних умовах у фотохімічній реакції під впливом циркулярного поляризованого ультрафіолетового світла були отримані асиметричні амінокислоти. Показано, що такого роду світло дійсно існувало на молодій Землі. Інший можливий шлях отримання асиметричних органічних молекул до появи життя припустив Бернал: синтез речовин відбувався на поверхні несиметричних (правих або лівих) кристалів кварцу, що знайшло своє експериментальне підтвердження.

Згідно з іншою гіпотезою, до виникнення життя могло призвести сильне порушення дзеркальної симетрії у вигляді стрибкоподібного переходу. За проведеними розрахунками в умовах первісної Землі стрибкоподібний перехід органічних молекул, що існували, з симетричного стану в асиметричний має високу ймовірність. Основні етапи процесу за цими уявленнями наступні: перший – абіогенне утворення і накопичення органічних молекул у вигляді рацемічних сумішей; наступний етап – порушення дзеркальної симетрії у рацемічному «бульйоні» і формування тільки одного типу асиметричних молекул.

Інші вчені вважають, що в результаті геохімічних реакцій виникали лише рацемічні суміші. Добір ж окремих оптичних ізомерів здійснювався внаслідок формування молекулярних структур більш високого порядку, білкових α -спіралей, зокрема.

Експериментально показано, що полінуклеотиди можуть спонтанно утворювати з поліпептидами складні багатомолекулярні комплекси, що відокремлюються від оточуючого розчину у вигляді індивідуальних систем типу коацерватних краплин. Це свідчить про те, що здатність до структурної самоорганізації виникає на добіологічному етапі. Такі системи, що самоорганізуються, ймовірно, грали провідну роль у процесі виникнення життя з неживої матерії.

Встановлено, що полінуклеотиди здатні до якісно особливої хімічної реакції – матричного синтезу, тобто до самовідтворення. Важливу роль у поясненні добіологічної еволюції відіграли досліди Л. Оргела. В одному з експериментів він показав, що короткі полінуклеотиди поліА (5–10 мономерів) можуть бути синтезовані в присутності довгого комплементарного полімеру поліУ. Це експериментально показує можливість існування у звичайному хімічному середовищі автокаталітичного циклу молекулярного відтворення за принципом компліментарності. Зазначений цикл означає, що полінуклеотидні молекули мають інформацію для власного відтворення. Якщо зіставити властивості полінуклеотидів і поліпептидів, можна відмітити, що перші здатні до самовідтворення, а поліпептидам властива істотна каталітична активність.

В результаті зміг утворитися хімічний симбіоз, що забезпечив своєрідну «взаємодопомогу» двох зазначених типів молекул у тривалому еволюційному процесі боротьби за виживання і відтворення. Необхідною умовою такого процесу є наявність у середовищі («первісному бульйоні») достатньої кількості відповідного полімеру. Лише матричний синтез і автокаталітичний цикл в змозі створити істотне підвищення концентрації.

Сучасні наукові уявлення про походження життя ґрунтуються на двох різних точках зору відносно того, що вважати першим етапом у виникненні живих організмів. Згідно з підходом під назвою **голобіоз**, первинними були структури, які мали здатність до елементарного обміну речовин при участі ферментів. Інший підхід – **генобіоз** – припускає, що первісною була молекулярна система, якій притаманне генетичне кодування і, яка, відповідно, здатна до самовідтворення. В будь-якому випадку це був дуже тривалий процес. Академік Б. С. Соколов висловився так: «Шлях, який пройшов органічний світ від бактерій до нас з вами, більш простий, ніж шлях, який зв'язав складні, але передбіологічні молекули з біологічною еволюцією, сформувавши перших прокариот, що самовідтворюються».

У 1971 році М. Ейген запропонував гіпотезу добіологічної молекулярної еволюції. Ейген застосував ідею дарвінівського добору і еволюції на молекулярному рівні. За його думкою у великій і неоднорідній популяції молекул РНК, що мали здатність до самовідтворення, відбувалася конкуренція за високоенергетичні мононуклеотиди. Внаслідок помилок при копіюванні виникали різні варіанти початкових молекул РНК, що забезпечувало добір найбільш «ефективних» молекул. Еволюційну перевагу мали тільки ті молекули, що могли продуктивно самовідтворюватися за матричним механізмом і, тим самим, передавати інформацію про свою структуру. Такий добір відбувався в процесі хімічної еволюції і визначався виключно звичайними фізико-хімічними законами. Для подальшого виживання відібрані молекули РНК мали кооперуватися з іншими типами молекул, які сприяли б підвищенню швидкості і точності копіювання, а також збільшенню об'єму інформації, що може передаватись. Молекулами для кооперування могли стати поліпептиди або інші речовини. Така кооперація забезпечувала формування **автокаталітичного циклу**, особливістю якого є прискорення реакції власним продуктом (або вихідною речовиною). Реакції автокаталітичного циклу, як відомо, мають значну перевагу перед

реакціями, що отримують каталізатор ззовні і тим більше – перед некаталітичними реакціями.

Суто теоретичні розробки Ейгена є базою для гіпотези, що має назву «світ РНК». Поштовхом до її розробки стало відкриття особливих видів РНК – **рибозимів**. Особливою властивістю рибозимів є їх здатність слугувати каталізаторами біохімічних процесів, зокрема, формування пептидних зв'язків. Таким чином, РНК може виконувати відразу дві функції, що у сучасних організмах реалізуються окремо білками (каталіз) і ДНК (збереження спадкової інформації). Автокаталітичні структури на основі РНК, які описані вище, зрештою залучали інші сполуки (ДНК, поліпептиди, ліпіди, вуглеводи та ін.), що призвело до виникнення сучасних форм життя.

Гіпотеза «світу РНК» має багато невирішених проблем (зокрема, докази їх абіогенного синтезу), однак не можна заперечувати її перспективність. Так, експериментально показано, що молекули РНК здатні до повноцінної хімічної еволюції. Л. Оргел провів експеримент, в якому до розчину РНК, здатної до самореplikації, додали бромистий етидій, що блокує синтез РНК. Поступово, зі зміною «поколінь» РНК у експериментальній суміші з'явилися молекули, стійкі до дуже високих концентрацій отрути.

Гіпотеза «світу РНК» дозволяє розірвати замкнуте коло в проблемі абіогенного походження життя: 1) практично всі реакції в організмах відбуваються завдяки білкам-ензімам, 2) білки не можуть самостійно реплікуватися, а синтезуються на підставі інформації, закладеної у ДНК, 3) подвоєння ДНК, що необхідно для передачі інформації, відбувається тільки за участю білків і РНК. Зазначене коло вимагало визнання спонтанного виникнення складної системи взаємозв'язку ДНК-РНК-білок.

У сучасних організмах можна знайти сліди «світу РНК», при цьому РНК бере участь у всіх критично важливих процесах життєдіяльності:

- 1) основний носій енергії – АТФ, яка є рибонуклеотидом;
- 2) біосинтез білка нездійснений без різних видів РНК: матричної РНК, транспортної РНК (доставляє амінокислоти до рибосом і реалізує генетичний код), рибосомної РНК (формує активний центр рибосом для каталізу утворення пептидних зв'язків між амінокислотами);
- 3) репликація ДНК неможлива без РНК: для ініціації процесу подвоєння ДНК необхідна РНК; відновлення теломер хромосом

здійснюється ензимом теломеразою, до складу якої входить РНК-матриця;

4) при зворотній транскрипції інформація з РНК переписується в ДНК;

5) для дозрівання РНК використовуються різні РНК, що не кодують білки – малі ядерні РНК, малі ядерцеві РНК та ін.;

6) багато вірусів зберігають свій генетичний матеріал у вигляді РНК.

Крім заперечень щодо окремих питань, противники концепції абіогенного походження життя висувають головний, за їх думкою, аргумент: статистична неймовірність формування живих істот. Так, відомий британський математик і астроном у поважному журналі *Nature* Ф. Хойл пише: «Імовірність формування життя з неживої матерії – один з числа з 40 000 нулів після нього... Це досить багато, щоб поховати Дарвіна і всю його теорію еволюції». Це суто метафізичне розуміння еволюції. Р. Докінз так відповідає на доводи подібного типу: «Імовірність виникнення в результаті випадкового угруповання окремих частин життєздатних коня, жука або страуса цілком порівняна з імовірністю появи «Боїнга». У цьому-то, коротко полягає улюблений аргумент креаціоністів – але придумати його могли тільки люди, що абсолютно не розбираються в механізмі природного добору: люди, які вважають, що природний добір – це свого роду рулетка, тоді як насправді це – при правильному розумінні терміна «випадковість» – щось зовсім протилежне».

Виникнення життя – це не стрибкоподібний перехід від окремих молекул до живої клітини, а результат тривалої еволюції всього Всесвіту. Виникнення життя – це результат закономірних перетворень, що відбулися за певного збігу умов.

Питання для самоконтролю:

1) Поясніть, які властивості живої природи притаманні кожному з її рівнів?

2) Перелічить основні підходи до рішення питання про виникнення життя на Землі і стисло надайте їх суть.

3) Чи вирішує гіпотеза панспермії проблему виникнення життя?

4) Викладіть основні положення гіпотези Опаріна-Холдейна.

5) Які дослідження довели принципову можливість абіогенного виникнення важливіших органічних полімерних молекул?

6) Які питання вимагають остаточного вирішення для доказу абіогенного походження життя?

7) В чому полягають переваги гіпотези «світу РНК»?

РОЗДІЛ 2. ОСНОВНІ ПОЛОЖЕННЯ СИНТЕТИЧНОЇ ТЕОРІЇ ЕВОЛЮЦІЇ. МІКРОЕВОЛЮЦІЯ

З початку ХХ століття після повторного відкриття законів Менделя почався бурхливий розквіт генетики. Важливими досягненнями генетики, що мали значення для еволюційної концепції, були встановлення дискретності спадкових детермінант і хромосомна теорія спадковості, дослідження особливостей мутаційних процесів у природних популяціях та ін. Але багато генетиків того часу вважали, що для пояснення механізмів еволюції достатньо генетичних законів, і стали протиставляти генетику еволюційній теорії Дарвіна, відкидаючи провідну роль природного добору.

Завдяки роботам видатних генетиків С. С. Четверикова, Р. Фішера, С. Райта, Дж. Холдейна, М. П. Дубініна, І. І. Шмальгаузена та інших вдалося ліквідувати це протистояння. З тридцятих-сорокових років ХХ століття почався синтез головних положень теорії Дарвіна і нових досягнень біологічних наук: загальної генетики, популяційної генетики, систематики, еволюційної ембріології, біогеографії, екології, молекулярної біології, молекулярної генетики та ін. На засаді цього синтезу сформувалася **синтетична теорія еволюції (СТЕ)**. В ядрі СТЕ дарвінівський природний добір, закони спадковості та популяційна генетика. В новій еволюційній концепції провідним стало розуміння, що в якості елементарного суб'єкта еволюції є не організм («організоцентризм»), а певне об'єднання організмів виду – популяція («популяціоцентризм»).

Характерною рисою синтетичної теорії еволюції (СТЕ) є **експериментальне** вивчення різних моментів еволюційного процесу, використання різноманітних експериментальних і математичних **моделей**, впровадження **математичних методів аналізу** тощо.

Для того, щоб зрозуміти, як відбувається розвиток органічного світу, необхідно вичленити головні складові еволюції, на підставі чого можна надати пояснення всьому процесу. Недарма Ч. Дарвін свою головну працю назвав «Походження видів...». СТЕ в першу чергу вивчає **еволюційні процеси, що відбуваються усередині виду, тобто мікроеволюцію. Об'єктом мікроеволюції є формування мінливості у популяціях і механізми, що призводять до виникнення нового виду.**

М. В. Тимофєєв-Ресовський запропонував виділяти в еволюційному процесі **елементарну еволюційну подію**, яка

складається з наступних компонентів: **1) створення елементарного (первинного) еволюційного матеріалу, 2) елементарна еволюційна одиниця, 3) елементарна еволюційна зміна.**

Елементарні еволюційні зміни відбуваються за допомогою **елементарних еволюційних факторів**. Така методологічна постановка надає можливість експериментально з'ясувати механізми, завдяки яким здійснюється еволюція.

Розуміння, як створюється первинний еволюційний матеріал, шляхи змін організмів неможливо без формування чіткого наукового розуміння **спадковості, мінливості, виду і його внутрішньої структури**. Завдяки сучасним уявленням про зазначені явища став здійсненним подальший розвиток еволюційної теорії Дарвіна.

2.1. СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО СПАДКОВІСТЬ І МІНЛИВІСТЬ

Поглянь на еволюцію життя. Мільярди років тому з'явилися праамеби. Що вони вміли? Повторюватися. Яким чином? Завдяки стійкості спадкових рис. Якби спадковість була насправді безпомилковою, на Землі до сих пір не було нікого, крім амеб. А що сталося? Так, помилки! Біологи називають їх мутаціями. Ну що таке мутація, як не сліпа помилка? Непорозуміння між батьком-передавачем і нащадком-приймачем? За образом і подобою своєю, так, – але не в точності! Чи не стереотипно! І так як подоба весь час псувалася, з'явилися трилобіти, гігантозаври, секвої, кози, мавпи і, нарешті, ми.

С. Лем

Спадковість – властивість живих організмів передавати потомству свої ознаки і особливості. Завдяки спадковості здійснюється збереження та відтворення у нащадків основних ознак зовнішньої і внутрішньої будови, фізико-хімічних особливостей і життєвих функцій батьків.

Спадковість забезпечується корпускулярними елементами – хромосомами. Встановлення корпускулярної, дискретної природи спадковості явилось тим основоположним моментом, який беззастережно відкинув заперечення проти теорії Дарвіна, засновані на визнанні зливої спадковості («кошмар Дженкіна»).

Хромосомна теорія спадковості була сформульована на початку ХХ століття. Головний внесок у її створення внесли американський цитолог У. Саттон, німецький ембріолог Т. Бовері і американські генетики Т. Морган та його співробітники К. Бріджес, А. Стертевант, Г. Меллер.

Основні положення хромосомної теорії спадковості полягають у наступному:

- 1) Гени знаходяться в хромосомах.
- 2) Гени розташовані в хромосомах у лінійній послідовності.
- 3) Різні хромосоми містять неоднакову кількість генів. Крім того, набір генів кожної з негомологічних хромосом є унікальним.
- 4) Алелі генів посідають однакові локуси (місця) у гомологічних хромосомах.

5) Гени однієї хромосоми утворюють групу зчеплення, тобто успадковуються переважно спільно (зчеплено). Завдяки цьому деякі ознаки успадковуються разом. Кількість груп зчеплення відповідає гаплоїдному числу хромосом даного виду (у гомогаметної статі) або більше на одну (у гетерогаметної статі).

6) Зчеплення порушується внаслідок кросинговеру, частота якого прямо пропорційна відстані між генами в хромосомі.

7) Кожному виду притаманний певний набір хромосом – каріотип.

Піонером в області з'ясування природи спадковості був П. Л. Мопертюї (1698-1759). Він був першим дослідником генетики людини, спираючись при цьому на математичну теорію ймовірності. Намагаючись зрозуміти природу спадковості, він провадив численні дослідження зі схрещування тварин. Значно випередивши свій час, Мопертюї створив корпускулярну теорію спадковості. Згідно з його теорією, існують особливі частинки, які здатні взаємно притягатися, роз'єднуватися, домінувати та незалежним чином сполучатися. Зазначені частинки цілком можна вважати аналогами сучасних генів. Він передбачав факти, що були встановлені пізніше Менделем, а також кон'югацію хромосом та їх незалежне розходження.

Згодом хромосомна концепція була уточнена. Гени не є неподільними, а відтак не є одиницями мутації, рекомбінації та функції, як вважав Морган. У 20–30 роках ХХ століття О. С. Серебровський і М. П. Дубінін показали, що гени мають складну природу, поділені на різні структури, отже є можливими внутрішньогенні як мутації, так і рекомбінації.

Подальший розвиток розуміння спадковості пов'язаний з іменами американських вчених Р. Бріттена і Е. Девідсона. У 1971 р. вони висунули гіпотезу про існування *структурних* (що кодують конкретні білки, ензими тощо) і *регуляторних* генів, тобто **гени не є рівнозначними у функціональному відношенні**. Саме регуляторні гени контролюють механізми, що забезпечують репродуктивну ізоляцію. Регуляторні гени змінюються незалежно від структурних генів і викликають швидке перетворення (у масштабах геологічного часу) на морфологічному і фізіологічному рівнях.

У 1975 році М.-К. Кінг і А. Уїлсон у роботі «Еволюція на двох рівнях у людей і шимпанзе» на підставі зіставлення молекулярної дивергенції (по білках) і особливостей анатомії і поведінки, сформулювали висновок, що еволюційні зміни, в першу чергу, ґрунтуються на змінах експресії генів, а не на змінах амінокислотної послідовності білків. Дослідження жаб, птахів, ссавців, людиноподібних мавп виявили суттєву невідповідність між

еволюцією білків і морфологічними перетвореннями. На підставі цих досліджень зроблено висновок, що основою морфологічної еволюції є еволюційні зміни в регуляторних системах. Аналогічне припущення зробив Ф. Жакоб: дивергенція і спеціалізація відбуваються внаслідок мутацій, що змінюють регуляторні контури, а не хімічні структури. Вказані дані підкреслюють важливу роль в еволюції саме регуляторних структур у спадковому матеріалі.

На початку ХХ сторіччя (В. Йогансен, 1909 р.) були сформульовані поняття генотипу і фенотипу та відношення між ними. **Генотип** – сукупність всіх генів організму та є його спадковою основою. **Фенотип** – сукупність всіх ознак і властивостей організму. Фенотип не передається у спадок, успадковується лише генотип.

Необхідно підкреслити, що початкове уявлення про жорстку детермінацію ознак спадковими елементами вступило в протиріччя з набутими новими фактами і ускладнило розвиток СТЕ. По мірі розвитку генетики замість вищезазначеної простої схеми були відкриті різні варіанти впливу генів на прояв (визначення) ознак, тобто на фенотип, та особливості прояву генів.

Було виявлено, що один ген може брати участь у визначенні декількох ознак, тобто проявляти **плейотропний** ефект. Виявлено також, що прояв однієї ознаки може залежати від взаємодії декількох генів – явище **комплементарності**. Формування кількісної ознаки, як правило, визначається кількістю різних генів, що взаємодіють (**полімерія**). Може спостерігатися пригнічення прояву одного гена іншим неалельним геном (**епістаз**). Крім того, гени можуть проявлятися у фенотипі не у всіх особин, які є носіями цього гена, тобто мати певний рівень **пенетрантності** (частоти фенотипового прояву гена в популяції). Також ген в залежності від умов середовища або від дії інших генів може мати різну ступінь фенотипового прояву – **експресивність**. Було знайдено, що прояв кожного гена може залежати від його генетичного оточення, тобто положення у хромосомі.

Складні біохімічні і морфо-фізіологічні ознаки формуються внаслідок роботи складних комплексів генів, які експресуються спільно, які виконують одну спільну кінцеву функцію та пов'язані регуляторними взаємодіями. Для таких комплексів була запропонована назва «**генна мережа**».

Будь-яка генна мережа має:

1) **ядро** – групу генів, що забезпечують безпосереднє виконання функцій мережі,

2) **центральні регулятори** – транскрипційні фактори, які координують роботу генів ядра; така координація забезпечується взаємодією транскрипційних факторів із сайтами у генах ядра в їх регуляторних областях;

3) **рецептори**, що запускають роботу генної мережі у відповідь на зовнішні сигнали;

4) **шляхи передачі сигналів** з рецепторів генної мережі до центральних регуляторів.

Таким чином, генотип не є простою сумою генетичних детермінант, що його складають. Генотип є складною системою взаємодіючих між собою окремих генів і генних комплексів. Крім того, на кількісний прояв генів (пенетрантність і експресивність) суттєво впливають умови зовнішнього середовища.

Необхідно розуміти, що генотип визначає не конкретний фенотип, а лише **норму реакції** організму – **різний фенотиповий прояв ознаки**. Конкретний фенотиповий прояв ознак формується в процесі індивідуального розвитку і є результатом взаємодії конкретного генотипу з конкретним комплексом факторів внутрішнього і зовнішнього середовища. В результаті схожі фенотипи можуть бути з різними генотипами, і навпаки, однакові генотипи можуть створювати різні фенотипи. Формально вищесказане можна зобразити наступним чином:

генотип → **фенотип**,

генотип ≠ **фенотип**,

генотип + онтогенез + зовнішні умови + внутрішні чинники = фенотип.

Мінливість – здатність живих організмів набувати нові ознаки. Розрізняють генотипову (спадкову) і модифікаційну (неспадкову) мінливість.

До **генотипової мінливості** відносять такі **зміни ознак**, які **визначаються генотипом і зберігаються у низці поколінь**. Генотипова мінливість складається з **мутаційної** та **комбинативної** (рекомбінативна) мінливості.

Основи вчення про мутації закладені голландським вченим Г. де Фризом (1848–1935). За Фризом основні властивості мутацій наступні:

1) мутації виникають стрибкоподібно, без переходів; 2) мутація, що виникла, стійкіша на відміну від фенотипових змін; 3) мутації виникають неспрямовано; 4) одна і та ж мутація може виникати повторно; 5) мутації можуть бути як корисними, так і шкідливими. В цілому, вказані властивості мутацій визнаються сучасною генетикою.

У 1889 р. де Фриз опублікував працю «Внутрішньоклітинний пангенезис», де розвинув гіпотезу Дарвіна про механізм відтворення в потомстві ознак попередніх поколінь – гіпотезу пангенезису. У 1900 р. він (незалежно від К. Корренса і Е. Чермака) перевідкрив закони Г. Менделя. Де Фриз для пояснення процесу еволюції сформулював мутаційну теорію видоутворення. Раніше аналогічну теорію запропонував ботанік С. І. Коржинський (Праця «Гетерогенезис і еволюція. До теорії походження видів», 1899 р.).

Погляди де Фриза на спадковість і видоутворення можна викласти у наступних тезисах. 1) Ядра клітин містять якийсь фактори – пангени, які визначають всі ознаки цілого організму. Панген не є клітиною або органом, а є елементом ядра. 2) В протоплазму входять лише ті пангени, що визначають тип клітин. На підставі цього відхилявся принцип Ламарка про успадковування набутих ознак. 3) Пангени не можуть змінюватись поступово, а лише стрибкоподібно. Зазначену стрибкоподібну зміну ознаки де Фриз назвав мутацією. 4) Оскільки де Фриз вважав, що живий організм є мозаїкою відносно незалежних ознак, він стверджував, що утворення нових стабільних форм можливо лише шляхом стрибкоподібних змін ознак. 5) Види виникають внаслідок спонтанної і незалежної від умов середовища зміни пангенів: спонтанна трансформація пангенів призводить до мимовільного виникнення видів. 6) Непомітні, проміжні переходи між видами малоймовірні. 7) Видоутворення – це не поступовий процес пристосування до умов довкілля (дарвінізм), а стрибкоподібне породження одним видом іншого виду (сальтаціонізм). Природний добір лише відтинає невдалі форми.

Таким чином, у теоріях Коржинського і де Фриза в якості головного еволюційного фактору визнавалась дискретна мінливість, провідна роль природного добору заперечувалась. Це було пов'язано з нерозв'язністю в той час протиріччя в еволюційному вченні Дарвіна між важливою роллю дрібних ухилень та їх поглинанням за схрещування. Однак розвиток генетики вже у перші десятиріччя ХХ сторіччя спростував усі основні положення мутаційної теорії видоутворення. Дослідження де Фриза проводились на різних видах енотери (*Oenothera*), які є складними гетерозиготами по транслокаціях. Внаслідок цього під час експериментів відбувалось не вищеплення мутантів, а проявлялася складна комбінативна мінливість.

Здатність до мутацій є універсальною властивістю всіх живих організмів. Мутації можуть виникати в будь-яких клітинах організму й викликати будь-які зміни генетичного апарата й, відповідно, фенотипу. Мутації, що виникають у статевих клітинах організму, успадковуються при статевому розмноженні, а в нестатевих клітинах – успадковуються тільки при безстатевому або вегетативному розмноженні.

Залежно від характеру змін генетичного апарата, розрізняють мутації генні, хромосомні та геномні. Хромосомні та геномні мутації, як правило, призводять до значного погіршення стану організму, зниження репродуктивних здатностей і можуть привести до його загибелі. Серед геномних мутацій винятком є поліплоїдія (кратне збільшення кількості хромосомних наборів). Поліплоїдія, як правило, призводить до підвищення рівня процесів життєдіяльності, збільшення розмірів організмів і продуктивності. Однак, в певних випадках, коли кількість хромосомних наборів непарна, може знижуватися плодючість організмів через порушення мейозу і, відповідно, утворення неповноцінних гамет. Поліплоїдізація характерна для рослин і значно рідше зустрічається у тварин.

Головною причиною винятковості поліплоїдії у тварин є те, що у останніх розповсюджена двостатевість. У таких організмів внаслідок поліплоїдії виникає зміна співвідношення статевих хромосом і аутосом, що призводить до ускладнення визначення статі, в результаті чого формуються нежиттєздатні і безплідні форми. Проте у організмів, що розмножуються партеногенетичним шляхом і гермафродитів, поліплоїдія є звичайним явищем. В той же час у соматичних тканинах багатоклітинних організмів поліплоїдія досить поширена.

Генні мутації обумовлені змінами у нуклеотидній послідовності генів: випадання окремих нуклеотидів, додавання окремих нуклеотидів, заміна одних нуклеотидів іншими, повторювання окремих нуклеотидних послідовностей або їх інверсія. Алелі різних генів розрізняються за своєю стійкістю до мутування: в *стійких* алелях зміни спостерігаються відносно рідко, в *нестійких* – мутації відбуваються частіше.

У дослідженнях на арабідопсисі (Monroe et al., 2022) було показано, що в генах, відповідних за життєво важливі функції, виявляється значно менше змін, ніж в інших ділянках генома. Виявлено також (Halldorsson et al., 2019), що райони генома людини, розташовані біля повторювальних послідовностей ДНК, є більш мінливими.

Сутність комбінативної мінливості полягає в тому, що за злиття двох гамет (які відрізняються за складом генів) виникають нові комбінації генів, яких не було у батьків. Різні сполучення генів у генотипі гібридних поколінь призводять до появи в них нових фенотипів. Комбінативна мінливість виникає завдяки різним процесам:

- 1) незалежному розходженню гомологічних хромосом при мейозі I,
- 2) рекомбінації генів внаслідок перехреста хромосом (кросинговеру),
- 3) випадковому поєднанні гамет при заплідненні,
- 4) випадковій зустрічі особин при спаровуванні,
- 5) взаємодії генів.

Серед властивостей генотипової мінливості слід відмітити наступні:

- 1) мутації найчастіше рецесивні,
- 2) одні й ті ж генотипові зміни можуть виникати неодноразово,
- 3) генотипова мінливість випадкова, тобто не відповідає конкретним умовам середовища.

До **модифікаційної мінливості** відносять **зміни фенотипу внаслідок впливу зовнішнього середовища**. Модифікаційну мінливість називають також неспадковою мінливістю. Однак, це не зовсім точно. Здатність до модифікаційних змін та їх межі визначаються генотипом та історією індивідуального розвитку. Головна особливість модифікаційної мінливості, що відрізняє її від мутацій, є те, що вона є результатом не зміни генотипу, а результатом реакції організму на умови довкілля. При модифікаційній мінливості **змінюється прояв генів у межах норми реакції, а не самі гени**. Іншими словами, модифікація обумовлена зміною експресії генів, а не їх структури.

Основні характеристики модифікаційної мінливості полягають у наступному:

- 1) модифікаційна мінливість має груповий характер, тобто зміни одночасно виникають у більшості, навіть в усіх особин виду,
- 2) зміни всіх особин однакові,
- 3) зміни, як правило, мають пристосувальний характер.

Не всі модифікації адаптивні. Так, якщо вирощувати стрілолист при слабкому освітленні, то в нього в повітрі сформується стрічкоподібне листя. За посухи багато рослин утворюють ксерофітне, посухостійке листя.

При вирощуванні рослин при нормальній температурі, але у середовищі без мінеральних солей (у дистильованій воді) виникає таке ж ксерофітне листя. Зазначені зміни не мають пристосувального значення, тобто адаптивність таких модифікацій є відносною.

4) зміни фенотипу за даного типу мінливості не пов'язані зі змінами генотипу,

5) модифікаційні зміни не успадковуються,

б) модифікаційні зміни зворотні і зникають за відсутності умов, що їх спровокували.

Існує особливий тип мінливості, що як і «звичайна» модифікаційна мінливість, не успадковується, тобто не зв'язана зі змінами генотипу. Але, як і мутації, зміни даного типу виникають випадково по відношенню до умов, які їх викликали, та є незворотніми, тобто не зникають за відновлення нормальних умов. Це фенокопії і морфози.

Фенокопія – це викликана несприйнятливими умовами середовища не успадкована зміна фенотипу, яка відповідає відомим мутаціям. Наприклад, додавання до корму личинок дрозофіли нітрату срібла призводить до пожовтіння тіла і щетинок, як у мух з мутацією *yellow*, додавання іонів бору – до появи комах без очей аналогічно мутації *eyeless*. При переведенні цих мух (перше покоління) на звичайний корм, зміни не зникають. Однак, генотип при цьому не змінюється, так як друге покоління дрозофіли з фенокопіями за вирощування на нормальному середовищі повертається до вихідного типу. Механізм появи фенокопій остаточно не з'ясований. Встановлено, що виникнення фенокопій пов'язано з впливом зовнішніх умов на певну чутливу стадію розвитку організму. Причому, якщо такий вплив відбувається раніше або після проходження чутливої стадії, то фенокопії не створюються. Крім того, один і той же агент може викликати появу різних фенокопій, що залежить від стадії розвитку, яка зазнає дію агента. Різні стадії розвитку можуть бути чутливими до визначених впливів. Важливе те, що одна і та ж фенокопія може викликатися різними агентами. Це свідчить про відсутність зв'язку між результатом зміни і впливом чинника: наслідок залежить не стільки від природи зовнішнього впливу, скільки від стадії розвитку, яка підпадає під цю дію.

Морфози – неадаптивні, не успадковані тератологічні зміни фенотипу за впливу зовнішніх факторів, звичайно екстремальних. Морфози часто є грубими змінами фенотипу, що призводять до каліцтв. Вони виходять за межі норми реакції, сильно знижують життєздатність, в результаті розвивається патологія, що може навіть привести до загибелі організму.

Відомі так звані **тривалі модифікаційні зміни**, які зберігаються упродовж декількох (двох-трьох) поколінь. Один з можливих варіантів

таких модифікацій ґрунтується на існуванні механізму **тригерної регуляції генів**.

Тригер (англ. *trigger*, пусковий гачок, курок) – це багатоконпонентна система, яка має два і більше стійких (рівноважних) стаціонарних станів, між якими можливий перехід. Перехід від одного стійкого стану до іншого за зовнішньої дії певної сили здійснюється стрибкоподібно. Новий якісний стан, викликаний тригерним механізмом, може або зберігатися, або поступово втрачатися, що призводить до повернення початкового стану.

Прикладом генетичної тригерної системи є модель функціонування оперона бактерій за Ф. Жакобом і Ж. Моно (1961 р). В найпростішу тригерну систему входять два оперона: один відповідає за синтез ферментів (I оперон, структурний), другий – за синтез білка-репресора, що гальмує активність першого оперона (II оперон, регуляторний).

Оперон прокариот – це ділянка ДНК, в якій різні елементи розташовані поруч, але функціонально є неоднаковими. Одні елементи (цистриони) – структурні гени, що містять інформацію про амінокислотну послідовність молекули білка-ферменту. Інші ділянки оперона – регуляторні. До них відносяться промотор (знаходиться на самому початку оперона і відповідає за включення процесу транскрипції цистронів), оператор (ділянка ДНК, що взаємодіє з білком-репресором, розташована між промотором і структурним геном,) та термінатор (ділянка наприкінці оперона і сигналізує про припинення транскрипції). Якщо II оперон активований, він продукує білок-репресор до I оперона. Цей білок-репресор з'єднується з оператором I оперона і, відповідно, блокує транскрипцію його цистронів – I оперон інгібований. Коли у середовищі з'являється речовина, яка взаємодіє з білком-репресором, останній від'єднується від оператора I оперона, який стає активним. В результаті тригер з неактивного стану переключиться до активного. До тих пір, доки у клітині присутня ця речовина, I оперон буде знаходитися в активному стані. Це найпростіший приклад тривалої генної регуляції за тригерним механізмом.

Здатність мікроорганізмів до адаптивного синтезу використовували ламаркісти для підтвердження можливості адекватного пристосування. Наприклад, кишкова паличка звичайно росте у середовищі з глюкозою. Але, якщо змінити її на лактозу, в клітинах одразу синтезується β -галактозидаза, що розщеплює цей цукор. Це відбувається в одному поколінні без ніякого добору мутантів, що можна трактувати як пряму адаптацію до умов довкілля. Однак, як з'ясували Ф. Жакоб і Ж. Моно, в геномі кишкової палички завжди є гени, відповідальні за утилізацію лактози. Однак вони заблоковані за тригерним механізмом.

У еукариот тривала модифікаційна мінливість в деяких випадках також може бути пов'язана з тригерним механізмом регуляції генної активності, коли відбувається індукований синтез ферментів. Але вищі багатоклітинні організми мають більш складний геном і більш складні та різноманітні механізми регуляції його функціонування. Так, тривалі модифікації

евкаріот часто зумовлюються цитоплазматичними структурами і успадковуються за типом цитоплазматичної спадковості. Як приклад можна розглянути дію екстремальних високих або низьких температур на лялечки колорадського жука. Дія інтенсивних термічних показників призводить до зміни забарвлення жуків. Якщо самки жука зазнавали вплив зазначених чинників, у нащадків змінене забарвлення зберігалось протягом декількох поколінь. Під впливом зовнішнього фактора в цитоплазматичних структурах – мітохондріях (і хлоропластах, якщо йде мова про рослини) – відбуваються зміни (дисоціація білка-репресора, асоціація кодувального білка та інше). Оскільки нащадки отримують цитоплазму самки зі зміненими цитоплазматичними структурами, що здатні до авторепродукції, то в них також буде проявлятися модифікована ознака. Але з часом, якщо відсутня дія фактора, що викликав модифікацію, змінені цитоплазматичні структури поступово будуть розбавлятися нормальними, і ознака поступово повернеться до норми.

Підсумовуючи сказане про властивості різних типів мінливості, можна відмітити, що для еволюційного процесу в першу чергу важлива генотипова мінливість. При цьому особлива роль належить комбінативній мінливості. Завдяки останній створюється велика кількість варіантів генотипів. Крім того, комбінативна мінливість забезпечує «знешкодження» фенотипового прояву несприятливих мутацій шляхом переведення їх у гетерозиготний стан. За рахунок комбінації багатьох мутацій збільшується вірогідність підвищення відносної життєздатності особин.

Незважаючи на провідну роль генотипової мінливості, модифікаційна мінливість також важлива для еволюції. З точки зору СТЕ роль модифікаційної мінливості полягає в наступному:

- 1) підвищує адаптованість організмів,
- 2) дає можливість дати потомство при несприятливих умовах,
- 3) дає відстрочку елімінації особин виду до появи необхідної генотипової зміни; особливу роль при цьому можуть відіграти фенкопії.

Питання для самоконтролю:

- 1) *Що таке спадковість?*
- 2) *Викладіть основні положення сучасного розуміння спадковості.*
- 3) *Яке значення для теорії Дарвіна має встановлення дискретності спадкових детермінант?*
- 4) *Порівняйте сучасні уявлення функціонування генів та їх вплив на прояв фенотипових ознак з початковими, що панували на початку розвитку генетики.*
- 5) *Що таке мінливість?*

- 6) *Які типи мінливості існують?*
- 7) *Визначить основні компоненти генотипової мінливості.*
- 8) *Чому, на вашу думку, більшість мутацій є рецесивними?*
- 9) *Що таке і від чого залежить модифікаційна мінливість?*
- 10) *Порівняйте основні ознаки генотипової і модифікаційної мінливості.*
- 11) *В чому полягають особливості довготривалої модифікації?*
- 12) *Що таке морфози і фенокопії?*
- 13) *Чи має значення для еволюції модифікаційна мінливість?*
- 14) *Спробуйте пояснити роль фенокопій при адаптації до змін умов середовища.*

2.2. ПОПУЛЯЦІЯ ЯК ОСНОВНА СТРУКТУРНА ОДИНИЦЯ ВИДУ ТА ЕЛЕМЕНТАРНА ОДИНИЦЯ ЕВОЛЮЦІЇ

Успіх народжується безліччю безуспішних зусиль
А. де Сент-Екзюпері

Найбільш очевидною одиницею життя є особина. З еволюційних позицій особину можна розглядати як одиницю добору, тобто як те, що або гине або передає свої гени наступному поколінню. Однак, не завжди можна розпізнати, де є особина. Так, дернові злаки, колонії гідроїдних поліпів та мшанок, в яких є окремі пагоні, зооїди, поліпоїди, можна розглядати як окремі організми і як одиниці цілісної системи. Також важко говорити про особини, як одиниці добору, в значно інтегрованих колоніях, таких як стробіли цїстод (стрічкоподібних хробаків) й сифонофор. Усі члени модульного організму або високо інтегрованої колонії морфологічно зв'язані між собою. Генетично вони також ідентичні, так як виникають безстатевим шляхом і можуть розрізнятись лише за рахунок соматичних мутацій.

У природі особини агрегують в більш-менш щільні угруповання, різні за чисельністю, щільністю та простором, що вони займають. Особини будь-якого виду розподілені усередині видового ареалу нерівномірно. Тому вид розглядається як сукупність окремих груп організмів – **популяцій**. Існує багато визначень популяції.

Популяція – це мінімальна самовідтворювана група особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого часу населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власну екологічну нішу.

Популяція – це сукупність особин одного виду, що вільно схрещуються, яка тривало існує у певній частині займаного видом ареалу, відносно відокремлена від інших сукупностей того ж виду.

Популяція – це сукупність особин певного виду, що упродовж достатньо тривалого часу (великого числа поколінь) населяє певний простір, усередині якого здійснюється та чи інша ступінь панміксії та немає істотних ізоляційних бар'єрів, яка відокремлена від сусідніх, таких самих сукупностей особин даного виду, тим або іншим ступенем тиску тих чи інших форм ізоляції.

Зазначені формулювання можуть бути повністю застосовані тільки для двостатевих організмів, що розмножуються за обов'язкової участі двох батьків – **біпарентальних** організмів. До організмів, які

розмножуються облігатно нестатевим шляхом, самозаплідненням або партеногенетично можна використати наступне формулювання:

Популяція – це елементарна, найменша, самодостатня структура, всередині якої протягом тривалого часу зберігаються ознаки, що властиві виду.

В залежності від типу розмноження популяції поділяють на різні типи.

1) Популяції, в яких здійснюється вільне схрещування особин – панміксія – називають **менделівськими** або **панміктичними** (роздільностатеві організми і рослини-перехресники).

2) Популяції, що складаються з самозапліднюючихся організмів або які розмножуються вегетативно, називають **закритими** (рослини-самоопилювачі, тварини-гермафродити). Обмін генами між особинами або повністю неможливий, або значно ускладнений. Зазначені популяції складаються з груп особин – клонів. Ці клони мають спільне походження, спільний генофонд і спільну систему адаптацій. Було показано, що такі агамні види мають гетерозиготність не нижчу, ніж біпарентальні. Справа в тому, що мутаційний процес не залежить від способу розмноження та йде безперервно. Внаслідок цього мутації накопичуються в генотипах.

3) **Проміжний** тип популяції властивий мезогамним організмам (рослини, в яких самозапилення чергується з перехресним; організми, в яких статеве розмноження чергується з апоміксисом або вегетативним розмноженням). Такі популяції мають складну генетичну структуру.

Визнання популяції в якості елементарної еволюційної одиниці – це перше уточнення теорії Дарвіна. Ніякі інші угруповання особин або, тим більше, окремі особини, не мають власної «еволюційної долі». Основні причини, через які особина не може забезпечити еволюційний процес: 1) генотип особини залишається відносно незмінним протягом всього її життя; 2) тривалість життя конкретної особини обмежена; 3) життя окремої особини і можливість залишити потомство значною мірою залежить від неконтрольованої випадковості.

Які властивості забезпечують можливість участі популяції в еволюційному процесі?

1) Популяції мають свій **ареал**, тобто область розповсюдження. Ареал виду є сполученням видових вимог з певною сумою екологічних умов. Ареал формується на підставі сучасних і попередніх умов.

З точки зору еволюційної теорії найбільш важливим є так званий **репродуктивний ареал**.

2) Популяції мають певну **чисельність** особин. Найбільш важливе значення має так звана **генетично ефективна чисельність популяції** – N_e . Саме від особин, які складають зазначену частку популяції, залежить генетичні особливості наступних поколінь.

3) Популяція характеризується певною **щільністю** – кількістю особин у розрахунку на одиницю об'єму або площі. Це важливий екологічний показник просторового розміщення членів популяції, динаміки чисельності, умов мінливості та проявів природного добору. Щільність популяції визначається, по-перше, ступенем сприятливості умов існування виду в даному біотопі і, по-друге, лімітуючими екологічними факторами.

У різні сезони або роки можна виділити місця тимчасового і постійного проживання виду – **стації переживання**. Стації – це певні ділянки ареалу, в яких забезпечуються найбільш сприятливі умови середовища, і представники даного виду можуть виживати в особливо непридатні для існування роки. Стаціями також називають ділянки місць проживання, що використовуються особинами для виконання будь-якої певної функції (гніздування, годування, ночівлі та ін.).

Щільність популяції регулюється не тільки зовнішніми умовами, але й самими організмами.

4) Популяції мають певний **віковий та статевий склад**. Кожний вид, і навіть кожна популяція всередині виду, мають свої співвідношення вікових і статевих груп. Ці співвідношення визначаються сполученням видових властивостей і умовами довкілля.

5) Популяція характеризується певною **динамікою своїх розмірів** (простором, чисельності особин, вікового і статевого складу). Причини динаміки популяції різноманітні. В цілому вони пов'язані з впливом біотичних і абіотичних чинників (коливання фізико-хімічних природних умов, природні катастрофи, зміни кормових ресурсів, послаблення тиску хижаків та ін.). Коливання можуть бути сезонними, а також періодичними і неперіодичними несезонними.

Підтримка певних параметрів популяції, рівноважного стану, називається **гомеостазом популяції**. У природних умовах вірогідність сполучення всіх сприятливих умов дуже незначна. Як правило, один або декілька факторів середовища стають лімітуючими. Сполучення лімітуючих факторів має назву **опір середовища**. Параметри популяції (чисельність, зокрема) залежить від сполучення біотичного

потенціалу та опору середовища. Механізми популяційного гомеостазу пов'язані з наступним: 1 – підтримка адаптивного характеру просторової структури, 2 – збереження генетичної структури, 3 – регулювання щільності населення.

У 1905 році С. С. Четвериков звернув увагу на значення в еволюційному процесі «хвиль життя» – **популяційних хвиль**. Ці хвилі грають роль одного з елементарних факторів еволюції. Завдяки їм може різко і ненаправлено змінюватись генетичний склад популяції. Завдяки цьому генотипи, наявні у великій концентрації, підпадають під дію природного добору.

б) Різні популяції одного виду **статистично розрізняються між собою кількісним співвідношенням** різних алелів і частотами зустрічальності того чи іншого фенотипу.

Далеко не завжди можна знайти ознаку, присутність або відсутність якої відрізняє одну популяцію від сусідньої. Частіше за все, це можливе за використання дискретних (тобто якісних) ознак – фенів. Можна порівнювати популяції й за допомогою кількісних показників. Однак, у даному випадку необхідно аналізувати багато показників. Тим не менш, такий аналіз не завжди буває успішним. Це пов'язано з полігенною природою кількісних ознак і слабкою успадкованістю таких ознак (прояв кількісних ознак має сильну залежність від умов середовища).

7) Популяція **внутрішньогенетично гетерогенна**. Мутації виникають з незначною частотою (10^{-5} - 10^{-6}). Але завдяки тому, що більшість мутацій рецесивні, вони не порушують загального стану популяцій. В результаті популяції насичені мутаціями, за висловом С. С. Четверикова, як «губка водою».

Генетична гетерогенність – одна з головних особливостей популяції. Вона визначає так званий **«мобілізаційний резерв популяції»**. Один з засновників синтетичної теорії еволюції І. І. Шмальгаузен відмічав: «процес розкриття вже існуючих резервів має набагато більше значення, ніж сама інтенсивна мутабельність, так як мутації, раніше накопичені у прихованому вигляді, проявляються відразу в значній концентрації, забезпечуючи найбільш високу ефективність природного добору».

Виявлення значної генетичної гетерогенності популяцій відкинуло одне із заперечень проти теорії Дарвіна про неможливість забезпечення мутаціями (через їх дуже низьку частоту) еволюційного процесу. Генетична гетерогенність обумовлена не тільки і не стільки мутаціями, скільки рекомбінаційними процесами. Лише одна

комбінаторика дає величезну кількість генотипових варіантів, тобто значну гетерогенність.

Схрещування двох особин, які розрізняються за десятьма генами з чотирма можливими алелями, може дати у потомстві 10^9 різних генотипів. При схрещуванні двох особин з 1000 різних генів с 10 алелями кожний можлива поява 10^{1000} варіантів, тобто значно більше, ніж кількість електронів у всім відомому нам Всесвіті.

Значення комбінаційної мінливості полягає не тільки у формуванні різноманітності варіантів генотипів. Важливість цієї форми мінливості полягає у забезпеченні коеволюції генів і представленні до дії природного добору нових мутацій.

8) Незважаючи на генетичну гетерогенність, популяція являє собою **генетичну єдність** – має **один генофонд**. Генофонд – це сукупність генів (алелів) усіх особин даної популяції. Генетична єдність забезпечується вільним схрещуванням особин між собою і спільним походженням.

Генетична єдність тісно зв'язана з відносною **генетичною стабільністю** популяції. Ця властивість відображається у основному закону популяційної генетики, який описується рівнянням Харді-Вайнберга:

$$p^2 + q^2 + 2pq = 1,$$

де p і q — частоти альтернативних алелів, $2pq$ — частота гетерозиготних генотипів.

Закон діє при дотриманні певних умов: популяція нескінченно великого розміру, немає впливу природного добору, не йде мутаційний процес, відсутній обмін особинами з іншими популяціями, схрещування випадкові, не відбувається дрейф генів. Біологічний сенс закону полягає в тому, що процес успадковування сам по собі не впливає на частоту алелів у популяції.

9) Популяція формує **власну екологічну нішу**. Власна екологічна ніша – багатовимірний простір, утворений в біологічному і фізичному просторово-часовому континуумі (Дж. Хатчинсон, 1957). В межах власної екологічної ніші здійснюється конкуренція даної популяції з іншими популяціями того ж виду, а також з представниками іншого виду зі схожими потребами.

10) Популяція знаходиться у **відносній ізоляції**. Ступінь ізоляції може бути різною в залежності від особливостей виду або навколишнього середовища. Особини, що складають конкретну

популяцію, схрещуються між собою і обмінюються генами частіше, ніж з особинами, які належать до іншої популяції.

Підсумовуючі розгляд популяції як основної одиниці еволюційного процесу можна підкреслити її наступні особливості:

1) Популяція – самовідтворювана система, яка здатна до тривалого існування у часі і просторі на відміну від індивідуума, життя якого обмежене вузькими часовими рамками і який може не залишити нащадків. В основі відтворення популяції лежить процес розмноження хоча б частини особин, що її складають.

2) Популяція є повноважним представником виду, так як її генофонд містить всі основні гени видового рівня. В той же час у популяції випробовуються нові гени та їх комбінації, за рахунок чого відбувається збагачення видового генофонду.

3) В популяції внаслідок схрещування здійснюється обмін генетичної інформації між особинами, що змінює генотипову структуру популяції, дозволяючи їй адекватно реагувати на різноманітні впливи.

Головними властивостями популяції, які мають значення для реалізації еволюційного процесу, є:

- 1) її генофонд,
- 2) чисельність,
- 3) ареал,
- 4) генотипова структура,
- 5) здатність підтримувати динамічну рівновагу усіх своїх параметрів.

Всі характеристики популяції є динамічними та схильними до тимчасових, іноді дуже значних коливань. Динамічні процеси, що призводять до зміни генетичної структури популяції і формування нової популяції (нових популяцій), позначають терміном **мікроеволюція**.

Питання для самоконтролю:

- 1) Назвіть основну елементарну структуру виду та її властивості.
- 2) Чому саме популяція визнається елементарною одиницею еволюції?
- 3) Чому в популяції можливе збереження характерних видових ознак?
- 4) Поясніть роль в еволюції мобілізаційного резерву популяції.
- 5) Як співвідносяться поняття «мобілізаційний резерв популяції» і «мутаційний вантаж»?
- 6) Яким чином у популяції зберігається генетична єдність?
- 7) За рахунок чого популяція знаходиться у відносній ізоляції?
- 8) Яким чином в популяції здійснюється зміна її генотипової структури?

2.3. ДИНАМІКА ГЕНОФОНДУ ПОПУЛЯЦІЙ, ЕЛЕМЕНТАРНІ НЕСПРЯМОВАНІ ФАКТОРИ МІКРОЕВОЛЮЦІЇ

*Природа щедра в своїх діях і бережлива
в пропонованих нею причинах*
Г. Ф. Лейбніц

Елементарний матеріал еволюції створюється за рахунок мутацій – стійкої зміни генетичного (спадкового) матеріалу. У природних популяціях мутаційний процес здійснюється достатньо інтенсивно, незважаючи на малу частоту мутування для одного гена. Від декількох до декількох десятків відсотків особин популяції є носіями таких щойно утворених мутацій. Крім того, генетичну гетерогенність особин популяції суттєво збільшує генетична комбінаторика.

Однак, безмежна мінливість є шкідливою. В організмах на противагу мутаційному процесу функціонують механізми, що знижують мінливість. Це: 1) надмірність генетичного коду, 2) складна структура генів (особливо в еукаріот), 3) репарація ДНК, 4) розподіл генів за групами зчеплення у певних хромосомах, 5) механізми мітозу, б) порушення панміксії та загибель організмів внаслідок конкуренції.

Мутації можуть бути природними (спонтанними) і штучними (індукованими). Індуковані мутації викликаються різними агентами: радіоактивним випромінюванням, ультрафіолетом, хімічними речовинами, підвищеною температурою та ін.

Головною причиною виникнення мутацій вважають помилки з боку ДНК-полімерази за реплікації. Д. Уотсон і Ф. Крік припустили, що за деяких умов основи ДНК (цитозин, зокрема) можуть переходити у неканонічні таутомерні форми, через що порушується процес спарювання нуклеотидів і, відповідно, змінюється їх правильна послідовність.

Мутації можуть виникати, коли спеціальні репараційні системи не працюють, або не справляються з усуненням пошкоджень. До мутацій може привести також нерівний кросинговер при рекомбінації.

Відомо, що більшість мутацій **шкідливі** для організму. Однак, слід мати на увазі, що всі біологічні явища, й шкідливість зокрема, відносні: мутації, шкідливі в одних умовах, можуть бути корисними в інших.

Відомо також, що більшість мутацій – **рецесивні**, домінантні мутації виникають набагато рідше. Домінантність мутацій веде до того, що навіть в гетерозиготному стані вони проявляються у генотипі

вже у першому поколінні, одразу підпадають під дію природного добору і можуть відразу елімінуватись.

Рецесивність має велике значення в еволюції. Ця думка С. С. Четверикова була розвинута в роботах І. І. Шмальгаузена. Відомо, що добір йде за фенотипами. Особини з генотипом «*AA*» і «*Aa*» будуть мати однаковий фенотип, відповідний домінантному алелю «*A*». Гомозиготний і гетерозиготний генотипи будуть мати приблизно однакову селективну цінність, незважаючи на присутність рецесивного алелю «*a*». В результаті рецесивний алель «*a*» може довго існувати у популяції, навіть у тому випадку, якщо гомозиготи «*aa*» будуть мати знижену життєздатність.

Із закону Харді-Вайнберга випливають два наслідки:

1) рідкісні гени присутні в популяції головним чином у гетерозиготному стані,

2) усунути з популяції рецесивну мутацію практично неможливо, навіть якщо вона шкідлива; така мутація завжди буде існувати у гетерозиготах, де буде переховуватися під прикриттям домінантного алелю.

Мутації **випадкові і неспрямовані**. Однак, випадковий характер мутаційної мінливості не суперечить можливості існування певного **каналізування** шляхів еволюції. Зазначена можливість виникає як **результат минулої історії виду**. Мутації **випадкові лише до середовища існування, але не до існуючої організації генома**. Нині відомо, що різні ділянки ДНК мають різну стійкість до мутування. Відповідно до цього одні мутації можуть виникати частіше за інші. Крім того, нуклеотидний код складається з обмеженої кількості компонентів. З цієї причини є вірогідність появи однакових мутацій у далеких один від одного видів, які не пов'язані родинними зв'язками. Цим можна частково пояснити походження подібності навіть у неспоріднених органічних форм, тобто **паралелізм**.

Особливо наочно паралелізм проявляється у близькоспоріднених форм. Він був виявлений М. І. Вавиловим і сформульований як **закон гомологічних рядів у спадковій мінливості**: *«Генотипово близькі види та роди характеризуються подібними рядами спадкової мінливості з такою правильністю, що знаючи ряд форм одного виду, можна передбачити існування тотожних форм у інших видів та родів»*.

Раніше згадувалось про плейотропію і полімерію. Значення цих явищ полягає не тільки в тому, що вони віддзеркалюють взаємодію

генів і особливості функціонування генетичної системи в цілому. Завдяки комбінаториці спадкової інформації, яка забезпечується рекомбінаційними процесами, поступово виникають нові генетичні поєднання. В результаті нова мутація попадає в таке генне оточення, яке дозволяє їй проявитися у фенотипі і тим самим опинитися в полі зору природного добору. Природний добір зберігає нейтральні або вигідні поєднання, тобто коадаптовані гени, які розповсюджуються у популяції. Р. Фішер (1930 р.) припустив, що добираються такі генні комбінації, що сприяють корисному і одночасно стійкому прояву у фенотипі початково мало помітних мутацій, які поступово стають домінантними.

Таким чином, мутаційна мінливість не просто генерує нові варіанти генів, а й дає можливість розвитку **рекомбінаційних процесів**. Саме рекомбінації з точки зору синтетичної теорії еволюції визнаються **головним джерелом генетичного різноманіття**.

Рекомбінація надає можливість:

- 1) ефективно елімінувати неадаптивні мутації «генетичного вантажу»,
- 2) відновити випадково втрачену адаптивну комбінацію генів,
- 3) поєднати декілька шкідливих мутацій в одному генотипі, якій буде знищено природним добром,
- 4) сприяти формуванню коадаптаційних комплексів генів.

Із закону Харді-Вайнберга випливає, що динаміка частот алелів у генофондах послідовних поколінь має статистичний характер. Отже випадкові коливання частот матимуть більш великий розмах за зменшення чисельності особин у популяції (наприклад, за популяційних хвиль). Такі випадкові, незумовлені природним добром коливання частот алелів мають назву **генетико-автоматичних процесів** або **генетичного дрейфу** (дрейфу генів). За процесу дрейфу генів у послідовних поколіннях складаються умови для втрати популяцією деяких алелів і закріплення інших алелів. В результаті дрейф генів грає важливу роль у формуванні генофондів нечисленних груп, ізольованих від іншої частини виду. Оскільки генетичний дрейф відбувається суто випадково, то його вважають основною причиною формування і закріплення в популяції нейтральних ознак. Головним чинником дрейфу генів є популяційні хвилі.

Внаслідок критичного зменшення чисельності популяції відбувається суттєва зміна генофонду: його скорочення та дрейф генів,

що призводить до зміни відносних та абсолютних частот алелів. Це явище має назву «**ефект пляшкової шийки**».

Близьким до генетичного дрейфу (певним його варіантом) є явище, позначене як «**принцип засновника**» (Е. Майр, 1942 р. і 1954 р.). Сутність явища: невелика група особин виду (яка за будь-якої причини опинилася на новій території) – засновник нової ізольованої колонії – несе з собою лише частину генетичної інформації, що властива виду, від якого походить сам засновник. Еволюція цієї відокремленої групи особин на новому місці може піти іншим шляхом у порівнянні з рештою виду.

Генетичний дрейф і принцип засновника надали генетичне пояснення давно відомому систематикам явищу: підвиди і близькоспоріднені види розрізняються значною мірою по **адаптивно нейтральним ознакам**. Якщо генетичний дрейф пояснює **формування нейтральних ознак у часі, то принцип засновника – у просторі**.

Американські біологи протягом чотирьох років спостерігали за нащадками кожної пари ящірок, які були розселені з одного острова Багамського архіпелагу на сусідні маленькі острівці. Досліджувані сім популяцій тварин пристосувалися до місцевих умов (у нащадків укоротилися кінцівки), однак при цьому ці популяції відрізнялися одна від одної. Виявлені відмінності були зв'язані не з умовами на островах, а з генетичним спадком засновників. Отже експеримент показав, що різноманітність острівних популяцій може суттєво залежати від «ефекту засновника».

Мутаційний процес, дрейф генів, ефект засновника сприяють диференціації різних популяцій одного виду. Однак популяції виду, як правило, не ізольовані одна від іншої. Між ними постійно відбувається обмін генами. Обмін або **потік генів** здійснюється внаслідок різного роду **міграцій**: тварини з однієї популяції переселяються в іншу, пилок і насіння рослин переносяться в інші популяції тваринами, вітром, течіями та ін. Інтенсивність обміну генами між популяціями залежить від 1) відстані між популяціями, 2) радіусу індивідуальної активності у тварин і поширення пилку і насіння у рослин та 3) інших причин.

Еволюційним наслідком міграцій і обміну генами є нівелювання генетичної різниці між популяціями. Завдяки міграції підтримується генетична єдність виду. Міграції певною мірою гальмують еволюцію. Але, з іншого боку, обмін генами «страхує» популяцію від надмірної спеціалізації. Обмін генами призводить до того, що в кожній популяції

забезпечується певний рівень внутрішньої генетичної гетерогенності. Завдяки міграції зберігається «запас» мінливості, який гарантує можливість пристосування популяції до умов середовища, що постійно змінюються.

Ні мутаційний, ні рекомбінаційний процеси і популяційні хвили навіть разом не в змозі забезпечити здійснення еволюційного процесу. Для цього необхідні фактори, які **тривало діють в одному напрямку**. В 1937 році Ф. Г. Добржанський сформулював поняття про **ізолюючі механізми еволюції**. Ще Ч. Дарвін на підставі вивчення особливості ізолюваних острівних форм надавав ізоляції велике значення в протіканні еволюційного процесу.

Ізолюючі механізми – це ті **бар'єри**, що шляхом обмеження репродуктивних контактів між особинами відокремлюють генофонд одних популяцій від генофонду інших. **Ізоляція – обмеження свободи панміктичного схрещування**. Ізоляція, порушуючи панміксію, закріплює різницю у комбінаціях генів та відносній чисельності різних генотипів в ізолюваних частинах популяції. Зазначена різниця в генетичній структурі популяції може виникати випадково або під дією природного добору.

Є два основних типи ізоляції: 1) просторова (географічна) і 2) біологічна.

Просторова ізоляція (територіально-механічна ізоляція) може виникати внаслідок 1) існування різних географічних бар'єрів (особливості ландшафту в межах ареалу виду: водні перешкоди для сухопутних форм; ділянки суходолу для гідробіонтів; гори та ін.), 2) ізоляції відстанню. Останнє означає, що просторова ізоляція визначається не тільки розташуванням відповідних бар'єрів, але й індивідуальною репродуктивною активністю особин виду (наприклад, кордонами зустрічі птахів на місці гніздування; відстанню, на яку розноситься пилок рослин). Якщо радіус індивідуальної активності невеликий у порівнянні з розмірами популяції та відстанню між сусідніми популяціями виду, то ступінь просторової ізоляції буде значною, і навпаки.

Біологічна ізоляція визначається внутрішньовидовими відмінностями організмів. Біологічну ізоляцію підрозділяють на три основні форми: 1) еколого-етологічну, 2) морфо-фізіологічну і 3) власне генетичну. Всі ці форми по суті зв'язані зі спадковими особливостями організмів, тобто є генетичними, однак вони різняться за біологічними механізмами і своїми наслідками.

До **еколого-етологічних** форм ізоляції відносяться ті випадки, коли особини популяції різняться поведінкою і способом життя (вибір репродуктивного ареалу, виникнення розбіжностей у переважному використанні тих чи інших кормів, зсув у часі спарювання у тварин та цвітіння у рослин одного виду та ін.). Можна навести багато прикладів даної форми ізоляції: серед птахів виникають форми, що розрізняються за часом спарювання, переважним місцем гніздування, демонстративними позами; існують «ярі» та «озимі» раси міног і лососевих риб, у форелі і далекосхідного оселедця є переважні місця нерестилищ; зозулі обирають представників різних видів-вихователів та ін. Основною рисою еколого-етологічної ізоляції є **зниження вірогідності зустрічі статей** (статевих продуктів, тобто гамет) під час репродуктивного періоду. Але, коли така зустріч відбувається, **схрещування відбувається нормально і формується нормальне потомство**.

За **морфо-фізіологічних** форм ізоляції змінюється не сама **вірогідність зустрічі статей** (статевих продуктів), а **вірогідність запліднення**, що може бути пов'язане із різницею у статевому афінитеті (спорідненості статевих клітин). Вірогідність запліднення може також змінюватись через морфологічні відмінності у копулятивних органах (розміри, розташування на тілі та ін.). Така морфологічна ізоляція частіше зустрічається у низки видів комах; може бути за деяких форм часткової гетеростилії в рослин (тобто, при неоднаковій довжині стовпчиків і тичинкових ниточок у квіток на різних рослинах одного і того ж виду). До фізіологічної ізоляції у рослин відносяться випадки, коли існує різниця у швидкості проростання пилку, особливостях взаємовідносин між рослинами та їх запилювачами. Незважаючи на зниження ймовірності запліднення, якщо воно відбувається, **формується життєздатне потомство**.

Вище перелічені форми ізоляції, пов'язані з усуванням схрещування, об'єднують під назвою **докопуляційна ізоляція**.

Найважливішою формою біологічної ізоляції є власне **генетична ізоляція**. Частіше це варіанти так званої *посткопуляційної постзиготичної ізоляції*. Результатом схрещування за цієї форми ізоляції є ненормальне гібридне потомство, яке або гине на початкових стадіях розвитку, або повністю стерильне, або таке, що має знижену плодючість чи життєздатність. Якщо при докопуляційній ізоляції не відбувається втрати гамет, генетична ізоляція внаслідок нежиттєздатності гібридів пов'язана з втратою гамет або зигот.

Явні приклади власне генетичної ізоляції пов'язані з різницею хромосомних наборів. Так, у рослин відносно часто виникають поліплоїдні форми. Якщо в популяції закріплюються тетраплоїдні форми, вони виявляються ізолюваними від диплоїдних, оскільки виникаючі при їх гібридизації триплоїдні організми є практично повністю стерильними. Стерильність потомків від схрещування між вихідною та новою формами (інтерстерильність) може виникати також при наявності окремих хромосомних мутацій та їх комбінацій. Тиск генетичної ізоляції особливо сильно позначається на малорухливих видах. Виявлено багато видів-двійників, що різняться за хромосомними наборами (сліпушок, сліпушонок, туко-туко).

Можливі також інші варіанти ізоляції: *посткопулятивна презиготична ізоляція* (тобто після парування до утворення зиготи). В якості прикладів можна навести наступні випадки: самець передає самиці мало сперми, або сперматозоїди малорухливі і маложиттєздатні; незважаючи на здійснення копуляції самка скоріше використає для запліднення яйцеклітин сперму самців свого виду, ніж сперму самця «чужого» виду (це показав Д. Р. Матуте (*D. R. Matute*) для двох видів дрозофіли, що сумісно мешкають на території острова Сан Томе в Африці, *Drosophila yakuba* і *Dr. santomea*); труднощі на етапі проникнення сперматозоїда в яйцеклітину через їх несумісність; порушення етапу злиття сперматозоїду і ядра яйцеклітини.

Незалежно від того, який механізм ізоляції діє, фактична роз'єднаність двох популяцій поступово призводить до генетичної несумісності між ними – до повної репродуктивної ізоляції. Таким чином, необхідною умовою відокремлення однієї популяції виду від іншої є відсутність генетичного обміну між ними та певний час (тривалість генетичного відокремлення залежить від конкретної ситуації: від декількох сотень поколінь до 10 і більше мільйонів років).

В працях 1937–1940 рр. Ф. Г. Добржанський і Г. Мьолер запропонували модель, згідно з якою несумісність між популяціями виникає як побічний ефект закріплення в двох генофондах різних мутацій. Деякі з них через просту випадковість виявляються несумісними з мутаціями в іншому генофонді. Модель прогнозує, що *кількість генів, відповідальних за генетичну несумісність, зростає пропорційно квадрату загальної кількості генетичних відмінностей між популяціями*, тобто генетична несумісність зростає по параболі. У 2010 р. ця модель отримала експериментальне підтвердження на двох групах організмів: різних видів дрозофіли (Matute et al., 2020) і томату (Moyle, Nakazato, 2010).

Ізоляція як еволюційний фактор не створює нових генотипів або внутрішньовидових форм. Значення ізоляції, що викликає розчленування вихідної елементарної еволюційної структури, полягає у посиленні та закріпленні початкових стадій генетичної диференціації. Крім того, частини популяції або виду, що розділені бар'єрами, неминуче потрапляють під різний тиск природного добору.

Порівнюючи відносно значення елементарних еволюційних факторів, можна відмітити, що тиск ізоляції перевищує тиск мутаційного процесу. Але інтенсивність мутаційного процесу залишається відносно незмінною дуже тривалий термін. В той же час сила впливу ізоляції, як і популяційних хвиль, в залежності від конкретних обставин може суттєво коливатися, досягаючи значних величин. При цьому дія популяційних хвиль, як правило, значно коротша, ніж тиск ізоляції.

Підсумовуючи, слід підкреслити, що вищерозглянуті елементарні еволюційні фактори (мутаційний і рекомбінаційний процеси, популяційні хвилі і дрейф генів, ізоляція) є стохастичними, невизначеними і неспрямованими. Вони не в змозі забезпечити стійкої і спрямованої зміни генофонду популяції.

Питання для самоконтролю:

- 1) Назвіть основні шляхи підвищення генетичної гетерогенності популяцій.*
- 2) Що таке мутація та причини її виникнення ?*
- 3) Які існують механізми захисту від надмірної мінливості організмів?*
- 4) Визначить еволюційне значення рецесивності мутацій.*
- 5) Поясніть сутність випадковості мутацій.*
- 6) В чому полягає закон гомологічних рядів?*
- 7) Окресліть еволюційне значення генетичних рекомбінацій.*
- 8) опишіть механізм генетико-автоматичних процесів.*
- 9) Яке значення в еволюції має дрейф генів?*
- 10) Сформулюйте «принцип засновника» і його наслідки.*
- 11) Що таке міграція і її роль в еволюційному процесі?*
- 12) Охарактеризуйте основні типи ізолюючих механізмів.*
- 13) Оцініть еволюційне значення ізоляції.*
- 14) Доведіть, що мутаційна мінливість, дрейф генів, міграція та ізоляція є неспрямованими факторами еволюційного процесу.*

2.4. ПРИРОДНИЙ ДОБІР. ТВОРЧА РОЛЬ ПРИРОДНОГО ДОБОРУ

*Природа іноді стає жорсткою.
Проте навіть при своєму шаленстві
вона все одно прекрасна.*
Х. Нам

Ч. Дарвін при обґрунтуванні принципу природного добору відштовхувався від двох явищ, що реально мають місце у живому світі: 1) спадкова гетерогенність особин, 2) початкова надлишкова чисельність нащадків при стаціонарній загальній чисельності виду в цілому. Зіставивши ці факти, Ч. Дарвін прийшов до висновку про неминучість у природі процесу вибіркової загибелі одних особин та вибіркового розмноження інших, а саме – природного добору. Але, на відміну від інших дослідників свого часу, він вважав добір головною силою, що призводить до виникнення нових видів, тобто творчою силою еволюції.

З точки зору СТЕ природний добір можна охарактеризувати як процес диференційного і не випадкового збереження і відтворення (внаслідок розмноження) генотипів, які забезпечують найбільш адаптовані до даних умов фенотипи. Саме формування найбільш досконалої пристосованості синтетична теорія еволюції ставить наріжним каменем еволюційного процесу.

Визнання за природним добром творчої ролі, як за часів Дарвіна, так і для деяких вчених пізніше є каменем спотикання: важко уявити творчу роль для сита, що відсіює невдалі форми. Але ніхто не заперечує творчу роль селекціонера при створенні нових порід тварин або сортів рослин. За природним добром «стоїть» не Розум, не надприродна сила, а комплекс абіотичних і біотичних умов, в якому в боротьбі за існування повинні вижити та залишити нащадків особини виду.

Один з засновників СТЕ І. І. Шмальгаузен наступним чином визначив результати творчої діяльності природного добору. Вона розкривається:

«1) у переробці самого матеріалу, саме у зміні прояву умовно шкідливих, частково шкідливих і малих мутацій, що досягається природним добром найбільш сприятливих їх комбінацій;

2) у перетворенні цілих популяцій через збереження і переважне розповсюдження найбільш життєздатних форм;

3) у пристосуванні організму до різних сторін навколишнього зовнішнього середовища, у тому числі до інших організмів;

4) у виробленні здатності до найбільш вигідних реакцій на зміни факторів зовнішнього середовища, в тому числі до морфогенетичних реакцій, що виражаються у пристосувальних модифікаціях;

5) в утворенні переривчатого різноманіття органічних форм, і зокрема у процесах видоутворення і розходження ознак;

6) у визначенні напрямку всього еволюційного процесу, що в цілому йде по лінії ускладнення і підвищення організації, а в окремих гілках – по шляху спеціалізації;

7) у взаємному узгодженні та об'єднанні частин і органів будь-якого організму в одне ціле, що має значну стійкість до зовнішніх впливів;

8) у створенні апарата спадковості та індивідуального розвитку, що забезпечує наступність органічних форм у процесах розмноження і виражається, між іншим, у прогресивній автономізації розвитку».

Таким чином, погляд на природний добір як на сито, що залишає більш пристосовані організми, є дуже спрощеним. Як видно з вищеперелічених пунктів, відмічених І. І. Шмальгаузенем, результати дії природного добору більш різноманітні. Головне полягає в природі спадковості і складності взаємодій генотип-фенотип та фенотип-середовище. Кожний ген функціонує не сам по собі, а у взаємодії з іншими генами, тобто з усім генотипом. При цьому визначається не конкретне значення ознаки, а можливість варіювання ознаки – норма реакції, яка залежить від 1) певного гена, 2) генного оточення, 3) середовища (як зовнішнього, так і внутрішнього), в якому розвивається організм. В результаті природний добір, відбираючи найбільш пристосовані фенотипи, одночасно добирає весь комплекс факторів, формуючих цей фенотип. Іншими словами, природний добір надає інтегруючу дію. Крім того, відкидаючи найменш вдалі форми, природний добір, як і селекціонер, забезпечує схрещування лише певних організмів. Поступово добираючи найбільш вдалі форми, він сприяє утворенню більш оптимальних взаємодій всіх систем організму (молекулярно-генетичних, біохімічних, морфо-фізіологічних і т. д.), що визначають таку форму. В цьому проявляється формоутворююча дія природного добору. Завдяки складності та розмаїттю умов довкілля, з одного боку та, з іншого боку, здатністю самих організмів до багатобічних змін, формоутворююча дія природного добору

забезпечує різноманітність всього органічного світу. Все вищесказане свідчить про творчу роль природного добору.

Природний добір можна класифікувати, виходячи з різних принципів.

1) За об'єктом прикладення дії добору його поділяють на індивідуальний і груповий. У першому випадку відбувається вибіркове розмноження окремих особин всередині популяції. Внаслідок тривалої дії індивідуального добору поступово накопичуються розбіжності між предковими формами та їх нащадками.

У другому випадку об'єктами добору є групи особин: родини, популяції, групи популяцій, види, цілі спільноти, екосистеми. Якщо говорити про груповий добір всередині виду, то показано, що він ґрунтується на індивідуальному доборі. Важливими за групового добору будуть такі властивості індивідів, що пом'якшують внутрішньовидові відношення і сприяють збереженню виду в цілому, особливо у несприятливих умовах середовища. До таких властивостей відносяться піклування і захист потомства, грумінг, узгоджені дії хижаків під час полювання і т. п. Конкретний механізм групового добору досі остаточно не з'ясований. Вважається, що він заснований не на вибірковій загибелі менш пристосованих популяцій, а на рівномірному розподілу між усіма особинами властивості, корисної для усієї групи.

2) Природний добір може йти по компонентах генотипу, які добираються.

Відносна життєздатність мутації, що виникла, може залежати як від зовнішнього середовища, так і від того генотипу (комбінації інших генів), в який потрапить мутація через схрещування. На відносну життєздатність певної окремої мутації може у тому чи іншому напрямі діяти низка генів-модифікаторів, тобто проявлятися так званий ефект сумісного добору. Зазначений ефект є результатом впливу зчеплення між генами: зчеплення зі шкідливим геном призводитиме до сумісної елімінації, зчеплення з корисним геном – до сумісної фіксації.

Так, наприклад, мутація, яка визначає «захисне забарвлення», може викликати знижену життєздатність в оптимальних умовах. У даному випадку добір буде йти по зовнішній ознаці, яка визначає успіх у боротьбі за існування. Таким чином, кожна мутація, що по тим чи іншим причинам позитивно добирається, неминуче тягне за собою позитивний добір генів-модифікаторів, які підвищують

її життєздатність. В результаті в природних умовах протягом тривалого часу генотипи, що позитивно добираються, автоматично і постійно **добирають** разом й **власне оптимальне генотипове середовище**. Це дає пояснення наступним обставинам.

А) Генотипи, що кількісно домінують в природних популяціях, та окремі алелі, які входять до їх складу, у більшості випадків більш життєздатні, ніж генотипи з новими мутаціями.

Б) Добір за окремою ознакою або за генотипом неминує, автоматично тягне «хвіст» генів-модифікаторів, які підвищують відносну життєздатність і полігенність головних ознак і властивостей.

3) **Форми природного добору за його впливу на структуру популяції.**

Як відмічалось раніше, природні популяції є генетичною сумішшю. В цій суміші різні генотипи мають різну чисельність, а також можуть різнитися за морфологічними і фізіологічними властивостями.

Якщо умови зовнішнього середовища тривалий час відносно стабільні, а популяція має значний вік, в цій популяції найбільш «вигідними» з точки зору природного добору будуть генотипи, що визначають **середній (модальний) фенотип**. Причому, зрозуміло, що в популяції такі особини кількісно переважають. Відхилення від середнього фенотипу (відповідно, від генотипів, що визначають цей фенотип) добір буде відкидати. Позитивно відбиратися, зберігатися будуть генотипи з модальним фенотипом. Така форма природного добору має назву **«стабілізуючий добір»** (за І. І. Шмальгаузенем) або **«доцентровий добір»** (за Р. Фішером і Дж. Сімпсоном).

Стабілізуючий добір – це форма добору, спрямованого на підтримку і підвищення стабільності реалізації в популяції середнього, раніше сформованого значення ознаки або властивості. Прикладом дії цієї форми добору є підтримування розміру і форми квіток ентомофільних рослин.

Стабілізуюча форма добору діє **доти, поки умови життя суттєво не змінюються**. Вона оберігає види від руйнуючого впливу мутаційного процесу. Без нього не було б стабільності в живій природі. У цьому полягає важлива консервативна роль добору. Результатами дії стабілізуючого добору є біохімічна єдність органічного світу, рецесивність мутацій та інші універсальні і окремі властивості організмів.

Стабілізуючий добір може функціонувати також тоді, **коли умови довкілля змінюються** (І. І. Шмальгаузен). Це притаманне для ознак з широкою нормою реакції, тобто коли організм спроможний існувати в змінених умовах за рахунок модифікаційної мінливості. При цьому стабілізуючий добір підтримує генетичне закріплення в популяції необхідної модифікаційної мінливості. Іншими словами, як би відбувається процес, обернений виникненню фенкопій. Має місце так зване генокопіювання, при якому накопичуються гени та їх комбінації, що забезпечують таке значення норми реакції (необхідний рівень модифікаційної мінливості), що надасть можливість пристосуватися до нових умов середовища.

Стабілізуючий добір має два аспекти.

Перший – негативний. Він полягає в елімінації особин, що відхиляються від «стандарту». У даному випадку він має назву: **добір, що нормалізує**.

Другий – позитивний. Він проявляється у доборі індивідів з генами, які стабілізують процес онтогенезу та зменшують його чутливість до зовнішніх і внутрішніх перешкод. У даному випадку він має назву: **добір, що каналізує**.

Якщо в популяції з'являються гени, що знижують життєздатність, стабілізуючий добір буде спрямований на користь особин з комплексом генів, які забезпечують 1) стабільність онтогенезу і 2) підвищену здатність до пристосувальних модифікацій.

Протилежну стабілізуючому добору дію надають **рушійний** (спрямований, ведучий) та **дизруптивний** (що розриває) добори.

Рушійна форма добору спостерігається, коли умови довкілля постійно зсуваються в якийсь один бік. Зрозуміло, що це повинно призвести і до відповідного зсуву середнього значення ознаки. У протилежному випадку популяція загине.

За **дизруптивного** добору виникає інша ситуація, коли вигідними будуть форми з протилежними, різноспрямованими властивостями. При цьому модальні форми елімінуються. В результаті в популяції встановлюється динамічна рівновага між двома або кількома генетично різними формами. Тобто, в популяції формується **внутрішньопопуляційний поліморфізм**. Генетична і селекційна сутність внутрішньопопуляційного поліморфізму може бути різною.

Перша ситуація. Гетерозиготи мають відносно підвищену життєздатність. Як приклад можна розглянути особливості розповсюдження гена серповидноклітинної анемії. Як відомо,

серповидноклітинна анемія визначається рецесивним алелем «s». Гомозиготи *ss* гинуть у віці 14–18 років. Незважаючи на це, частота цього летального алелю досягає в деяких районах 8–20%. Гетерозиготи *Ss* більш стійкі до малярії, ніж гомозиготи *SS*. Таким чином, природний добір сприяє **гетерозиготам**. У даному випадку добір надає складну різноспрямовану дію і на стійкість до малярії і на усунення алелю *s*. Такий стан тривалої рівноваги двох генетично різних форм – гомозигот і гетерозигот – має назву **збалансований поліморфізм**. Оскільки перевага надається гетерозиготам, такий поліморфізм називається **гетерозиготним поліморфізмом**. Інший приклад збалансованого поліморфізму – поширення у голубів гетерозигот за двома алелями трансферину *TFa* і *TFb*. Зазначені генотипи більш стійкі до бактеріальних інфекцій і обумовлюють більшу кількість відкладених яєць.

Друга ситуація. Дві (або більше) генетично різні форми мають перевагу в різних умовах. Так, двокрапкове сонечко має дві форми: червону та чорну. Червоні переважно виживають у зимовий період, чорні більш стійкі до високих температур влітку. Низка лугових рослин мають форми, що квітнуть у різні сезони літа: на початку або наприкінці. Наявність в популяції форм, яким притаманна неоднакова життєздатність у різних умовах називається **адаптаційним поліморфізмом**. Такий поліморфізм є результатом дії **дизруптивного добору**.

Таким чином, рушійна і дизруптивна форми добору призводять до **зсуву середнього значення** ознаки або властивості. Результатом дії рушійного добору може бути також втрата ознаки.

У 40–60 роках 20 сторіччя Т. Г. Добржанський розвинув концепцію **балансуючого добору**. За його визначенням, «**балансуючий добір – це комплекс різних селективних процесів, які підтримують, підвищують або регулюють генетичну мінливість, що значною мірою є сприятливою**». В межах такого розуміння дизруптивний добір (зокрема дві ситуації, розглянуті вище) розглядається як варіант балансуєчого.

Важливе еволюційне значення балансуєчого добору полягає у **збільшенні і підтриманні генетичної різноманітності особин, що позитивно впливає на пристосувальні здатності популяції до різних умов**. Таким чином, в природі співіснують декілька способів збагачення генофондів популяцій: 1) пасивний механізм створення мутаційного вантажу, як побічний результат безперервного

мутаційного процесу, який складається з рецесивних мутацій, потенційно несприятливих; 2) формування мобілізаційного резерву під впливом стабілізуючого добору, що складається з корисних або нейтральних алелів; 3) накопичення сприятливих генів за дії балансуєчого добору.

Як приклад позитивної ролі балансуєчого добору в розвитку адаптивності організмів та освоєнні нових місць існування, можна навести дані американських вчених (Stern, Lee, 2020) по вивченню поширення рачка *Eurytemora affinis*. Первинним біотопом цих рачків є солонуваті водойми і естуарії. Але за останні 70 років вони поширилися у прісній акваторії. Дослідники провели повне секвенування геномів у зразках з природних і нових, прісних ареалів. Вони виділили локуси, які зазнали балансуєчого і рушійного добору. Справа в тому, що умови у рідному середовищі *E. affinis* нестабільні по солоності і температурі, і, за припущенням авторів, повинні були створювати в первинних популяціях внаслідок балансуєчого добору генетичний поліморфізм, що надавав би можливість існування також у прісній воді. Дійсно, у природних популяціях рачків були виявлені гени білків транспорту іонів, що необхідні для виживання у прісних водоймах.

Суть балансуєчого добору полягає у дії векторів природного добору, що мають різну спрямованість: або середовище вимагає одночасної пристосованості до контрастних умов, або умови хвилеподібно змінюються на короткий час. До спеціальних варіантів балансуєчого добору відносяться **частотно-залежний** і **щільнісно-залежний** добори.

Частотно-залежний добір. Такий добір є результатом як взаємодії різних генотипів всередині одного виду, так і взаємодії між видами.

Негативний частотно-залежний (апостатичний) добір спостерігається у випадках, коли генотип має селективну перевагу, якщо він рідко зустрічається в популяції. Опинившись у надлишку, він повністю втрачає зазначену перевагу. Прикладом апостатичного добору за внутрішньовидової взаємодії може слугувати отримання переваги в спарюванні для сильних півнів, коли їх у групі небагато. За збільшення кількості таких півнів зазначена перевага зникає. Самці деяких видів (гірські барани, восьминоги, жуки-носороги) маскуються під самок, що надає можливість запліднювати чужих самиць. Негативний частотно-залежний добір за взаємодії між видами – бейтсовська мімікрія, тобто імітація їстівних видів під отруйних, або неїстівних (мухи родини журчалок імітують жалких ос).

Позитивний частотно-залежний добір дає перевагу фенотипу, частота якого у популяції найбільша. Закріплення застережного забарвлення є прикладом такої форми добору.

Частотно-залежний добір призводить до встановлення в популяції рівноваги між різними формами, тобто до внутрішньопопуляційного поліморфізму.

Щільнісно-залежний добір. Ця форма, як і частотно-залежний добір має циклічний характер. Але щільнісно-залежний добір визначається не частотою зустрічальності генів та генотипів, а кількістю особин певного фенотипу в одиниці об'єму чи площі популяції, тобто щільністю особин в популяції. Частіше ця форма добору спостерігається за міжвидових взаємодій. Ілюстрацією слугує експеримент Ф. М. Семевського (1979 р.) по особливостям добору у дубової листовійки. Якщо внаслідок масового розмноження щільність поселення цього метелика стає великою, комахи-наїзники відкладають свої яйця в найбільш крупні лялечки метелика. Тім самим зберігаються дрібніші особини – популяція листовійки слабшає. За зниження чисельності метелика наїзники вже не обирають і відкладають яйця в будь-які лялечки. Отже, у даній ситуації добір сприяє крупнішим, а значить – більш життєздатним особинам.

В залежності від того, яка щільність популяції, потрібні різні адаптивні механізми. Деякі фактори, як паразити, хижаки, випадкові природні катастрофи, утримують щільність популяції в певних межах і не дозволяють її безмежного збільшення. Крім того, вплив цих факторів як би зберігає потенційну екологічну нішу, вільну для вселення нових видів.

Інші форми добору

4) **Добір проти гетерозигот.** Гарним прикладом зазначеної форми добору є особливості розповсюдження алелів, відповідальних за систему груп крові «резус» *Rh*. Резус-фактор контролюється трьома доміантними генами *C*, *D*, *E*. Вони знаходяться у хромосомі 1 і так тісно зчеплені між собою, що успадковуються практично моногенно. Біля 85 % європейців мають в еритроцитах антиген *Rh* і відносяться до резус-позитивних: фенотип *Rh+*, генотипи *DD* і *Dd*. Решта мешканців Європи не мають цього антигену і формують групу резус-негативних особин: фенотип *Rh-*, генотип *dd*.

Добір проти гетерозигот може виникати на ґрунті так званого резус-конфлікту. Діти резус-негативної матері і резус-позитивного батька можуть бути резус-позитивними (*Dd*). Перша вагітність, як

правило, завершується сприятливо. Але, якщо до крові матері потраплять еритроцити з $Rh+$ фактором, відбудеться імунізація організму матері з виникненням антитіл до відповідного антигену. При другій вагітності ці антитіла проникатимуть до Dd -плоду і руйнуватимуть його еритроцити. В результаті виникає тяжка гемолітична анемія, і дитина без медичної допомоги загине. Таким чином, у зв'язку з елімінацією Dd -плоду з генофонду популяції буде усунуто однакову кількість домінуючих і рецесивних алелів локусу «резус». При однаковій концентрації у популяції обох алелів добір проти гетерозигот не порушував би рівноваги. Але при різних кількостях вихідних частот алелів, що елімінуються з генофонду, такий добір поступово призведе до зниження долі більш рідкісного з них: для європейської популяції – це алель d . Підраховано, що зниження його частки з 15 % до 1 % шляхом добору проти гетерозигот вимагає 600 поколінь, або біля 15 тисяч років.

Встановлено, що у шлюбах, де мати і батько несумісні за резус-фактором, число дітей з гемолітичною хворобою значно менше очікуваного (десятьтисячі разів). Однією з причин цього є одночасна несумісність батьків за групами крові системи АВО. У цьому випадку резус-позитивні еритроцити плоду, які потрапляють в організм матері, руйнуються й імунізація не відбувається.

5) Дестабілізуючий добір. Проявляється при інтенсивному доборі в одному напрямку. Класичним прикладом дестабілізуючого добору слугує довгостроковий експеримент (що триває досі) по доместикації лисиць, розпочатий Д. К. Беляєвим у середині ХХ сторіччя в Інституті цитології і генетики Сибірського відділення АН СРСР (м. Новосибірськ). Добір проводили на зниження агресивності хижих тварин до людини. Разом зі зміною поведінки відбувся цілий комплекс морфологічних і фізіологічних змін, що не мали прямого відношення до поведінки тварин. Крім дружелюбності, відданості, тямущості, слухняності, грайливості і т. п., у піддослідних лисиць відбулися зміни кольору хутра і очей, довжини лап, форми вух, а також зміни гормонального балансу, реакції на стрес, дестабілізація циклу розмноження та інше. Виявлено багато генів, що асоціюють зі змінами в процесі доместикації: гени гормональної регуляції, диференціювання клітин нервового гребеня, формування міжклітинних контактів і синаптичної передачі сигналів в мозку, гени імунітету тощо.

Подібні результати були отримані в експериментах по прирученню інших тварин (щурів, овець). Нові дослідження по здійсненню селекції лисиць в напрямку, зворотному доместикації, підтвердили загальні риси дії дестабілізуючого добору: комплексність змін різних ознак організму.

Існує багато пояснень супутніх змін в ознаках, що безпосередньо не зв'язані з поведінкою.

1) **Сумісний добір** зчеплених ознак, що має назву генетичний автостоп.

2) **Плейотропна дія генів**, які добираються (є гени, які регулюють стан хроматину через метилювання ДНК або модифікацію гістонів; гени, залучені до альтернативного сплайсингу або передачі внутрішньоклітинних сигналів; дія зазначених генів впливає на роботу великої кількості інших генів).

3) **Адаптивні компроміси**: прямий добір за одними ознаками побічно створює вектор добору по інших ознаках, що функціонально зв'язані в онтогенезі.

4) Підвищення загальної частоти мутацій.

5) Інтенсивний добір з поведінки закріплює **множинні мутації, які змінюють баланс гормонів** в організмі (Д. К. Беляєв). Ці мутації мають плейотропний ефект, у тому числі на стабільність морфогенезу, призводячи до дестабілізації фенотипу.

6) **Синдром доместикації** – мутують гени, що керують дозріванням клітин нервового гребеня у хребетних (Wilkins et al., 2014). Клітини нервового гребеня дають початок різним структурам організму: корі наднирників, вушному хрящу, деяким кісткам черепа, клітинам райдужної оболонки, пігментним клітинам у шкірі.

Таким чином, **дестабілізуючий добір**, за якою би ознакою не проводився, не тільки змінює значення цієї ознаки, а **руйнує корелятивні зв'язки в організмі**, неминуче **руйнує й генетичний гомеостаз**. Звідси еволюційне значення дестабілізуючого добору полягає у розкритті на рівні фенотипу певних генетичних резервів.

Рушійний, дизруптивний, дестабілізуючий добір не діють нескінченно довго. В іншому випадку популяція може загинути. Через певний час почне функціонувати стабілізуючий добір, що зафіксує нову норму реакції, оптимальну в умовах, що склалися. Таким чином, різні форми добору перемежуються. Це явище послідовної зміни механізмів природного добору має назву «**еволюційні гойдалки**».

5) **Статевий добір**. Це варіант внутрішньовидового природного добору (більш притаманний тваринному світу). Він впливає з конкуренції між особинами однієї статі (звичайно між самцями, значно рідше – між самицями) за можливість спарювання. Основний наслідок

такого добору – пріоритетне розмноження генотипів, що визначають фенотипи з особливими статевими ознаками і властивостями. Статевий добір має два основних аспекти: 1 – пряме суперництво між самцями (внутрішньостатевий добір), 2 – відкритий (іноді прихований) вибір самців самицями (міжстатевий добір). В результаті першого у самців формуються різні види «зброї» (роги, ікла, шпори і т. п.), внаслідок другого – самці набувають певні «прикраси» («орнамент»), специфічні структури тіла та інші морфо-фізіологічні риси. Існуванням статевого добору пояснюється наявність в особин ознак, що можуть розцінюватися як несприятливі для виживання. Так, викопний великорогий олень вважається «жертвою» статевого добору, оскільки його величезні роги сильно заважали жити і вимагали значних затрат через щорічне відновлення; «дуель» баранів-толсторогів за самку призводить до повного знесилення одного з самців; кроваві бійки між морськими слонами закінчуються тяжкими пораненнями; яскраве забарвлення павича та самців інших видів птахів значно демаскує їх перед хижаками. Таким чином, тільки сполучення статевого добору зі звичайними формами добору забезпечує компроміс між можливістю залишити якомога більше нащадків і ймовірністю загибелі від ворогів.

Дія статевого добору призводить до появи як внутрішньовидових, так і міжвидових особливостей. З одного боку, утворюються специфічні морфо-фізіологічні ознаки, притаманні певній статі, які відрізняють її від протилежної – **статевий диморфізм**. З іншого – формуються специфічні для кожного виду морфо-фізіологічні особливості, а також тип партнерських відношень між статями: полігамія (полігінія, поліандрія та полігінандрія), моногамія (множинна моногамія та довічні шлюби), проміскуїтет.

Полігамні відношення є найбільш розповсюдженими. Розрізняють три варіанти полігамії. 1) При **полігінії** самці запліднюють декілька самок, після чого основна турбота про нащадків належить саме самкам (стада копитних, гареми морських котиків, прайди левів, тигри, горностаї, горили, павіані-анубіси). *Формула полігінії: один самець – виняткові відносини з двома або більше самками*. Полігінні самці, як правило, дуже агресивні до своїх конкурентів та їх нащадків. 2) При **поліандрії** ролі самців і самок повністю змінюються на протилежне за порівняння з полігінією. *Формула поліандрії: одна самка – виняткові відносини з двома або більше самцями*. Частіше поліандрія зустрічається серед птахів: самки влаштовують шлюбні турніри (танці), охороняють гніздові ділянки (яканові, кулики-плавунчики, кольорові бекаси, страуси нанду). Морфологічні і поведінкові особливості

особин при поліандрії пов'язані з їх особливим гормональним станом: самки мають підвищений вміст чоловічого статевих гормону – тестостерону, а самці – пролактину, що викликає «материнську» поведінку (наседжування яєць і турботу про нащадків). 3) При **полігінандрії** кожна самка паруються з кількома самцями і навпаки (шимпанзе, зграйні риби з зовнішнім заплідненням, оселедці зокрема). *Формула полігінандрії: два або більше самців – виняткові відносини з двома або більше самками.* Кількість самців і самок може не бути рівним, зазвичай у більшості хребетних самців менше.

Полігамні відношення сприяють формуванню яскраво вираженого статевого диморфізму.

Моногамія – рідкісне явище у природі, зустрічається серед 3–5 % від загальної кількості видів. Більш поширена серед птахів. При цьому частіше пара формується на період народження і зростання потомства. *Формула моногамії: один самець – виняткові, монополні відносини з однією самкою.* У випадках **множинної моногамії** після того, як нащадки зможуть існувати самостійно, пара може розпастися і згодом (у наступний сезон розмноження) відновитися, або створити пари в новому складі (багато видів амфібій, хижих і комахоїдних птахів, деякі види гризунів, зокрема строкатка степова і полівка вузькочерепна, песці, койоти, орангутани та ін.). Визначними прикладами моногамії є створення довічних шлюбів (лебеді, журавлі, лелеки, голуби, види воронових, більшість видів родини баранцевих). Однак, навіть справжні моногами здійснюють «адюльтер». Так, вчені з Мельбурна проаналізували на батьківство ДНК пташенят чорних лебедів в одній колонії: виявилось, що кожний шостий нащадок був плодом позашлюбного зв'язку.

Проміскуїтет – система вільного схрещування в популяції, при якій кожна самка паруються практично з кожним самцем і навпаки (дрохва, колібрі, папуга-ваза, шимпанзе звичайний, бонобо). *Формула проміскуїтету: будь-який самець – відносини з будь-якою самкою.*

Особливою формою статевої відносин є **статевий паразитизм**. Прикладом є глибоководні риби-вудильники. Самець цього виду у 100-200 разів менше за самицю. Знайшовши її, самець впирається в її шкіру і згодом дегенерує (втрачає очі, ротовий отвір, кишечник). Його кровоносні судини з'єднуються з кровоносною системою самиці, завдяки чому він підтримує своє існування і здатність запліднювати ікру до кінця життя.

Не складно зрозуміти, що особливості статевого добору у кожного виду тісно зв'язані з специфічними видовими властивостями і умовами довкілля.

По-перше, статевий активність має переривчастість, є не хаотичною, а звичайно циклічною: у шлюбні відношення можуть вступати особини лише певного віку з відповідним фізіологічним

(в першу чергу, гормональним) станом, що сильно залежить від зовнішніх умов.

По-друге, суттєвим чинником, що визначає особливості статевого добору, є тип шлюбних відношень. У свою чергу, тип шлюбних відношень визначається станом народжених нащадків та умовами доквілля. У видів, дитинчата яких народжуються не повністю сформованими (гніздові птахи, деякі ссавці), природний добір найчастіше підтримує моногамію. Виникнення *моногамії* та її еволюція заснована на *вигоді* (особливо у суворих кліматичних умовах) *турботи про потомство з боку обох батьків*. Крім того, відмічено, що моногамія виникає у видів (або в окремих популяціях) з невеликими чисельними ресурсами: за незначної кількості особин виду швидше відбувається формування моногамної сім'ї. Серед більшості ссавців більш розповсюдженим є полігінний тип шлюбних відносин. Це пов'язане з тим, що самка здатна сама прогодувати дитинчат їжею, яку виробляє самостійно (молоком). Будь-які *полігамні стосунки* (полігінія та поліандрія) *сприяють збільшенню різноманітності генофонду* виду, тим самим підвищуючи ефективність природного добору.

При полігінії добір йде на кращу «озброєність» та агресивність самців, і серед них встановлюється ієрархія домінування. За моногамії, навпаки, самки обирають раніше відомих їм самців, менш агресивних і більш толерантних до сусідів. При цьому самці приймають активну участь у вихованні потомства. «Нестача» генетичної гетерогенності нащадків за моногамії компенсується ад'юльтером. У межах же моногамної сім'ї забезпечується догляд за усіма нащадками.

Так, американські вчені (Gerlach et al., 2012) вивчали властивості нащадків чорноокої вівсянки, що звичайно паруються по типу моногамної сім'ї. На підставі багаторічних досліджень вони встановили, що репродуктивна ефективність нащадків (кількість потомства у дітей і онуків) у цього птаха залежить від типу батьківства. Вона виявилася вище у нащадків від чужого самця. Більшу плодючість пояснюють більшою привабливістю нового партнера, а значить й його нащадків. Друге пояснення пов'язане з наявністю **посткопуляційного добору** (результат конкуренції між сперматозоїдами за запліднення). Іншими словами, самки обирають самця вже після спарювання (тобто приховано). Таким чином, *посткопуляційний добір сприяє 1) розповсюдженню у популяції генів, що збільшують схильність*

самок до проміскуптету, 2) зниженню концентрації у популяційному генофонді **понадегоїстичних** генів.

Понадегоїстичні гени виникають час від часу внаслідок випадкових мутацій. Це такі фрагменти ДНК, які сприяють своєму надмірному поширенню в популяції за рахунок інших генів. Ці гени зустрічаються повсюдно у всіх живих організмах і можуть становити значну, а іноді і більшу частину генома. Більшість понадегоїстичних генів знижують фертильність самців. Часто це відбувається при мейотичному дрейфі, тобто за порушення поділу клітин, яке призводить до утворення різної кількості «чоловічих» і «жіночих» сперматозоїдів.

Колектив авторів (Price et al., 2008) здійснив дослідження на популяціях дрозофіли, що мали біля 30 % носіїв понадегоїстичного гена SR (sex ratio). Він розташований на X-хромосомі і порушує нормальний розвиток сперматозоїдів з Y-хромосомою. Самці з SR-генами виробляють в два рази менше сперматозоїдів, в результаті чого в популяції стає значно більше самок, що може призвести до вимирання популяції. Але дослідження показали, що після 10 поколінь самки з SR-популяцій збільшили за рахунок поліандрії швидкість спарювання на 20 % (з 3,25 днів до 2,75). Таким чином, поліандрія дозволила мушкам підсилити конкуренцію між «хворими» сперматозоїдами з X-хромосомою (з SR-генами) і нормальними сперматозоїдами з Y-хромосомами при заплідненні. Здорові сперматозоїди отримують перевагу просто за рахунок кількості. В результаті у популяції стає більше здорових самців замість самок з генетичним недоліком. Таким чином поліандрія стає порятунком від поступової загибелі виду внаслідок порушення нормального співвідношення статей.

В основі вибору партнера можуть бути найрізноманітніші умови. Крім зовнішньої привабливості (зброя і орнамент) і сили, вирішальну роль може грати обране місце для спарювання, гніздування і виховання нащадків, стиль залицяння (пісні, танці і т. п.), участь у вихованні та захисті потомства. Особливе значення при виборі партнера у багатьох тварин має головний комплекс гістосумісності (*major histocompatibility complex, МНС*), що складається з величезного різноманіття спадкових детермінант.

Система МНС забезпечує стійкість до патогенів та паразитів, і відповідно, сприяє виживаності та репродуктивному успіху. Встановлено, що тварини (навіть людина), здатні визначати алельний склад комплексу МНС за запахом і при формуванні шлюбних союзів віддають перевагу партнерам з іншою комбінацією алелів МНС. Завдяки цьому відбувається 1) підвищення гетерозиготності за МНС (що автоматично тягне за собою збільшення резистентності), 2) запобігає інцесту та, відповідно, зниженню розповсюдження

спадкових вад у нащадків, 3) сприяє підтриманню і підвищенню різноманітності системи *МНС* (гіпотеза Червоної королеви).

Мутації і рекомбінації привносять певні зміни в спадкові детермінанти популяції. Але самі по собі такі зміни не мають еволюційного значення. Ізоляція сприяє посиленню диференціації між різними фенотипами. Але, еволюційне значення можуть мати не будь-які зміни генофонду популяції, а тривалі і векторно спрямовані зміни, що адекватні умовам довкілля. Такий процес змін, обумовлений дією природного добору, має назву **елементарне еволюційне явище**.

Визначення добору як «виживання найбільш пристосованих» є неточним і дуже спрощеним. Таке розуміння залишає за доббором лише функцію елімінації (негативну функцію). Проте пристосованість ніколи не виникає у готовому вигляді (див. розділ 2.8), а формується поступово на підставі безлічі попередніх змін, завдяки постійній дії добору. Причому на основі одного і того ж спадкового матеріалу в залежності від умов і напряму добору можуть виникати різні адаптації. Більш точним є вираз, що **добір – це диференційне розмноження особин з різними генотипами**. Це означає, що для еволюції важливе не саме по собі виживання, а внесок кожної особини у генофонд популяції.

Питання для самоконтролю:

- 1) *Перелічить основні форми природного добору.*
- 2) *У чому полягають особливості стабілізуючого добору?*
- 3) *Чи може функціонувати стабілізуючий добір за умов, які змінюються?*
- 4) *За яких умов формується внутрішньопопуляційний поліморфізм?*
- 5) *Надайте характеристику балансуєчому добору.*
- 6) *Які є спеціальні варіанти балансуєчого добору?*
- 7) *У чому полягає сутність добору проти гетерозигот?*
- 8) *Які наслідки дестабілізуючого добору?*
- 9) *Що таке еволюційні гойдалки?*
- 10) *Сутність статевого добору.*
- 11) *Поясніть, чому серед птахів розповсюджені моногамні відношення?*
- 12) *Значення головного комплексу гістосумісності для статевого добору.*
- 13) *Що називають елементарним еволюційним явищем?*
- 14) *У чому полягає творча роль природного добору, якщо будь-яка з ознак організму виникає в результаті випадкової мінливості?*

2.5. ЕФЕКТИВНІСТЬ І ШВИДКІСТЬ ПРИРОДНОГО ДОБОРУ

... я хочу сказати, що цілком усвідомлюю – мої висновки, можливо, потребують критичного перегляду. Але я переконаний, що математичні розрахунки подібного роду будуть відігравати вирішальну роль у всіх еволюційних міркуваннях»
Дж. Холдейн

Можливість здійснення природного добору обумовлюється, безумовно, наявністю матеріалу для добору, тобто генетичною різноманітністю всередині популяції. Природний добір є статистичним явищем і може характеризуватися за допомогою математичного апарату. Максимально можлива швидкість добору визначається масштабом мінливості ознак, які мають якесь значення в боротьбі за існування. Математично ця залежність визначається рівнянням Р. Фішера:

$$dp/dt = \alpha \sigma^2_p$$

Дане рівняння описує **основний закон селекції Фішера: швидкість добору ознаки (p) пропорційна квадрату середнього квадратичного відхилення (σ) ознаки « p ».**

З закону Фішера випливає принцип, який стверджує монотонне збільшення пристосованості популяції за дії добору в будь-який момент часу. Однак, в популяціях з інбридингом, при частотно-залежному доборі, за рахунок мутацій і рекомбінацій генів пристосованість популяції може знижуватися. Отже, добір може привести до вимирання популяції. Закон Фішера справедливий при незмінних значеннях пристосованості генотипів. Природні наявні популяції вже досягли максимуму адаптації на попередніх етапах еволюції і підтримують екологічну рівновагу з довкіллям. Сукупність адаптацій до конкретних умов, з якими популяція зіштовхувалася у минулому, збережена в їх наявній генотиповій структурі, що становить запас міцності в мінливих умовах середовища.

Дія природного добору визначається ступенем кількісної дії добору на генетичну структуру популяції, тобто на зміну частот генів. У загальному виді це можна записати наступним рівнянням:

$$dp = p(qs/1 - qs), \text{ де}$$

p – концентрація варіанта, що відбирається, q – концентрація варіанта, який елімінується, s – коефіцієнт добору або коефіцієнт селекції.

Таким чином, коефіцієнт добору (інтенсивність добору) характеризує інтенсивність елімінації або зниження відтворення частоти мутантного алелю « q » порівняно з вихідною формою « p ». Значення коефіцієнту добору s варіює від 1 до 0. Чим більший коефіцієнт добору (тобто чим інтенсивніше добір), тим вищий тиск добору. Під тиском добору в популяція відбувається зміна генофонду, ступінь якої характеризує ефективність добору.

Коефіцієнт добору тісно зв'язаний із показником «адаптивна цінність генотипу». Адаптивна цінність генотипу – здатність генотипу до виживання і відтворення у порівнянні з іншими генотипами в популяції, тобто здатність передати гени наступним поколінням. Адаптивна цінність генотипу характеризує відносну пристосованість генотипу – w . Кількісно адаптивну цінність виражають у відсотках частот (або у частках від одиниці) до і після добору, тобто з урахуванням їх частот в різних поколіннях. Значення w коливається від 0 до 1. При $w=0$ передача генетичної інформації наступному поколінню відсутня, алель зникає з популяції – $s=1$. При $w=1$ передача генетичної інформації максимальна, тобто повністю реалізується потенціальні можливості до розмноження. Таким чином, чим більше адаптивна цінність генотипу, тим нижче коефіцієнт добору: тобто якщо $w=1$, то $s=0$.

Відсутність добору ($s=0$) навряд чи можлива в природних популяціях. Різні генотипи обов'язково відрізняються один від одного, і за постійного тиску життя в них різні ймовірності досягнути репродуктивного віку.

Якщо зі 100 народжених особин з визначеними ознаками до розмноження доживуть усі, то в даному випадку $s=0$. Якщо зі 100 доживуть 99 особин, то $s=0,01$. У природних умовах « s » звичайно не перевищує 0,10-0,20. Частіше він має менші значення. Однак, якщо мутація летальна і домінантна, то коефіцієнт добору може складати 1.

Як відмічалось, у природі оцінка адаптивної цінності генотипів по окремим ознакам відбувається рідко. Звичайно добір йде за комплексом ознак. Для оцінки адаптивної цінності всіх генів в популяції визначають так звану середню пристосованість w . Її розраховують по сумі частот генотипів після добору за формулою Харді-Вайнберга:

$$w = p^2 w_0 + 2pq w_1 + q^2 w_2$$

При цьому середню пристосованість домінантних гомозигот (w_0) приймають за 1, а пристосованість інших генотипів (гетерозигот – w_1 ,

рецесивних гомозигот – w_2) співвідносять до неї у відсотках. Таблиця 5 пояснює зазначені умовно прийняті допущення.

Таблиця 5

Умовні зв'язки між середньою пристосованістю, коефіцієнтом добору і генотипом

| Генотип | Розрахунок середньої пристосованості | Розрахунок коефіцієнту добору |
|---------|--------------------------------------|-------------------------------|
| AA | $w_0 = w_0/w_0$ | 1 |
| Aa | $w_1 = w_1/w_0$ | $1 - s_1$ |
| aa | $w_2 = w_2/w_0$ | $1 - s_2$ |

Знаючи частоти генотипів до і після дії добору, нескладно розрахувати коефіцієнт добору (табл. 6).

Таблиця 6

Приклад розрахунку коефіцієнту добору

| | Генотипи | | |
|---------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| | AA | Aa | aa |
| Частоти до добору | 0,25 | 0,50 | 0,25 |
| Частоти після добору | 0,35 | 0,48 | 0,17 |
| Відносна виживаність, «w» | $w_0 = 0,35/0,25 = 1,4$ $w_0/w_0 = 1,4/1,4 = 1,0$ | $w_0 = 0,48/0,50 = 0,96$ $w_1/w_0 = 0,96/1,4 = 0,7$ | $w_2 = 0,17/0,25 = 0,68$ $w_2/w_0 = 0,68/1,4 = 0,4$ |
| Значення коефіцієнту добору «s» | $s = 1,0 - 1,0 = 0,0$ | $s = 1,0 - 0,7 = 0,3$ | $s = 1,0 - 0,4 = 0,6$ |

Ефективність і швидкість добору залежить від багатьох умов.

1) **Добір проти доміантних летальних мутацій.** Якщо така мутація має стовідсоткову експресивність (ступінь вираження ознаки) і стовідсоткову пенетрантність (частота прояву ознаки серед особин популяції), то популяція позбувається її за одне покоління, тобто $s = 1$.

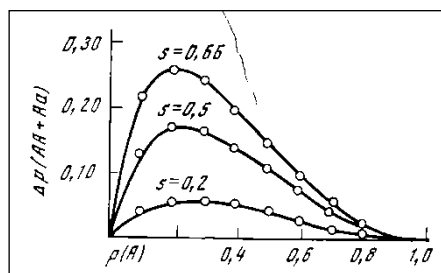
Добір проти рецесивних генів і за неповного, часткового домінування, навпаки, ускладнений. Справа в тому, що у гетерозиготному стані під прикриттям нормального фенотипу вони вислизають від дії добору.

2) **Залежність швидкості добору від швидкості і характеру мутування.** Несприятливі мутації уповільнюють, а сприятливі – прискорюють добір. Однак, в цілому вплив особливостей мутування на швидкість добору не такий істотний. Це обумовлено тим, що добору підлягають не окремі мутації, а їх складні комбінації, які визначають

різні фенотипи. Кількість таких комбінацій набагато більше кількості виникаючих мутацій. Крім того, частота мутування вкрай низька, і вплив мутаційного тиску на генетичну структуру популяції можна врахувати лише при досягненні суттєвої концентрації цієї мутації.

3) **Залежність швидкості добору від вихідної концентрації гена в популяції** (рис. 1). На початку розділу наведено рівняння, що демонструє кількісний вплив добору на частоти генів у популяції: $dp = p(qs/1 - qs)$.

А.



Б.

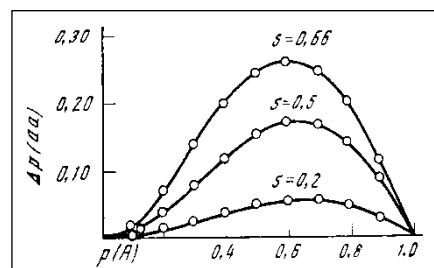


Рис. 1. Залежність швидкості добору від концентрації гена, що добирається
 А: швидкість добору $\Delta p(AA+Aa)$ домінантного фенотипу в залежності від концентрації гена $p(A)$ при $s = 0,2; 0,5$ і $0,66$. Б: швидкість добору $\Delta p(aa)$ рецесивного фенотипу в залежності від концентрації гена $p(a)$ при $s = 0,2; 0,5$ і $0,66$ (за І. І. Шмальгаузенем, 1983)

Відповідно до цього рівняння, добір діє дуже повільно при значно низьких або високих концентраціях ознаки (гена), що обирається. За середніх концентрацій, навпаки, добір діє дуже швидко навіть при низьких значеннях коефіцієнту добору. Розрахунки демонструють, що при значенні « s », рівному 0,01 в популяції з домінантним геном « A » і рецесивним « a » зростання частоти першого з них йтиме наступним чином (табл. 7).

Таблиця 7

Розрахунок зміни частоти генотипу в наступних поколіннях
 (К. Пету, 1939)

| Частота генотипу | Кількість поколінь |
|------------------|--------------------|
| 0,1 – 1,0 | 232 |
| 1,0 – 50,0 | 559 |
| 50,0 – 98,0 | 5189 |
| 98,0 – 99,0 | 5070 |
| 99,0 – 99,9 | 90231 |

Таким чином, мутування може призвести лише до незначної зміни швидкості добору (віднімання або додавання деякої сталої величини) і не може вплинути на його напрям і закономірний розподіл швидкостей, залежних як від величини коефіцієнту добору, так й від концентрації фенотипових варіантів, що обираються.

Важливою в біологічному сенсі є залежність швидкості добору від концентрації гетерозиготного генотипу. Крива цієї залежності має два максимуми (рис. 2), тобто сідлоподібна. Один максимум визначається оцінкою гетерозигот Aa на тлі повного переважання гомозиготи aa . Інший максимум зв'язаний з оцінкою тих же гетерозигот, але на фоні переважання гомозигот AA .

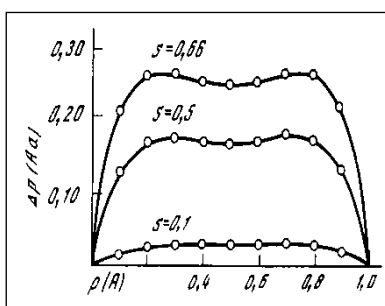


Рис. 2. Швидкість добору $\Delta p(Aa)$ гетерозиготного генотипу в залежності від концентрації гена, що добирається, при $s = 0,1; 0,5$ і $0,66$ (за І.І. Шмальгаузенем, 1983)

4) **Залежність швидкості добору від розмірів популяції.** Зазначений показник має істотний вплив на дію добору. В малій популяції частіше відбуваються близькоспоріднені схрещування, що призводить до гомозиготизації. Ці гомозиготи у малих популяціях можуть випадково елімінуватися або випадково фіксуватися (дрейф генів). Зазначені випадкові явища випадають з-під контролю добору. Отже, в малих популяціях добір не може бути ефективним. Однак, як раніше відмічалось, випадкова зміна концентрацій генів може призвести до виникнення нових їх комбінацій.

У великих популяціях особливо складно позбутися рецесивних мутацій через дуже повільний їх перехід у гомозиготний стан. Однак, у великих популяціях умови більш сприятливі для накопичення різноманітних спадкових змін, тобто сприятливі умови формування «мобілізаційного генетичного резерву популяції». Випадкові процеси, зрозуміло, у великих популяціях практично не грають ніякої ролі.

Відповідно є значні можливості для швидкого добору. Але з іншого боку, у великих популяціях ускладнено фіксування сприятливих комбінацій. У зв'язку із зазначеним велике значення має коливання чисельності популяції («хвилі життя»). Можна припустити наступну загальну схему зміни генофонду популяції і особливостей дії природного добору за коливання її чисельності.

Період мінімальної чисельності популяції: гомозиготизація і фіксування певних мутацій та різних комбінацій генів у місцях переживання залишків популяції (в локальних популяціях).

Період збільшення чисельності популяції: локальні популяції вільно розмножуються, схрещуються і дають начало множині нових комбінацій.

Період максимальної чисельності популяції: природний добір ефективний (відповідно раніше сказаному).

Період зниження чисельності популяції: спочатку жорсткий добір, потім переважає дрейф генів.

На підставі вищеописаної схеми можна зробити висновок, що саме такі популяції, в яких відбувається коливання чисельності, є найбільш сприятливими для швидкої дії природного добору. Ефективність добору також значна в частково ізольованих популяціях, що систематично обмінюються мігрантами.

З оцінки швидкості природного добору випливає важливий висновок про **відносність адаптивної цінності генотипів**. Це зв'язано з тим, що оцінка селективної якості фенотипу в умовах конкуренції має порівняльний характер. Один варіант (А) може виявити свою перевагу перед іншим варіантом (Б) лише у тому випадку, якщо вони разом присутні у популяції. Коли перший варіант «А» рідкісний, то його перевага перед іншим (якщо вона є) буде позначатися найбільш чітко. Якщо цей варіант розповсюдиться і стане звичайним, то він втратить своє вигравне становище в популяції. У випадку абсолютного завоювання всієї популяції окрема особина «А» вже не буде мати ніяких переваг над іншими такими ж особинами цієї популяції. Таким чином, оцінка даного фенотипового варіанта відбувається завжди на тлі його альтернативи і є максимальною за рішучого переважання в популяції іншого варіанта, що елімінується.

Отже, швидкість природного добору визначається внутрішньовидовим змаганням альтернативних фенотипових варіантів. Інтенсивність добору залежить від розподілу концентрацій цих варіантів, тобто від ймовірності зіткнення альтернативних форм

між собою. Крім того, швидкість добору визначається, безумовно, адаптивною перевагою одного з альтернативних варіантів. Можна відмітити, що максимальна швидкість природного добору в будь-якому напрямку досягається в популяціях з максимальним поширенням мутацій у гетерозиготному стані (тобто з 50-відсотковою концентрацією мутантного гена). Такі популяції є найбільш мобільними.

Необхідно підкреслити, що значення вищевказаних теоретичних розрахунків умовне. Як зазначалося, тиск добору змінюється при зміні концентрації в популяції фенотипу, що добирається. Крім того, мутації можуть мати різну експресивність, тобто бути не повністю рецесивними. А якщо фенотиповий вираз таких мутацій буде хоча б трохи сприятливим, то одночасно з їх відбиранням почнеться добір на посилення їх прояву в гетерозиготному стані. Отже, мутація буде домінувати, що, в свою чергу, призведе до прискорення добору. На жаль, відсутність адекватного математичного апарату створює багато перешкод для повного кількісного опису генетичних процесів під тиском добору через складність фенотипової реалізації генотипу та складність генетичної структури популяцій (генетичні зміни природної популяції йдуть за множиною локусів, генотипи можуть взаємодіяти один з одним, гени можуть бути зчеплені, комбінації генів можуть бути невивпадковими за дії добору).

За розглядання теми про вплив різних чинників на швидкість та ефективність природного добору необхідно згадати про так звану «дилему Холдейна». У 1957 р. була опублікована стаття Дж. Холдейна «Ціна природного добору», в якій було викладено математичний аналіз абстрактної популяційно-генетичної моделі.

Вихідні припущення моделі полягали у наступному: 1) панміктична популяція має високу ефективну чисельність; 2) особини відрізняються лише по одному алелю («новий» алель забезпечує більшу пристосованість); 3) «новий» алель, що має замінити попередній, присутній в популяції у невеликій кількості; попередній алель, відповідно, домінує у популяції; 4) постійні умови по всьому ареалу популяції. На засаді цієї моделі Холдейн розраховував математичне співвідношення між інтенсивністю добору, швидкістю заміщення одних алелів іншими, більш пристосованими, та ціною, яку платить популяція за це заміщення. Ціна добору оцінювалася як частка особин, що загинула в ході добору через генетично знижену пристосованість (генетичний вантаж).

З аналізу вищезазначеної моделі випливали наступні висновки.

1) За умови, що інтенсивність добору проти особин, які мають попередній «непристосований» алель, дорівнює одиниці, його заміщення потребує всього лише одного покоління. Однак, якщо при цьому частота нового

позитивного алелю вкрай мала, то зменшення чисельності популяції може бути критичним. У випадку, коли інтенсивність добору набагато менша одиниці, сумарне число загиблих особин з «неприсосованим» алелем у десятки разів буде перевищувати вихідну чисельність популяції. При залученні у добір більш ніж одного гена ціна заміщення пропорційно зростає і може призвести до загрозливого зменшення чисельності популяції. Ю. П. Алтухов (*Генетические процессы в популяциях, 2003*) наводить оцінку, що відповідно до моделі Холдейна рушійний добір без загрози існування виду не може йти більш ніж по 12 генам. Зрозуміло, що розглянуті випадки мало сумісні з можливістю видоутворення.

2) Холдейн припустив також, що для видоутворення необхідна заміна алелів за 1000 локусів. Якщо селективна перевага по кожному з локусів складає 0,1, то для видоутворення потрібно 300 000 поколінь. Така оцінка не відповідає реальному (на підставі палеонтологічних даних) часу видоутворення для багатьох видів.

Як відмічалось вище, процеси видоутворення занадто складні, щоб їх можна було точно описати, виходячи з популяційно-генетичних моделей, за допомогою існуючого математичного апарату. Слід розуміти, що будь-яка модель є неповним (часто істотно неповним) відображенням реальності. Не позбавлена цього й розглянута модель Холдейна. Правомірність використання її висновків суттєво обмежена для багатьох природних популяцій. Випадки, що зустрічаються у природі, часто не відповідають вищезазначеним припущенням моделі.

1) Якщо видоутворення зв'язано з окремими крайовими популяціями, то значний вплив на добір буде надавати дрейф генів. В таких групах особин в зв'язку з вкрай незначною ефективною чисельністю популяції вихідна концентрація сприятливого алелю може бути на три порядки вище (не 10^{-5} - 10^{-6} , як припускав Холдейн, а 10^{-2} - 10^{-3}). За такої ситуації зміна алельного складу має супроводжуватися значно меншим генетичним навантаженням, і, відповідно, загибеллю меншої кількості особин та більшою швидкістю добору.

2) Добір може здійснюватися по регуляторним генам, які мають різноманітні плейотропні ефекти. У такому випадку формування відмінностей, необхідних для виникнення репродуктивної ізоляції між вихідним видом і дочірньою групою (що є необхідною передумовою видоутворення) може статися за зміни відносно малого числа генів (а не 1000 генів за припущенням Холдейна).

3) Нормальний алель, що підлягає заміщенню новим алелем, визначає пристосованість особин, яка суттєво не поступається носіям нового алелю. У такому разі заміщення алельного складу в популяції може відбуватися без ризику зменшення чисельності популяції.

4) Еволюція може здійснюватися за блочно-модульним типом, тобто через комбінаторику генних мереж. Кожна така мережа вже була апробована в ході попередньої еволюції. Це забезпечує підвищення швидкості видоутворення і зниження загибелі особин при цьому процесі.

5) При оцінці еволюційного процесу необхідно враховувати і його історичний момент. Так, на ранніх етапах видоутворення ризик вимирання популяції через заміну генів відносно невеликий, оскільки умови середовища сприятливі (багато доступної їжі, мало паразитів і хижаків), що обумовлює невелику конкуренцію між особинами. При цьому інтенсивність добору буде значною за рахунок більш високої пристосованості та плодючості особин, носіїв «нових» алелів, а не за рахунок відносно низької пристосованості носіїв нормального алелю. Це спричинить поширення в популяції «нових» алелів, що автоматично призведе до зниження їх адаптивної цінності та зростання конкуренції між ними та наступним новим алелем.

Питання для самоконтролю:

- 1) *Сформулюйте основний закон селекції Фішера та вкажіть на його обмеження.*
- 2) *Що характеризує коефіцієнт добору?*
- 3) *Поясніть зв'язок між коефіцієнтом добору, адаптивною цінністю і пристосованістю генотипів.*
- 4) *Опишіть схему розрахунку коефіцієнту добору.*
- 5) *До якого результату призводить тиск добору?*
- 6) *Від чого залежить ефективність та швидкість природного добору?*
- 7) *Чому мутації незначно впливають на швидкість добору?*
- 8) *Яким чином чисельність популяції впливає на ефективність і швидкість добору?*
- 9) *Чим визначається відносність адаптивної цінності генотипів?*
- 10) *За яких умов спочатку рецесивна мутація може стати домінантною?*
- 11) *Чому, на вашу думку, креаціоністи використовують дилему Холдейна?*

2.6. ЕКОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ЕВОЛЮЦІЇ

Коли плаваєш разом з акулою, єдиний спосіб вижити – стати більшою акулою з усіх акул
Ірвін Уелш

Безумовно, синтез теорії Дарвіна і генетики став найбільш значущим для формування сучасних поглядів на еволюційний процес, в першу чергу, на проблеми видоутворення. Але вид являє собою не тільки генетичну систему, а й є компонентом екологічної системи. Еволюція органічного світу не вичерпується лише розвитком популяцій, їх генетичним перетворенням. Еволюція охоплює також взаємозв'язані та взаємозумовлені системи інших рівнів організації живого. Багато прикладів змушують розглядати еволюцію видів паралельно із еволюцією екосистем.

Екосистема – це будь-який природний комплекс, що складається з живих організмів (*біоценоз*) і середовища їх проживання (*біотоп*). Всі компоненти екосистеми зв'язані між собою потоками речовини, енергії та інформації. До поняття «екосистема» близько поняття «біогеоценоз». Популяція кожного виду займає в екосистемі свою екологічну нішу. Як відмічалось (розд. 2.2), екологічна ніша – це місце виду в біоценозі, яке включає комплекс його біоценотичних зв'язків і вимог до факторів середовища. Оптимальне сполучення всіх екологічних умов, що не включає вплив конкуренції та хижацтва, має назву «*фундаментальна ніша*» (Г. Хатчинсон, 1965). Однак, у природному середовищі таких ніш практично не існує: організми відчувають постійний тиск з боку особин інших видів. Фактичний діапазон умов існування завжди менше фундаментальної ніші і називається «*реалізованою нішею*». За визначенням Ю. Одума (1975), реалізована ніша має три основні складові (градієнти): простір (просторова ніша), трофіка (трофічна ніша) та час (ніша часу).

Для забезпечення динамічної стабільності екосистеми між популяціями різних видів необхідною умовою є підтримка певного рівноважного стану. Відсутність такої рівноваги призведе до руйнування екосистеми, й, тим самим, до знищення можливості існування видів.

Конкретні вимоги щодо підтримання рівноваги визначають швидкість і напрям еволюції, особливості формування морфологічних, фізіологічних, поведінкових та інших особливостей кожного з видів, що входять до даної системи. Просторове розміщення, чисельність, щільність і склад видів в угрупованні регулюється конкурентними стосунками в процесі тривалої міжвидової боротьби.

Таким чином, еволюція відбувається не в якомусь абстрактному просторі, а в конкретній екосистемі. Еволюцію організмів не можна розглядати у відриві від особливостей розвитку відповідної екосистеми.

В якості прикладів залежності морфо-фізіологічних і поведінкових властивостей тварин від складових екосистеми можна навести наступне.

1) Серед європейських ссавців дрібні види переважають над великими, хижаки звичайно середнього розміру (табл. 8).

Таблиця 8

Кількість і розміри поширених ссавців Європи

| Розміри | Кількість видів, що є здобиччю для хижаків | Кількість видів хижаків |
|-------------|--------------------------------------------|-------------------------|
| Менше 30 см | 54 | 3 |
| Більше 1 м | 13 | 3 |

Види, що мають розмір більше середнього, мають ті або інші захисні пристосування. Види, позбавлені захисних пристосувань, більш дрібні. Види, що є здобиччю і мають чималий розмір, або здатні швидко бігати, або завдяки великим розмірам здатні себе захистити. Травоїдні тварини, постійно перебуваючи під тиском хижаків, або зрівнялися з ними за розміром, або перевершили їх. Таким чином, загальна еволюційна тенденція полягає у збільшенні розмірів. Однак, дрібнім видам-здобичі через тиск природного добору з боку хижаків цього не вдалося досягнути. Великі види, навпаки, ще більше збільшили свої розміри. Співвідношення розмірів хижаків та їх жертв можна пояснити з біоенергетичних міркувань:

$$\frac{\text{енергія, отримана за рахунок поїдання жертви}}{\text{енергія, що витрачена на її піймання}} > 1$$

Шанси на виживання виду-жертви зворотно пропорційні цьому відношенню.

2) Птах калао (птах-носоріг), що любить харчуватися великими прямокрилими (сараною, кобилками, кониками, цвіркунами), звичайно оселяється поруч зі стадами мартишок. Справа в тому, що мавпи при пересуванні сполохують комах, які стають легкою здобиччю для птахів.

Точне виокремлення різних форм природного добору значною мірою стало можливим завдяки успіхам математичної і експериментальної екології. Суттєвий вклад в математичну теорію боротьби за існування внесли на початку ХХ сторіччя В. Вольтерра і А. Дж. Лотка. Зазначені автори незалежно один від одного запропонували математичну модель взаємодії двох видів за типом «хижак-жертва». Аналізуючи дані про коливання чисельності різних видів риб в Адріатичному морі, Вольтерра пришов до висновку, що такі коливання не залежать від відомих фізичних факторів, а можуть бути викликані взаємодією в системі «хижак-жертва». Запропоновані рівняння також можна використовувати у моделюванні систем «паразит-хазяїн», конкуренції двох видів.

Модель Вольтерра конкуренції двох видів за спільну їжу. Коефіцієнти приросту чисельності «e» конкуруючих видів приймаються за рівні, а коефіцієнти потреби в їжі (що віддзеркалюють чутливість до нестачі їжі) «c» – різні. Якщо за рівності коефіцієнтів приросту відношення $\frac{e}{c}$ у виду «А» є меншим у порівнянні з іншим видом, то вид «А» зникає.

Модель Вольтерра системи «хижак-жертва». На підставі припущень, що всі умови середовища постійні, змінюється тільки ненажерливість хижака та відтворювальні здатності обох видів, аналіз моделі призвів Вольтерру до формулювання наступних законів. 1) *Закон періодичного циклу:* коливання чисельності обох видів періодичні. Тривалість періоду залежить лише від коефіцієнтів приросту обох видів і первинних умов. 2) *Закон збереження середніх:* середні чисельності двох видів незалежні від первинних умов і залишаються константними, доки не зміняться коефіцієнти приросту; коефіцієнти захищеності жертви і коефіцієнт активності хижака залишаються постійними. 3) *Закон порушення середніх:* якщо скоротити популяції обох видів пропорційно їх чисельності, то середнє число особин виду-жертви починає зростати, а середнє число особин виду-хижака – зменшуватися.

Для перевірки теоретичних положень видатний радянський біолог Г. Ф. Гаузе здійснив серію витончених експериментів (1929–1934 рр.). Він обрав дуже вузькі екологічні системи, що складаються з 2-3 видів. У першому експерименті Гаузе культивував два види парамецій – *Paramecium caudatum* (туфелька хвостата) і *P. aurelia* (туфелька золотиста). Система культивування була замкнутою: постійне рН, в якості їжі регулярно вносили бактерії. За окремого культивування інфузорій вони давали типову сигмоподібну криву росту (рис. 3а, б). Якщо види культують разом, то за два тижні *P. aurelia* повністю витісняє інший вид (рис. 3в).

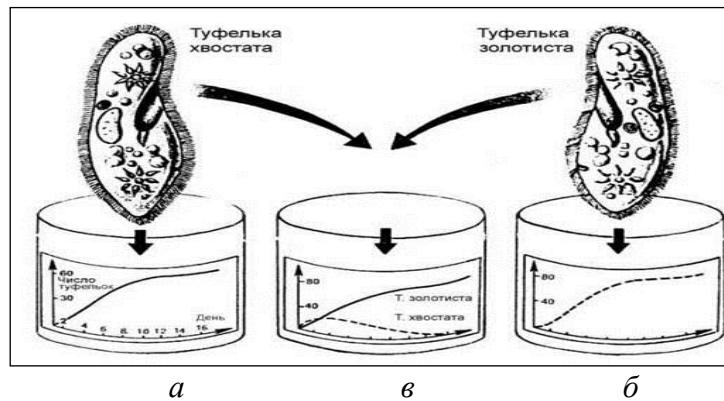


Рис. 3. Ріст популяцій двох близьких видів, що мають загальну екологічну нішу, за сумісного (в) та окремого культивування (а, б)

Виявилось, що *P. caudatum* дуже чутлива до продуктів метаболізму організмів, що накопичуються у замкненій системі. Якщо середовище постійно оновлювали, то, навпаки, *P. aurelia* гине. У даному випадку виживає той, хто за певних умов швидше розмножується. На підставі проведеного дослідження Г. Гаузе сформулював правило, що отримало назву «**принцип Гаузе**», «**правило конкурентного взаємовиключення**»: **два екологічно близьких види не можуть співіснувати разом, або коротше – одна ніша – один вид.**

Правило Гаузе слугує одним з пояснень надзвичайної різноманітності видів у природі. Якщо дві популяції в одному місці не можуть займати одну нішу, їм доводиться для зменшення конкуренції і забезпечення свого виживання адаптуватися, змінюючи свої потреби, тобто розділяти первинну нішу. З часом кожна така популяція спеціалізується у своїй ніші. Основними механізмами зменшення конкуренції в біоценозах між екологічно близькими видами є: 1) розділення часових ніш: різна часова динаміка використання умов (простору); 2) розділення просторових ніш: просторова диференціація розподілу особин конкуруючих популяцій, мікробіотопічний розподіл, що не відповідає розподілу ресурсів, але дозволяє уникати зайвих контактів особин різних видів; 3) формування популяцій з низькою щільністю завдяки дії регулярних обмежуючих факторів або потужного пресингу хижаків, що зменшує ймовірність зустрічі особин конкуруючих видів.

Приклади дії правила Гаузе біологам відомі. З кінця XIX століття на більшій частині Європи широкопалий рак (*Astacus astacus*) був витіснений довгопалим раком (*A. leptodactylus*). Екологічна ніша довгопалого раку перекриває нішу короткопалого, і при цьому вид-переможець більш плідний. Плотва витісняє в багатьох водоймах червоноперку і окуня. Екологічні ніші дорослих особин роз'єднані, але ніші мальків – перекриваються. Мальки плотви виявляються більш життєздатними.

В результаті витіснення плотвою інших видів риб пов'язане з більшою конкурентоспроможністю мальків плотви.

Однак відбуваються ситуації, коли прояв конкурентного витіснення ускладнюється через особливості середовища. Так, у середовищі проживання планктонних організмів в одному літрі одночасно співіснують кілька десятків видів одноклітинних водоростей і дрібних ракоподібних (Hutchinson, 1961). При цьому явного поділу ніш не спостерігається і, відповідно, не виявляється явної конкуренції між видами. На підставі нових досліджень (Mitchell et al., 2008) висунуті припущення для пояснення так званого «**планктонного парадокса**»: висока динамічність параметрів середовища, короткій життєвий цикл планктонних організмів, їх надзвичайна плодючість, селективне виїдання зоопланктоном. Встановлено, що планктонні угруповання мають розмір біля 10 см, а час існування менший 10 хв. В результаті у кожний конкретний момент часу перевагу отримує певний вид, який миттєво реагує спалахом чисельності, але потім поступається місцем наступному. Таким чином, через виняткову мінливість середовища та нерівноважність планктонних угруповань постійно виникає значна кількість ніш, що залишаються не заповненими у кожний момент. Проте і в планктонному співтоваристві також спостерігається «класичне» конкурентне витіснення, що відбувається при так званому «цвітінні» води.

У другій серії експериментів *P. caudatum* культивували з іншою інфузорією *P. bursaria*. Обидва види жили сумісно, досягаючи рівноваги. Хоча зазначені види харчуються однією і тією ж їжею, вони відрізняються за способом живлення. *P. caudatum* харчується у вільному просторі, в товщі рідини, а *P. bursaria* концентрується і живиться в пристінних областях. Іншими словами – екологічні ніші досліджуваних видів різні, що запобігає появі конкуренції між ними. Було також виявлено, що чисельність (маса) кожного виду менше, ніж у монокультурі. Однак при цьому сумарна біомаса обох видів була більше, ніж чисельність кожного з видів за одиночного культивування. Звідси висновок: **монокультура екологічно найменш ефективний спосіб нарощування біомаси.**

Аналіз прикладів міжвидових відносин призводить до висновку, що відповідно до правила Гаузе результатом міжвидової конкуренції є звуження екологічної ніші виду, а для менш конкурентоспроможних видів – її повна зміна. Цим, зокрема, міжвидова конкуренція відрізняється від внутрішньовидової. Внаслідок впливу останньої екологічна ніша виду розширюється: всім особинам не вистачає оптимальних для виду ресурсів, і деякі витісняються «на край» використовувати менш сприятливі ресурси.

В третій серії дослідів Г. Гаузе аналізував систему хижак-жертва. В якості хижака була взята інфузорія *Didinium nasutum*, жертви – *P. caudatum*. В замкненій однорідній системі дідініум знищив жертву, потім сам загинув від голоду. В іншій системі хижак-жертва були створені притулки для *P. caudatum* (вівсяний відвар або дуже звужені відростки у скляній пробірці), куди не міг проникнути більш великий за розмірами хижак. В таких умовах хижак поступово зникає, а жертва відновлює свою чисельність. В заключній серії дослідів системи хижак-жертва з притулками Г. Гаузе імітував міграцію: через певні проміжки часу він підсаджував нових особин кожного виду. В результаті повністю відтворювалась синусоїдальна циклічність коливань чисельності жертви і хижака. Причому, як і у природних умовах (а також згідно з математичною моделлю Вольтерра), цикли коливань чисельності хижака запізнювались за фазою коливань чисельності жертви.

Взаємовідношення хижак-жертва може суттєво впливати на структуру біоценозів. Так, Р. Пейн (Paine, 1966) за допомогою методів експериментальної екології вивчав особливості формування біорізноманіття на скелястій літоралі узбережжя на півострові Олімпік штату Вашингтон. За штучного видалення основного хижака вищого порядку – морської зірки *Pisaster ochraceus*, кількість видів, що залишилась, різко впала. З 15 видів донних безхребетних на контрольних ділянках (ділянках, позбавлених морської зірки), залишилося 8 видів. Обмежуючим фактором на скелястій літоралі є простір. За відсутності хижака цей простір займали більш ефективні поселенці з домінуванням двостулкового молюска *Mytilus californianus*. Зазначений молюск є основною їжею зірки. Завдяки цьому, на дослідних ділянках постійно відкривалися вільні місця, які негайно заселяли менш конкурентоспроможні види. В результаті, шляхом зменшення інтенсивності конкуренції на низьких трофічних рівнях хижак створював умови для сумісного існування видів, з яких деякі поступалися іншим у боротьбі за існування.

Як видно з першого експерименту Г. Гаузе, одним з важливих механізмів конкурентного виключення виступає інтенсивність розмноження. *Загальна характеристика росту і розмноження виду* має назву **екологічна стратегія**. Стратегія містить *темпи росту особин, період досягнення статевої зрілості, періодичність розмноження, граничний вік та ін.* З всього різноманіття можна виділити два крайніх типи: **R-стратегію** і **K-стратегію**.

R-стратегам притаманна велика швидкість розмноження, висока плодючість, незначний час регенерації поколінь через швидке досягнення статевої зрілості та малу тривалість життя. Для популяцій *R*-видів характерна велика чисельність, малі розміри особин. До видів з *R*-стратегією відносяться всі бактерії, рослини-бур'яни, шкідливі комахи (попелиці, стадна фаза сарани), рослини-піонери (полини, багато злаків, осина, береза) та багато інших видів.

Видам з *K*-стратегією притаманні низька плодючість та низька швидкість розмноження, значна тривалість життя, великі розміри особин. *K*-стратегіи досягають статевої зрілості через тривалий проміжок життя, піклуються про нащадків, у зв'язку з чим для них характерна висока виживаність. Приклади *K*-видів: всі хижаки, реліктові комахи (великі тропічні метелики), одиночна фаза сарани, майже усі дерева і чагарники та багато інших.

За становлення нових екосистем спочатку вони спочатку колонізуються представниками *R*-видів, які швидко змінюються *K*-видами, що часто стають домінантами біогеоценозів.

Для пояснення формування складу екосистем порівняємо еволюційно значущі властивості двох зазначених стратегій. Стан популяцій видів з *R*-стратегією сильно залежить від змін середовища, що призводять до різких коливань їх чисельності. Це повинно обумовлювати більшу швидкість природного добору (див. розділ 2.5), але це одночасно спричиняє підвищення його «жорсткості» та високу ступінь елімінації особин. У особин *K*-видів нижче смертність, на основі чого можна припустити наявність обмежень для природного добору. До того ж встановлено, що у них більш низький генетичний поліморфізм, який вважається умовою високої пристосованості та еволюційної пластичності виду. Для *K*-стратегів можна очікувати ослаблення добору, що повинне уповільнювати відбракування слабшкідливих мутацій та фіксацію слабкорисних, тобто збільшення несприятливого мутаційного вантажу. На підставі зазначених міркувань можна очікувати, що з часом *R*-види повинні витіснити *K*-види.

Але в дійсності в еволюції органічного світу простежується загальна тенденція до переважання *K*-стратегії.

Опосередковано це підтверджується палеонтологічними даними. Наприклад, під час масового вимирання між крейдою і палеогеном (66 млн. років тому) вимерли динозаври, які мали проблеми із турботою про потомство, але вижили птахи, ссавці та деякі плазуни (крокодил), що застосовують *K*-стратегію. Амоніти (*R*-стратегіи) вимерли, наутилоїди, що

мають великі пропагули (розмножувальні структури) – властивість *K*-стратегії – вижили.

Те, що може бути дійсним за аналізу окремих популяцій, в екосистемах може відбуватися по-іншому: *K*-стратегія певним чином компенсує усі вищеперелічені недоліки. Одним з чинників може бути толерантність до низької чисельності, яка обумовлена меншою залежністю рівня смертності від непередбачуваних коливань середовища (порівняйте стан яєць та маленьких черепашок і яєць в теплому гніздечку та пташенят під захистом батьків). Крім того, хоча рівень елімінації у *K*-стратегів нижчий, ця смертність *вибіркова та невинадкова*: елімінація виборча і залежить від якості генотипів. Турбота про нащадків робить потенціально шкідливі мутації фактично нейтральними. В результаті той поліморфізм, що є у *K*-стратегів, буде не мутаційним вантажем, а нейтральним поліморфізмом, що підвищує еволюційну пластичність (Romiguier et al., 2014).

Таким чином, екологія запропонувала нішовий підхід до виду і видоутворенню, еволюційний розвиток популяцій і видів не можна розглядати у відриві від системи, в якій вони знаходяться. Крім того, цей підхід виявився більш загальним, ніж чисто генетичний, оскільки він придатний до видів, що не мають статевого процесу.

Питання для самоконтролю:

- 1) Чому для повного розуміння еволюційного процесу необхідно враховувати екологічні аспекти життя організмів?
- 2) Доведіть корисність математичних моделей взаємовідношень видів.
- 3) Роз'ясніть сутність правила Гаузе.
- 4) Якими шляхами досягається зменшення конкуренції між видами в екосистемі?
- 5) Опишіть другу і третю серії експериментів Гаузе та їх висновки.
- 6) У чому полягає складність інтерпретації конкурентних відношень за вивчення реальних, природних екосистем?
- 7) Роз'ясніть роль хижаків при формуванні видового складу екосистем.
- 8) Охарактеризуйте основні стратегії розмноження.
- 9) Чому *K*-стратегія є більш адаптивною?
- 10) Яке значення має екологічний підхід для вивчення еволюційних процесів?
- 11) Чи суперечить екологічний підхід генетико-популяційному в поясненні еволюції?

2.7. ЕВОЛЮЦІЙНА ТЕОРІЯ СТАТІ

Протилежності – не протиріччя, вони доповнення
Н. Бор

*Чим більше протилежності розходяться,
тім більше вони сходяться
для боротьби, і з цієї боротьби виникає
найпрекрасніша гармонія*
Геракліт

Однією з характерних властивостей живої природи є самовідтворення та самооновлення. В органічному світі існує декілька способів розмноження, що забезпечує самовідтворення. У природі існує два основні способи розмноження: безстатеве і статеве. До останнього відносяться гермафродитне і роздільностатеве. Якщо одна гермафродитна особина формує як жіночі, так і чоловічі гамети, то роздільностатевість передбачає існування двох окремих типів особин: жіночих і чоловічих. Кожен із способів має свої переваги і недоліки (табл. 9).

Переваги безстатевого (клонального) розмноження зв'язані з 1) простотою (не треба шукати партнера), 2) ефективністю (нащадків може створити будь-яка окремо взята особина у будь-якому місці), 3) перевага полягає у кількісному аспекті: «з одного – два». Ще одна перевага безстатевого розмноження полягає в тому, що цінні гени, що можуть з'явитися внаслідок мутацій, передаються з покоління в покоління в незміненому вигляді. Недоліком безстатевого розмноження є те, що єдиним джерелом генетичного різноманіття, яке необхідно для природного добору, є лише мутації. Тому для того, щоб виникло поєднання сприятливих генів, має відбутися декілька «корисних» мутацій в одному і тому ж клоні.

Статеве розмноження (гермафродитне і роздільностатеве) не має вищезазначених переваг. Але воно надає те, що не може забезпечити безстатеве розмноження: комбінаторику спадкової інформації. Саме комбінаторний потенціал популяції є фактично невичерпним джерелом різноманіття, так необхідного для еволюційного процесу. Статеве розмноження надає можливості заміщення шкідливих мутацій та дозволяє уникнути інбридингу.

Однак, у природі не існують організми, які розмножуються виключно безстатевим шляхом. Примітивні форми статевого розмноження існують навіть у бактерій (трансформація, трансдукція, кон'югація). При цьому не

формується гамети, не відбувається злиття клітин. Але в результаті зазначених механізмів має місце важливий наслідок, що є притаманним статевому процесу – генетична рекомбінація. Проте у бактерій рекомбінація не досконала, передається і рекомбінує лише незначна частка генетичної інформації.

За порівняння ефективності розмноження роздільностатевість поступається як гермафродитизму, так й безстатевому розмноженню. Половина роздільностатевої популяції не формує потомства, тоді як від будь-якої безстатевої чи гермафродитної особини можуть залишитися нащадки. За гермафродитного способу генетична різноманітність майже в два рази **вище** за роздільностатевого розмноження (при рівній чисельності популяції).

Кількість комбінацій схрещування за гермафродитизму буде рівнятися $N \cdot (N - 1)/2$ (за великих значень N буде $\approx N^2/2$), де N – кількість особин у популяції, кількість комбінацій схрещування за роздільностатевості – $N/2 \cdot N/2 = N^2/4$.

Не слід ототожнювати гермафродитний спосіб розмноження з самоzapлідненням. Самоzapліднення при гермафродитизмі може зустрічатися серед рослин. Однак у природі розвинулися механізми (фізіологічні, біохімічні, екологічні та ін.), які перешкоджають ефективному самоzapлідненню у гермафродитів. У гермафродитних тварин та більшості рослин, як правило, схрещування відбувається між різними особинами.

Крім того, гермафродити в залежності від умов довкілля можуть чергувати статеве розмноження з безстатевим. В сприятливих умовах гермафродити можуть скористатися перевагами безстатевого розмноження.

Таблиця 9

Характеристика різних способів розмноження і отриманих нащадків

(за Геодакьяном з доповненням)

| | | Спосіб розмноження | | |
|------------------------------------------|---------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| | | Безстатевий | Статевий | |
| | | | Гермафродитний | Роздільностатевий |
| Рівень реалізації основних програм життя | Репродукція | Максимальний | <i>Середній</i> | <i>Мінімальний</i> |
| | Рекомбінація | <i>Середній</i> | Максимальний | <i>Середній</i> |
| | Темп еволюції | <i>Мінімальний</i> | <i>Середній</i> | Максимальний |
| Початкові розміри нащадків | | Великі | Малі | |

| | | |
|---------------------------------------|--------------------------------------------------------|---------------------------------------------|
| Продуктування нащадків | Безперервно | Має сезонні обмеження |
| Поширення нащадків | Поруч з батьками | Широко розповсюджується |
| Швидкість розвитку нащадків | Розвивається негайно | Має латентний період |
| Напрямок онтогенезу | Розвивається одразу до дорослої особин | Має серію ембріональних і личинкових стадій |
| Оцінка середовища і генотипа нащадків | Знаючи батьків, можна передбачити середовище і генотип | Середовище і генотип непередбачувані |
| Смертність нащадків | Низька | Висока |
| Інтенсивність еволюції | Слабкий природний добір | Добір інтенсивний |

Статевий процес і статева диференціація (розділення особин на два альтернативних типи) явища різні, в першу чергу, за своїми наслідками. Статевий процес (гермафродитний або роздільностатевий) збільшує різноманітність генотипів через комбінаторику. Статева диференціація же знижує різноманітність. Однак, відомо, що в загальному ході еволюції реалізується такий тренд: безстатевість → гермафродитизм → роздільностатевість. За образним висловом В. А. Геодакяна «безстатеві форми розмноження роблять ставку на **кількість**, гермафродитні – на **асортимент**, а різностатеві – на **якість**».

Отже, основним питанням еволюції способів розмноження є необхідність визначення прогресивності (еволюційної якості) роздільностатевості. Відповідь на це питання дає еволюційна теорія В. А. Геодакяна (з 1965 року). За його думкою *роздільностатевість – не кращий спосіб розмноження, це – найбільш ефективний спосіб еволюції*.

В будь-якій системі, що здатна до розвитку, повинні виконуватися *два альтернативних процеси: збереження (P) та зміна (A)*. Якщо у системі відсутній один з них, то система або стабільна, або зникає. Оскільки ці процеси альтернативні, то в цілісній, стабільній системі вони доповнюють один одного, що математично виражається рівнянням $P + A = 1$. В еволюційному процесі також постійно стикаються два альтернативних напрями. З одного боку, популяція для відтворення власної ідентичності має зберегти спадкову інформацію. З іншого боку, біологічна система для оптимального пристосування до

постійно мінливих умов середовища повинна адекватним чином змінюватися. Відношення P/A характеризує еволюційну пластичність системи. Яким чином має змінюватися зазначене відношення, щоб рівняння $P + A$ залишалось рівним одиниці?

З метою кращого, надійного збереження стабільності та незмінності системи, вона повинна **бути далі** (у переносному значенні) **від дії умов середовища**, які здатні привести до пошкодження системи (рис. 4, Б). Однак, **середовище одночасно несе корисну інформацію про направлення її змін**. В зв'язку з цим, для пристосування системи до змін, вона має бути чутливою, лабільною та мінливою. Іншими словами, система повинна **бути ближче** до факторів середовища (рис. 4, А). Отже, для системи, якій потрібно еволюціонувати, за зазначених варіантів виникає складна, конфліктна ситуація. Яким же способом можна її вирішити?

В якості першого можливого рішення може бути розташування системи на *деякій оптимальній відстані* від середовища (рис. 4, В).

Друге рішення: системі *розділитися на дві частини з різними функціями* – підсистеми (рис. 4, Г). Одна підсистема (*оперативна*) буде контактувати з навколишнім середовищем і відповідати за моніторинг змін у довкіллі. Друга підсистема (*консервативна*) буде відмежована від середовища. Таким чином, в межах однієї системи буде максимізоване рішення обох необхідних для еволюції функцій і ліквідовано конфлікт між їх виконанням.

Поділ системи на оперативну і консервативну відносний: між крайніми підсистемами можливо існування деяких проміжних підсистем.

Конфліктні ситуації

А. Для отримання корисної інформації потрібно бути ближче до середовища

Б. Для збереження системи потрібно бути далі від середовища

Можливі рішення конфліктної ситуації:

В. Бути на оптимальній відстані від середовища

Г. Розділитися на дві спряжені підсистеми

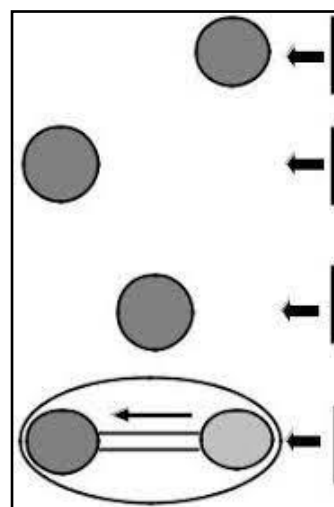


Рис. 4. Шляхи реалізації системою головних задач еволюційного процесу

Такі системи, що складаються з підсистем з різними функціями, називаються *асиметричними спряженими системами (бінарно-спряженими)*.

Складні системи можуть бути також *симетричними, неспряженими (унітарними)*, що складаються з декількох однакових елементів. В такому випадку кожний елемент унітарної системи безпосередньо і рівною мірою взаємодіє із середовищем. В цьому полягає принципова різниця у способі контакту з середовищем унітарних і бінарно-спряжених систем.

Зрозуміло, що неоднакова функціональність підсистем асиметричної системи визначить появу в ній *диморфізму* – різниці між оперативною і консервативною підсистемами. Так як оперативна підсистема, в першу чергу, реагує з факторами зовнішнього середовища, то це призведе до формування у бінарно-спряженій системі *дихронізму* – виникнення змін у підсистемах через різний час.

Мовою теорії інформаційних систем можна наступним чином інтерпретувати зв'язки всередині асиметричної системи та системи в цілому із зовнішнім середовищем. Ємності постійної пам'яті (консервативної підсистеми) передають генетичну інформацію від покоління до покоління та утворюють осьову (генетичну) лінію. В той же час ємності оперативної пам'яті складають бічну (екологічну) лінію і забезпечують «винесення» частини інформації назустріч факторам середовища. В цій радіальній складовій можна виділити два інформаційних потоки: *відцентровий* потік від системи до середовища і *доцентрові* потоки від середовища до системи. Доцентрові потоки інформації потрапляють спочатку в оперативну пам'ять, перетворюються там, піддаються добору, і тільки після цього частина інформації потрапляє в постійну пам'ять системи. Така структура систем передбачає існування певних бар'єрів між підсистемами, які перешкоджають змішуванню всієї інформації. Одним з таких бар'єрів є статевий добір.

Описаний спосіб зберігання інформації у двох ємностях, сполучених між собою інформаційним каналом контрольованого перетину, надає системі особливі властивості, що підвищують її стійкість. Головною умовою є забезпечення контакту системи з середовищем *саме з оперативною пам'яттю*. Для цього необхідно, щоб елементи оперативної пам'яті були різноманітнішими за елементи постійної пам'яті. Зазначена різноманітність може бути досягнута більшою дисперсією ознак елементів оперативної пам'яті. Необхідність переробки нової інформації в оперативній пам'яті до того, як вона зможе потрапити в постійну, робить постійну пам'ять системи інерційною і обумовлює її відставання від оперативної в отриманні нової інформації від середовища.

Таке розділення і спеціалізація підсистем за альтернативними завданнями, а саме одночасно змінюватися та зберігатися, забезпечує оптимальні умови для розвитку (еволюції) всієї системи.

Основний метод еволюції – це метод спроб і помилок, які перевіряються добором. Розділення на підсистеми та їх спеціалізація забезпечує реалізацію цього методу без ризику втрати цілісності системи. Спроби (вдалі, адаптивні або несприятливі варіанти) зосереджуються у оперативній підсистемі. Зосередження різних спроб у одній підсистемі надає можливість всій системі апробувати різні варіанти рішення еволюційних завдань без закріплення невдалих рішень. Консервативна підсистема в силу своєї інерційності зберігає головні риси і функції материнської (вихідної) системи. Які ж властивості повинні бути притаманні відповідним підсистемам?

Як відмічалось, для сприйняття екологічної інформації саме оперативною підсистемою, вона у порівнянні з консервативною підсистемою мусить володіти більш значною різноманітністю (мати більш широку фенотипову дисперсію). Це автоматично призведе до того, що у окремих представників оперативної підсистеми буде більш вузька норма реакції і, відповідно, знижена пристосованість. Ці властивості спричинять більш жорсткий добір, більш високий рівень ефективності добору в оперативній підсистемі. Таким чином, елементи оперативної підсистеми становлять основний матеріал добору.

Консервативна підсистема, навпаки, для підтримання стандарту матиме більш вузьке різноманіття, широку норму реакції та, відповідно, більш високий рівень пристосованості. Це означатиме, що на консервативну підсистему буде впливати менш жорсткий добір.

Таке розділення системи на асиметричні підсистеми використовується природою за розділення особин популяції на чоловічу і жіночу статі.

Дійсно, жіночі особини мають більш широку норму реакції, що забезпечує їм більшу стійкість до коливань зовнішніх умов у межах свого генотипу. З іншого боку, самці, через вузьку норму реакції, є першими жертвами несприятливих чинників середовища. Тому можна вважати, що природний добір йде в основному за рахунок самців. У великому числі досліджень була показана істотна різниця в чутливості двох статей тварин і рослин до шкідливих факторів середовища (екстремальні температури, голод, різні отрути та ін.). При цьому, рідкісні варіанти самців, які мають переваги при даних несприятливих

умовах, можуть сильно вплинути на якість потомства: за поганих умов середовища зменшується кількість самців, а це призводить до збільшення шансів залишити потомство тим самцям, що більш пристосовані та залишилися в живих. Отже, для зміни якості завжди потрібна певна «жертва» кількості.

Інформаційні канали «чоловіча або жіноча стать → потомство» у панміктичній популяції неоднакові і нерівноцінні. Перетин каналу зв'язку самця з потомством у багато разів перевершує перетин каналу зв'язку самки. Самець потенційно має можливість передавати свою генетичну інформацію значно більшій кількості нащадків, ніж самка. Це призводить, з одного боку, до того, що кількість потомства залежить від кількості самок в популяції і майже не залежить від кількості самців. З іншого боку, широкий канал зв'язку самців з потомством у поєднанні з більшою дисперсією ознак у них робить інформаційну цінність рідкісних варіантів самців незрівнянно більшою, ніж самок. Ця обставина створює умови, при яких напрямок і швидкість якісних змін генетичної інформації популяції (тобто її еволюційний потенціал) визначають в основному самці. Така «асиметрія» у передачі інформації і надає диференціації статей характер спеціалізації на постійну та оперативну пам'ять виду. Таким чином, кількість потомства пропорційна кількості самок, а перетворення якості потомства пропорційне кількості самців.

Експериментально підтверджено (Kerkis, 1975), що у самців гетерогаметних видів (дрозофіла, шовкопряд, ссавці, в тому числі людина) рівень спонтанного та індукованого мутагенезу вищий, ніж у самок. Аналогічний ефект спостерігається і у гомогаметних самців. Ще на початку ХХ століття у гупі було відкрито біля 30 генів забарвлення самців, які знаходяться в Y-хромосомі. Тільки один ген забарвлення був аутосомним. Частина генів Y-хромосоми бере участь у нерівному кросинговері з X-хромосомою, причому перехід $Y \rightarrow X$ у чотири рази частіше, ніж зворотний (Кирпичников, 1935).

Досліджували ДНК Y і X хромосом у 10 ліній мишей, що дуже відрізнялися одна від одної (Phillips et al., 1982). Виявлено, що Y-хромосоми містять ділянки мишачих ретровірусів, тоді як у X-хромосом їх не було.

Поясненням високої мінливості чоловічих геномів може бути наступне. Кількість клітинних поділів в сперматогенезі значно більше числа поділів в овогенезі, і тим самим збільшується кількість помилок при реплікації і репарації ДНК, які є одним з джерел мутацій, зокрема у статевих хромосомах.

Таким чином, одна і та ж екологічна інформація по-різному впливає на чоловічу і жіночу статі популяції. Чоловіча стать, заплативши своєю чисельністю і генетичною різноманітністю, перетворює інформацію середовища у власну генетичну інформацію. В результаті розвивається *еволюційний статевий диморфізм*. Жіноча стать перетворює екологічну інформацію у модифікаційну мінливість: формується *модифікаційний статевий диморфізм*.

Механізми визначення статі та їх вплив на формування норми реакції. Визначення статі здійснюється на різних рівнях.

У гермафродитів стать проявляється лише у гаметах і формування статі гамет знаходиться на *генному* рівні.

У роздільностатевих організмів визначення статі відбувається після злиття альтернативних гамет і залежить від хромосомного складу, тобто формування статі знаходиться на *хромосомному* рівні. Саме від того, який склад статевих хромосом буде у зигот, залежить формування статевих органів і відповідного гормонального статусу особин, від чого, у свою чергу, залежить формування статі. Але вплив статевих хромосом різниться у ссавців і птахів. У ссавців жіноча стать гомогаметна (XX), а похідна, чоловіча – гетерогаметна (XY). Під контролем Y-хромосоми з зачатків гонад формуються сім'яники, що продукують андрогени. Якщо Y-хромосома відсутня, зачатки гонад перетворюються в яєчники, що виробляють естрогени. У птахів чоловіча стать гомогаметна (ZZ), а жіноча – гетерогаметна (ZW). W-хромосома визначає формування яєчників, що продукують естрогени. При відсутності W-хромосоми із зачатків формуються сім'яники, що виробляють андрогени.

В результаті, незважаючи на неоднакове хромосомне визначення статі, у самців і самок ссавців та птахів формується однаковий гормональний статус. Саме співвідношення андрогени-естрогени відповідає за властивості організму щодо умов довкілля. Естрогени підвищують стійкість організмів до коливань у зовнішньому середовищі, завдяки чому норма реакції жіночої статі розширюється. Андрогени підвищують чутливість самців до зовнішніх умов, зсуваючи їх у бінарно-спряженій системі до середовища і відсуваючи від самок. Естрогени, відповідно, віддаляють жіночу стать від середовища, знижують тиск добору, тобто діють доцентрово.

У сімейних комах (бджіл, зокрема) визначення статі здійснюється на *геномному* рівні. За Д. В. Шаскольським, у них існує декілька генетичних систем визначення статі (Шаскольський, 1990).

В зв'язку з переходом до сімейного існування (спеціалізація особин у родині на матку, робочих бджіл і трутнів, суттєве скорочення кількості самок, зниження потреби в самцях) у бджіл відбулися еволюційні перетворення генетичної системи, що визначає стать, від гетерохромосомної (XY або XO) до *системи множинних алелів гена статі*. Особини чоловічої статі формуються лише у випадку гомозиготного стану

статевого гена ($S^a S^a$, $S^b S^b$ і т. д.). Внаслідок такої детермінації статі самці складають лише 2-8 % від усієї кількості особин.

Подальший розвиток сімейного складу життя особин, зв'язаний зі значним збільшенням загальної чисельності родини і потребою у самцях лише у сезон розмноження, привів до появи *гапло-диплоїдної системи визначення статі*. Самки розвиваються з диплоїдних зигот, а самці – з гаплоїдних, незапліднених яйцеклітин. Зазначений механізм дозволяє регулювати чисельність та час виникнення самців. Крім того, гаплоїдний стан самців дозволяє значно знизити тиск «генетичного вантажу» завдяки виявленню всіх несприятливих рецесивних мутацій. Гапло-диплоїдна система визначення статі поширена серед багатьох видів комах.

Таким чином, механізми, відповідальні за формування статі і особливості взаємодії з середовищем особин різної статі, є складними та багатоступінчастими: генетико-біохімічно-фізіологічними.

Неоднакове реагування особин різної статі на зміни у довкіллі та специфічне значення кожної у формуванні генетичної структури популяції призводить до *особливостей еволюційного процесу у роздільностатевих видів*. Відповідно до еволюційної теорії статі, еволюція роздільностатевих форм включає три фази.

1) **Дивергентна** фаза. Еволюціонує (генетично змінюється) лише чоловіча стать. З'являється та посилюється статевий диморфізм. Тривалість дивергентної фази або *статевий дихронізм* відповідає випередженню чоловічої статі. Така дистанція у часі необхідна для перевірки нових ознак. Але дивергенція статей не може тривати безмежно, так як може настати репродуктивна ізоляція.

2) **Паралельна** фаза. Відбувається відтік інформації від чоловічої до жіночої статі. Обидві статі еволюціонують з однаковою швидкістю.

3) **Конвергентна** фаза. Еволюціонує (генетично змінюється) лише жіноча стать. Починається ця фаза, коли чоловіча стать повністю адаптувалася до нових умов, а в жіночу стать подовжують надходити нові гени. Еволюційний статевий диморфізм зменшується і зникає. Тобто диморфний у процесі еволюції фенотип стає знову мономорфним і стабільним.

Еволюційна теорія статі пояснює багато відомих фактів, а також дозволяє зробити певні передбачення. На основі цієї теорії сформульовано низьку правил.

Правило критерію еволюції ознаки. Ознака еволюціонує, якщо за нею існує статевий диморфізм і ознака стабільна, коли статевий диморфізм відсутній.

Філогенетичне правило статевого диморфізму. Якщо по якійсь ознаці існує генотиповий статевий диморфізм, то ця ознака еволюціонує від жіночої статі до чоловічої.

Онтогенетичне правило статевого диморфізму. Якщо по якійсь ознаці існує популяційний статевий диморфізм, то в онтогенезі ця ознака змінюється, як правило, від жіночої форми до чоловічої. Отже жіночі особливості ознак з віком слабшають, а чоловічі – посилюються. Це правило зазначив ще Ч. Дарвін. В антропології також помічена близькість жіночого типу до дитячого.

Екологічне правило диференціації статей. В оптимальних стабільних умовах, коли знижується тиск добору і немає необхідності у розвитку адаптивних спроможностей, важливі показники популяції змінюються: падає народжуваність самців, одночасно знижується їх смертність, зменшується різноманітність чоловічої статі і різниця з жіночою статтю. За екстремальних умов докіль з'являється потреба швидкого адаптування. Для цього необхідна висока еволюційна пластичність популяції. Це досягається підвищенням народжуваності самців, що збільшує їх різноманітність і посилює статевий диморфізм. З підвищенням народжуваності самців автоматично зростає їх смертність, тобто збільшується «оборотність» чоловічої статі.

Тератологічне правило статевого диморфізму. Атавістичні ознаки частіше виявляються у жіночої статі, футуристичні (пошукові) – у чоловічої.

В якості прикладів можна навести деякі статистичні дані щодо зустрічальності різних вад у людей. Серед новонароджених дітей з одною ниркою в два рази більше хлопчиків, з трьома нирками – в 2,5 рази більше дівчаток. Те ж саме спостерігається відносно понаднормативної кількості числа ребер, хребців, зубів: більша їх кількість частіше зустрічається серед дівчаток, а їх нестача – серед хлопчиків. Наднормативна кількість м'язів, пальців частіше буває у чоловіків. Вроджений вивих стегна у 4-5 разів частіше зустрічається у дівчаток, ніж у хлопчиків.

Таким чином, еволюційна теорія статі розкриває еволюційну роль розділення на статі. Виникнення статі має значення не тільки для збагачення генетичної інформації за рахунок комбінаторики. Ця теорія свідчить про неоднакову роль різних статей в еволюційному процесі. Еволюційна теорія статі надає можливість пояснити, яким чином формування адаптивності роздільностатевої популяції залежить від її основних статевих показників. В оптимальних та стабільних умовах середовища, коли немає значної потреби в еволюційній пластичності

популяції, знижується народжуваність особин чоловічої статі, тобто змінюється співвідношення статей на користь самок. Крім того, зменшуються різноманітність самців (дисперсія самців) та статевий диморфізм. В екстремальних умовах популяція для свого збереження повинна швидко адаптуватися. Для цього включаються механізми, що призводять до збільшення народжуваності більш мінливої чоловічої статі. Вузька норма реакції самців зумовлює підвищення їх смертності. Висока смертність особин чоловічої статі, проте, має і позитивний бік. Висока оборотність самців у сполученні із значною їх мінливістю надає популяції можливість якомога швидше знайти оптимальне рішення для пристосування до нових умов. Жіноча стать при цьому відповідає за збереження ідентичності основної генетичної інформації. Таким чином, розділення на статі обумовлює прискорення та вдосконалення еволюційного процесу.

Питання для самоконтролю:

- 1) У чому полягає головна функція процесу розмноження?
- 2) Які способи розмноження існують у природі?
- 3) Які переваги і недоліки мають різні способи розмноження?
- 4) На яких рівнях організації відбувається формування статі в організмів з різним способом розмноження?
- 5) Які можна відмітити системи і процеси при формуванні статі у роздільностатевих організмів?
- 6) Які переваги має гапло-диплоїдна система визначення статі?
- 7) Які основні процеси повинні відбуватися у системах, що еволюціонують? У чому полягає конфліктна ситуація за виконання основних процесів, необхідних для еволюції?
- 8) Вкажіть можливі способи рішення конфлікту між потребою у збереженні спадкової інформації і необхідністю її змінення?
- 9) Які властивості повинні бути притаманні підсистемам бінарної асиметричної системи, яка має еволюціонувати?
- 10) Яка роль самців і самок у відтворенні потомства популяції у роздільностатевих видів?
- 11) Які форми диморфізму формуються в роздільностатевих видів за зміною умов середовища? Поясніть чому це відбувається?
- 12) Як розвивається еволюційний процес в роздільностатевих видів?
- 13) Спробуйте пояснити та обґрунтувати правила, сформовані на основі еволюційної теорії статі.

2.8. АДАПТАЦІЯ

*Вживає не найсильніший і не найрозумніший, а той,
хто краще за всіх пристосовується до змін*
Ч. Дарвін

*Пристосовуватися до нового потрібно скоріше,
оскільки, не пристосувавшись вчасно,
ви ризикуєте не пристосуватися взагалі*
С. Джонсон

Вживання та відтворення (розмноження) живих істот можливо тільки в одному випадку: відповідність властивостей і особливостей організмів умовам довкілля. Це явище має назву – *адаптація* (пристосованість). Даним терміном позначають також процес пристосування (*адаптаціогенез*). В даний час термін адаптація використовується в різних галузях. Крім біології, його застосовують в технічних науках, у психології, соціології, економіці. Відповідно, існує багато визначень адаптації.

Пристосованість організмів до довкілля здається бездоганною. Адаптованість видів складається з комплексу морфологічних, анатомічних, фізіологічних та поведінкових особливостей (таблиця 10).

Таблиця 10

Типи, характеристики та приклади пристосувань

| Типи адаптацій | Характеристика адаптацій | Приклади |
|-------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Морфологічні загальні | Пристосування до факторів середовища на рівні великих таксонів (типів, класів, рядів) | Поява внутрішнього скелета у хордових, виникнення крила у птахів, високорозвинений головний мозок у приматів |
| Морфологічні спеціальні | Пристосування до спеціальних умов середовища видів або груп видів | Особливості язика у мурахоїда, особливості розташування пальців кінцівок у деревних лемурів, особливості будови дзьоба птахів в залежності від типу харчування |
| Фізіологічні | Зміни метаболізму для підтримки гомеостазу | Формування комплексної стресової реакції за надзвичайних ситуацій, накопичення тваринами підшкірного шару жиру перед зимовою сплячкою |

| | | |
|-------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|
| Біохімічні | Перебудова біохімічних реакцій організму | Індуцібельна активація захисних ензимів за несприятливих умов |
| Поведінкові | Особливості поведінки, що дозволяють вижити | Шлюбна поведінка, турбота про нащадків, сезонні міграції, координація дій під час полювання |

За Оксфордським науковим словником **біологічна адаптація** – це «будь-яка зміна структури або функціонування організму, що робить його більш придатним для навколишнього середовища».

Видатний еволюціоніст Ф. Добржанський, підкреслюючи окремі боки адаптації, дає такі її визначення:

«1) Адаптація – це еволюційний процес, завдяки якому організм стає здатним краще жити у власному середовищі існування або місцях проживання.

2) Адаптованість – це стан адаптації: ступінь, в якому організм здатний жити та розмножуватися в певному наборі середовищ існування.

3) Адаптивна риса – це чинник закономірності розвитку організму, який забезпечує або підвищує ймовірність виживання та розмноження цього організму».

Ще в давні часи люди відмічали дивовижну злагодженість між живими організмами – один з одним та з умовами неживої природи. Пояснювали це існуванням початкової доцільності, зумовленої Вищим Розумом. Автор першої цілісної еволюційної теорії Ж.-Б. Ламарк пристосованість розумів як результат зміни організмів під впливом довкілля. А здатність до таких змін пов'язана з вродженою здатністю організмів до адекватної трансформації, тобто є початковою властивістю живої природи, її атрибутом.

Відповідно до синтетичної теорії еволюції пристосування є одним з основних результатів еволюційного процесу за дії природного добору. Тому еволюцію розглядають як процес формування адаптацій – адаптаціогенез. Однак, необхідно підкреслити, що це є спрощеним розумінням складного, багатогранного процесу розвитку живої природи (див. розділ 2.10). Хоча, безумовно, формування пристосувань є дійсно важливим моментом еволюції. Адаптації виникають не одразу, а формуються в результаті тривалого процесу. Про адаптацію можна говорити лише тільки в тому випадку, коли ознака (властивість), що забезпечує пристосування до умов

середовища, закріплюється в популяції. Механізм формування адаптації можна коротко представити за наступною схемою:
поява елементарного адаптаційного явища (властивості, ознаки) → дія природного добору → стійка зміна генотипового складу популяції за цією ознакою.

Таким чином, в еволюційному сенсі поняття адаптації відноситься не до окремої особини, а до популяції та виду. Пристосування має бути закріплено генетично і передаватися у спадок.

В онтогенезі окремого індивіду також формуються адаптаційні зміни, що забезпечують стійкість до певних факторів середовища. Такі адаптаційні зміни, які називаються акліматизація та аклімація, відносяться до модифікаційної мінливості і відбуваються в межах норми реакції. Слід пам'ятати, що норма реакції є результатом тривалого еволюційного процесу та остаточно набуває свої межі за індивідуального розвитку.

В залежності від шляхів формування та наслідків виділяють декілька основних типів адаптації.

Адаптації за походженням. До даного типу відносять адаптації *переадаптивні (преадаптивні) – 1), постадаптивні – 2), комбінативні – 3).*

Енциклопедія наводить наступне визначення. «*Преадаптація* – виникнення в організмі (або органі) потенціально адаптивних ознак, які можуть мати пристосувальне значення в змінених умовах існування. Преадаптацією називають також сам процес набуття преадаптивних особливостей» – термін був введений у 1911 р. Л. Кено.

Преадаптація пов'язана з наявністю органів і функцій, що забезпечують освоєння нових екологічних ніш **ще до проникнення** в нове середовище та **до виникнення** необхідності використання нових функціональних можливостей. Креаціоністи використовують факт наявності преадаптацій проти еволюційної концепції, вважаючи їх існування доказом Божого Промислу, оскільки виникає ілюзія попередньої визначеності змін. Однак з точки зору синтетичної теорії еволюції поясненням преадаптацій можуть слугувати цілком природні явища.

В даний час відомі декілька механізмів формування преадаптацій.

За *генетико-екологічним* (Л. Кено) механізмом преадаптація виникає на основі нейтральних або «слабошкідливих» мутацій, що

знаходяться у прихованому мобілізаційному резерві популяції. Як приклад можна навести формування промислового меланізму у комах.

На початку становлення сучасної генетики багато вчених надмірно перебільшували роль в еволюції чисто генетичних факторів. Р. Гольдшмід («Матеріальні основи еволюції», Goldschmidt, 1940) стверджував, що істотна зміна організму можлива внаслідок великих «системних мутацій» з появою «багатообіцяючих потвор». Останні можуть бути випадково пристосованими до нових умов. З точки зору генетики ця концепція малоімовірна, оскільки великі мутації, як правило, летальні. Крім того, такі мутації повинні виникати з великою частотою, яка у природі не зустрічається. З екологічної точки зору проблема зв'язана з пошуком відповідних шлюбних партнерів. Не зрозуміло також, як від однієї пари може утворитися самостійна життєздатна популяція. Більш докладно концепції стрибкоподібного видоутворення розглядаються у другій частині.

Онтогенетичні преадаптації виникають на основі ембріонального або личинкового стану органів, що зберігається у дорослих організмів через затримку деяких стадій індивідуального розвитку. Наприклад, шви у черепі ссавців полегшують пологи. Однак, виникнення швів не зв'язано з живонародженням.

За так званої **редукційної преадаптації** набуття нової функції пов'язано з редукцією попередніх анатомічних структур в зв'язку з втратою їх адаптивного значення, що призвело до формування нового органа. Прикладом редукційної преадаптації може слугувати перетворення деяких структур щелепного апарату та системи зябрового дихання в середнє вухо у наземних чотириногих тварин.

У предків земноводних виникає так званий *аутостилчний* череп, в якому верхня щелепа з'єднується з черепом за допомогою піднебінно-квадратного хряща, а не за допомогою *гіомандибуляре*, як у попередників (риб). В результаті під'язикова дуга, елементом якої є гіомандибуляре, втрачає функцію прикріплення щелеп до черепної коробки і редукується.

Зниження потреби у зябровому диханні у предків земноводних (через перехід до шкірно-легенового дихання) призвело до втрати вентиляційної функції зябрової кришки і, відповідно, до її редукції. В зв'язку з редукцією зябрового апарату у вісцеральному скелеті залишається порожнина, заповнена повітрям. Зовнішня стінка цієї порожнини (зяброва кришка) стає тонкою і набуває здатність вібрувати у відповідь на звукові коливання.

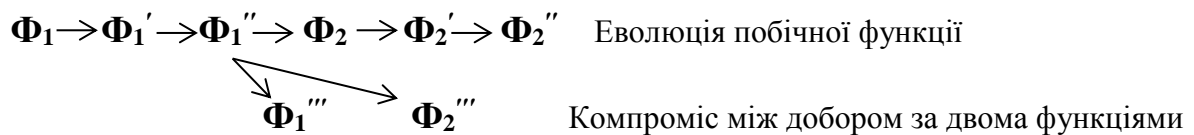
Розташування гіомандибуляре поряд зі стінкою слухової капсули (внутрішнє вухо) і зябровою кришкою призвело внаслідок редукційних перетворень до того, що гіомандибуляре, опинившись всередині барабанної порожнини, набуває спроможності до передачі коливань від барабанної перетинки (редукована зяброва кришка) до слухової капсули. В результаті гіомандибуляре трансформується у слухову кісточку – стремінце. Звукові

сигнали передаються у повітрі слабше, ніж у воді, тому формування середнього вуха мало важливе значення щодо освоєння наземного середовища, оскільки підвищувало слухове сприйняття.

Д. Сімпсон і В. Бок запропонували **морфо-функціональний** механізм формування преадаптацій. Морфо-функціональний механізм преадаптації тісно зв'язаний з об'єктивними природними явищами, відкритими А. Н. Северцовим. 1) *Усі органи мультифункціональні. У всіх вивчених організмах не було знайдено жодного монофункціонального органа. Навпаки, під час детальних досліджень у будь-якого органа виявляється дедалі більше функцій.* 2) *Будь-яка функція здатна змінюватися кількісно.*

В нових умовах побічні функції можуть виявитися більш важливими і за дії природного добору поступово посилюватися. В результаті відбудеться зміна функцій органа. Таким чином, *преадаптація* виникає не як безпосередній результат випадкових мутацій, а *на підґрунті попередньої пристосувальної еволюції*.

Схематично зазначений процес можна зобразити наступним чином.



Внаслідок природного добору удосконалюється перша, основна функція ($\Phi_1, \Phi_1', \Phi_1''$). Іноді може виникнути (як випадковий, побічний ефект) нова функція (Φ_2). При цьому орган набуває нового пристосувального значення і отримує нову адаптивну роль. Якщо Φ_2 важлива для організму, то за дії природного добору орган буде еволюціонувати шляхом удосконалення виконання саме нової функції ($\Phi_2, \Phi_2', \Phi_2''$) з втратою першої. Відбудеться зміна функцій органа. Якщо разом з новою попередня функція залишається необхідною для виживання, то еволюція йде в напрямках розвитку обох функцій.

Момент, коли у органа з'являється нова функція і він отримує нову пристосувальну роль, називається *преадаптивним порогом* (В. Бок). Якщо нова адаптивна роль має високе значення, то за досягнення преадаптивного порогу напрям еволюції може суттєво змінитися. Зміна функції органа дозволить засвоїти нові екологічні ніші, чим сприятиме виникненню нових видів.

Концепція морфо-функціональної преадаптації дає можливість отримати відповідь на питання, які видавались нерозв'язними на початку становлення дарвінізму та синтетичної теорії еволюції.

Організм є утворенням, що складається з різноманітних компонентів, які виникають в результаті незалежних морфо-генетичних процесів і кодуються різними генетичними системами. Але, незважаючи на це, організм являє собою цілісну, життєздатну систему. Складні миттєві зміни всього організму, органів та функцій призведуть до суттєвого дисбалансу в організмі, порушення його цілісності, що потягне за собою зниження життєздатності і, навіть, загибель. Таким чином, швидкі великі системні зміни повинні привести, за виразом Е. Майра, до виникнення «безнадійних потвор». З іншого боку, складно також зрозуміти наступне. Яким чином добір може впливати на формування нової структури (функції), коли вона ще нерозвинена і її незначні зміни не можуть мати адаптивної переваги? З точки зору концепції морфо-функціональної преадаптації зазначені проблеми не виникають, оскільки формування нових функцій або органів (преадаптація) відбувається поступово в межах існуючого організму без руйнації його цілісності, на базі попередніх пристосувань до умов наявного середовища. Удосконалення вже існуючих адаптацій, пов'язане зі змінами органа, або розвиток додаткових функцій може виявиться корисним як у звичайному середовищі, так і за зміни його умов, що й визначається як преадаптація.

Преадаптація може проявлятися не тільки у формуванні нових органів, але і в зміні поведінки і харчових пріоритетів. Яскравим прикладом слугують папуги кеа у Новій Зеландії. В нормі ці високогірні папуги харчуються комахами та рослинною їжею. В якості адаптації до умов їх існування – лазіння по деревах – кеа мали міцні і великі дзьоби і пазурі. Після заселення Нової Зеландії європейцями, які стали розводити овець, деякі папуги почали нападати на тварин, розкльовувати їх спини і харчуватися м'ясом з ран. Таким чином, адаптовані зовсім не до хижацтва особливості, у кеа набули нову функцію, причому без зміни будови відповідних органів. Зазначена зміна функції органів і поведінки виявилися корисною в умовах нестачі їжі в суворих районах високогір'я.

Таким чином, преадаптації зв'язані з випадковими змінами, що виникають в одному середовищі і можуть виявиться корисними в іншому середовищі. На відміну від преадаптації *постадаптація* – це удосконалення властивостей організму до наявного середовища

проживання. Постадаптація доповнює преадаптацію, забезпечує більш ефективне пристосування і підвищення життєздатності організмів. Відомі два механізми постадаптації.

1) *Редукція* (повна або часткова) *початкової ознаки*. При цьому гени, що її детермінують, переходять у рецесивний стан, забезпечуючи тим самим збагачення мобілізаційного резерву популяції. У деяких випадках орган, який не використовується, може проявитися як атавізм. В інших випадках некорисний орган перетворюється у рудимент і зрештою може зовсім зникнути. Прикладом редукційної адаптації є перетворення кінцівок у ласти, що сталося в морських ссавців. 2) *Прогресивний розвиток ще недостатньо сформованої ознаки*. Умовою такого шляху є пристосувальна вагомість навіть нерозвинених ознак та функцій. Прикладом зазначеного механізму постадаптації є формування ока і зорового сприйняття.

Дарвін вважав, що, незважаючи на складність зорової системи сучасних вищих тварин, її появу і розвиток можна пояснити виключно природними причинами. «Припущення про те, що око, з усіма своїми неперевершеними пристосуваннями... сформувалося шляхом природного добору, відверто кажучи, здається надзвичайно абсурдним. Але розум твердить мені, що, якби існування незліченних градацій від ідеального і складного ока до ока простого і недосконалого, кожен з яких був корисний своєму власнику ... можна було б показати, тоді труднощі, що виникають при думці, що ідеальне і складне око могло сформуватися шляхом природного добору, хоч і непереборні для нашої уяви, навряд чи могли б вважатися суттєвими» (Ч. Дарвін, Походження видів).

Поява світлочутливих клітин, навіть найпримітивніших, безумовно, була дуже цінною для організмів. Сам світловий сигнал для перших тварин, що мешкали у водному середовищі, надавав багато інформації: час доби, глибина, поява в полі зору хижака або партнера, тобто забезпечував виконання багатьох функцій. Природний добір, без сумнівів, сприяв збереженню властивості до світлочутливості та її удосконаленню. Шведський вчений Нільсон на основі молекулярно-генетичних і морфологічних даних запропонував модель еволюції ока (Nilsson, 2009). Він окреслив чотири новації, що сприяли розвитку світлового сприйняття: 1) поява ефективних фотопігментів, 2) поява екрануючих пігментів, які забезпечували спрямованість сприйняття світла, 3) складчастість мембран фоторецепторів, 4) формування оптичного фокусування. Відповідно цьому за еволюції поступово засвоювались наступні функції світлосприйняття від ненаправленого спостереження за яскравістю об'єктів довкілля до порівняння яскравості у навколишньому середовищі в режимі сканування, потім до порівняння об'єктів у паралельних візуалізуючих каналах.

Еволюція зору відбувалась паралельно з розвитком нервової системи, що переробляла інформацію.

Ступінь розвитку зорової системи визначається потребами того чи іншого організму, його способом життя. На тілі дощового хробака є лише прості світлочутливі плями. Муха та бабка мають фасеточні очі (кожна фасетка це самостійне око зі своїм кришталіком і фоторецепторами). Така будова очей суттєво обмежує їх роздільну здатність, але дозволяє функціонувати як камери уповільненої зйомки і фіксувати до 300 кадрів за секунду (око людини може вловити максимум 50). При цьому кут огляду сягає майже 360°. У кішки і крокодила очі мають пігментний шар, що відбиває, який дозволяє посилити нічний зір. У багатьох птахів дуже гострий зір, деякі тварини здатні бачити ультрафіолетову і інфрачервону зони світла.

Незважаючи на розмаїття будови і функції очей, всі вони сформовані на основі примітивних клітин-фоторецепторів і складаються з тих самих базових елементів, важливим компонентом яких є білки опсини, що зв'язані з хромофорами – молекулами, що поглинають енергію фотонів. За поглинання фотонів хромофори змінюють форму, впливаючи на просторову структуру опсину; в результаті запускається ланцюг реакцій на виході яких виробляється електричний сигнал. Дослідженнями встановлено, що всі опсини виникли з одного попередника, а їх використання для світлосприйняття було результатом зміни функції. Первісним призначенням опсинів було визначення часу. Первісні опсини були зв'язані у парі з мелатоніном, що руйнується світлом і викликає пробудження організму. Пара ж опсин-мелатонін вдало виявилась багаторазовою і закріпилася в еволюції.

Як видно з вищенаведеної інформації, за процесу постадаптації також, як і за преадаптації, відбувається зміна функцій. У рослин листя, втрачаючи фотосинтезуючу функцію, набувають захисну, трансформуючись у колючки. У хордових передні зяброві дуги від функції опори переднього відділу травної системи переходять до функції ефективного нагнітання рідини при водному диханні, потім трансформуються у щелепи з виконанням хапальної функції.

Комбінативна адаптація. Органічний світ за історію свого існування неодноразово засвоював абсолютно нові умови проживання: кисневмісне середовище, суходіл після водного оточення, льодовикові періоди та багато інших випадків. Для виживання в істотно новому довкіллі організми повинні мати складний комплекс особливостей будови, фізіології та поведінки. Причому такі особливості, хоч і в недосконалій формі, мають бути вже в старому середовищі та «дозрівати» у новому. Таким чином, комбінативна адаптація є поєднанням пре- та постадаптацій.

Так, кистепері риби, що вважаються предками земноводних, мали сукупність специфічних пристосувань, що дозволяла деяким формам цієї групи виживати за тимчасового пересихання водойм або за суттєвого зниження концентрації кисню у них через підвищену температуру тропічного клімату. Їх кінцівки (плавці) підтримувались кістковими поясами, що нагадували плечовий і тазовий пояси наземних чотириногих хребетних. Особливостями скелету їх кінцівок є розчленованість та наявність мускулатури в складі кінцівок. Кістки плавців розходилися віялоподібно, нагадуючи п'ятипалу кінцівку. За допомогою таких кінцівок ці риби переповзали до найближчих водойм, спираючись на ґрунт. Примітивний легеневий мішок з системою кровообігу дозволяв дихати повітрям. Особливості будови кистеперих доповнювалися відповідною поведінкою. Усі властивості давніх кистеперих забезпечували не тільки виживання в їх «рідних» умовах, але і вихід на сушу з водного середовища.

Спорідненість кистеперих риб із земноводними підтверджується цитогенетично: показано, що їх каріотип має 48 хромосом і дуже схожий на каріотип викопної жаби.

Цікаво, що сучасні кистепері риби є живородними (точніше яйцеживородними). Причому жовток мальків знаходиться у тісному контакті з поверхнею яйцепроводу з формуванням плацентоподібної структури. Тобто, жовткове живлення мальків доповнюється дифузією поживних речовин з крові матері. Можна сказати, що в цих примітивних форм вже є елементи, специфічні для ссавців.

Комбінативна адаптація поєднує в собі морфо-функціональний і генетико-екологічний механізми преадаптації та постадаптацію. За її формування відбувається взаємодія нових мутацій, як одна з одною, так з генотипом у цілому. При цьому можливі як комплементация (посилення), так і епістаз (пригнічення) прояву мутацій у фенотипі.

Класифікація адаптацій за належністю до середовища. Ця класифікація обумовлена ієрархічною структурою живої природи, у якій існує багато рівнів організації від молекулярно-генетичного до біосферного.

Генотипова (онтогенетична) адаптація проявляється у цілісності генотипу і взаємодії генів. Цілісність генотипу визначається особливостями домінування певних генів і їх коадаптацією.

На *клітинному* рівні адаптація виражається у злагодженому функціонуванні різноманітних органел, що забезпечує активну цілісність клітини.

На рівні окремого *організму* адаптація проявляється в упорядкованому в часі та просторі процесі реалізації спадкової інформації за індивідуального розвитку, а також в морфологічній і функціональній узгодженості різних органів – тобто у *коадаптованості* органів.

Адаптація на рівні *популяцій і видів* характеризується наступними рисами: гетерозиготність та мобілізаційний резерв, визначена щільність та статева структура популяцій, статевий процес та інше. Також внутрішньовидова адаптація характеризуються взаємоприспосованістю особин, яка мають назву *конгруенція*. До конгруенції відносяться відповідність будови і функції органів матері та дитинчати, пристосування для відшукування та приваблення особин протилежної статі, відповідність апаратів розмноження самців і самок, системи сигналізації, розділення діяльності між особинами, статями, родинами і т. д.

Адаптація на рівні *біогеоценозу* виражається в різноманітних способах взаємодії видів.

Адаптації, що відносяться до одного середовища, як правило, є корисними в інших середовищах. Тобто мультифункціональність адаптацій не дає можливості розмежувати різні способи адаптації за належністю до середовища.

Класифікація адаптацій за масштабом. Пристосування можуть бути *спеціалізованими* або *загальними*. Спеціалізовані адаптації допомагають організмам забезпечувати свої дуже специфічні потреби (наприклад, язик мурахоїда, кінцівки у деревних хамелеонів). Загальні адаптації являють собою великі зміни, які забезпечують виживання у різноманітних екологічних нішах, та суттєво підвищують життєздатність організмів та можливості їх розповсюдження. До них відносяться фотосинтез і аеробне дихання; кровоносна, дихальна та нервова система вищих хребетних; насінневе розмноження і редукція гаметофіту у вищих рослин.

Класифікація адаптацій за характером змін. Адаптації можуть бути зв'язані зі *спрощенням* будови організму (за паразитизму або при переході тварини від активного до нерухливого способу життя) або з ускладненням будови (при переході тварини до активного способу життя).

Класифікація за тривалістю збереження в онтогенезі: *короткочасні* (обмежені певними стадіями онтогенезу), *повторювані*

(наприклад, сезонні зміни), *постійні* (формування життєво важливих органів і систем).

Як має бути зрозумілим з попереднього викладу, адаптації формуються для забезпечення оптимальної життєдіяльності та ефективного розмноження організмів в конкретних умовах довкілля. Крім загальної адаптації, організми повинні мати пристосування до окремих, більш специфічних факторів середовища. Якщо фактори зміняться, то пристосування до них можуть виявитися марними або, навіть, шкідливими. В цьому полягає *відносність* адаптацій, тобто адаптації *обмежені конкретними* умовами існування організмів.

Відповідність адаптацій певним умовам довкілля, узгодженість функціонування різних систем організму свідчить про їх доцільність. Уявна доцільність органічного світу породжувала різноманітні телеологічні та теологічні тлумачення. На підставі теорії еволюції Ч. Дарвіна органічна *доцільність пояснюється як пристосованість* організмів до умов їх існування, що виникає в результаті всієї історії розвитку даного виду, зокрема, та живої природи в цілому. Відносність адаптацій визначає і відносність органічної доцільності.

Відносність адаптацій підтверджується фактами так званої *інадаптації* (В. О. Ковалевський, 1873). Інадаптацію коротко можна охарактеризувати як *однобічні пристосування*, що призводять до порушення морфо-анатомічної, фізіологічної, біохімічної рівноваги всередині організму.

В еволюції копитних у зв'язку з пристосуванням до швидкого бігу щільним ґрунтом відбувалася редукція бічних пальців. У деяких форм (*Anthracotherium, Entelodon* та ін.) редукція пальців йшла швидше, ніж відповідні перебудови зап'ястя і плесна, що зберігали примітивну будову. В результаті виникла механічно неміцна кінцівка, яка, можливо, стала однією з причин вимирання цих форм при їх конкуренції з тими парнокопитними, еволюційні перетворення кінцівок яких здійснювалися повільніше, але більш гармонійно.

Не слід вважати інадаптацію протилежністю повністю адекватної адаптації (іноді її називають *евадаптацією*). Справа в тому, що природний добір сприяє будь-якій зміні, що на даному конкретному етапі корисна організму і підвищує його конкурентні можливості. Інадаптацію можна розглядати в якості одного з етапів (часом тупикового), складного еволюційного процесу формування пристосовань.

За пристосування до умов зовнішнього середовища організми можуть адекватно відповідати лише деяким із них, найбільш важливим для життя. Одночасне адаптування до всіх умов неможливо за різними причинами. По-перше, вимоги довкілля, як правило, суперечливі. По-друге, між різними органами, що виконують різні функції, повинен зберігатися баланс для збереження цілісності організму; різні частини організму мусять не тільки відповідати умовам довкілля, але й мають бути взаємноприспособлені. Для розв'язання цього конфлікту організми повинні поступатися удосконаленням тих властивостей, що не є суттєвими і першочерговими в даний момент у даному середовищі. В зв'язку з цим спостерігається так званий «адаптивний компроміс». Цей компроміс приводить до того, що організми не можуть бути повністю досконалими, а їх пристосованість та доцільність відносні.

Питання для самоконтролю:

- 1) Що таке біологічна адаптація? Яке її призначення?*
- 2) Роз'ясніть загальну схему формування адаптацій.*
- 3) Перелічіть основні типи біологічної адаптації.*
- 4) Що таке преадаптація? Основні механізми виникнення преадаптацій.*
- 5) У чому полягає слабкість концепції генетико-екологічної преадаптації?*
- 6) Який зв'язок між поліфункціональністю органів і морфо-фізіологічною преадаптацією?*
- 7) Особливості процесу постадаптації.*
- 8) У чому полягає подібність та відмінність пре- і постадаптації?*
- 9) В яких випадках необхідна комбінативна адаптація? Як вона здійснюється?*
- 10) Як класифікують адаптації в зв'язку з рівнями організації органічного світу?*
- 11) Спрогнозуйте долю організмів зі спеціалізованими або загальними адаптаціями за різкої зміни довкілля.*
- 12) Чому при паразитизмі відбувається спрощення будови організму? Наведіть приклади.*
- 13) Що дають організмам короткочасні та повторювані зміни в онтогенезі?*
- 14) Наведіть приклади, що показують відносність адаптацій.*
- 15) Як явища інадаптації та адаптивного компромісу доводять відносність адаптації та доцільності будови та функцій організмів?*

2.9. ВИД ЯК ОСНОВНИЙ ЕТАП ЕВОЛЮЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ

Види реально існують, але розвитку немає
(К. Лінней)

*Видів немає, вони плід уяви, але
історичний розвиток у природі є*
(Ж.-Б. Ламарк)

*Види реально існують, відносно постійні
і є результатом історичного розвитку*
(Ч. Дарвін.)

Як відмічалось, мікроеволюція розглядає процеси, що відбуваються на рівні виду. В результаті розходження генофондів окремих популяцій стає жорсткішою міжгруповою, внутрішньовидовою конкуренцією і посилюється внутрішньовидовий природний добір. Це призводить до формування нових видових форм, між якими виникає добір за ту саму екологічну нішу. За правилом Гаузе в цій боротьбі в даній екологічній ніші має залишитися лише один вид.

Перш ніж детально розглядати механізм видоутворення, необхідно з'ясувати, що таке вид. Розвиток науки визначає нагальну необхідність класифікації спостережуваних природних явищ. В ієрархії органічного світу вид, завдяки К. Ліннею, є головною систематичною одиницею. Але, незважаючи на велике значення поняття виду, його визначення та реальне використання спряжено з труднощами.

Формулювання терміна «вид» і його застосування великою мірою залежить від світоглядної бази. З одного боку, дослідники констатували стійкість та сталість видів, що призвело до панування ідеї незмінності видів. Таке уявлення зміцнювалося тривалий час головною концепцією про створення видів Вищою силою – *креаціонізмом*. З іншого боку, концепція *трансформізму* приводила до заперечування реальності виду як такого. Ж.-Б. Ламарк, зводячи в абсолют ідею змінності видів, *будь-яку мінливість* у природі прирівняв до видоутворення.

Поширення еволюційної концепції було зв'язане з пошуком перехідних форм. Цим проміжним формам, що містили риси різних груп – ознаки примітивні та більш прогресивні, – надавали статус окремих видів. З'явилося поняття «елементарний вид» або

«жорданон». Все це призвело до сильного подрібнення видів, класифікація становилася дедалі більш штучною.

Іншою проблемою був спосіб опису видів. Тривалий час у науці панував *типологічний* підхід. Він ґрунтується на філософії Платона про «ідеї» як головні сутності світобудови. Видом вважали групу особин, які відповідали певним стандартам. Це було основою «вузької» *концепції виду*.

Наприкінці 30-х років ХХ сторіччя вузька концепція виду замінилася «широкою» *концепцією виду* – *концепцією політипичного (політипного) виду*. Видодроблення змінилося на вищооб'єднання.

З вищесказаного зрозуміло, що для розвитку еволюційної теорії важливо визначити поняття «вид». З одного боку, для еволюційного процесу необхідно *існування сталої одиниці*. Водночас ця одиниця має бути *динамічною, здатною до змін*. Як поєднати ці альтернативні властивості, як визначити межі, що відокремлюють один вид від іншого?

Для початку розглянемо *критерії*, за якими можна розрізнити один вид від іншого. В зв'язку з різними рівнями організації живих істот виділяють декілька критеріїв.

Морфологічний критерій. За ним враховують різницю за зовнішніми та внутрішніми ознаками. Однак ступінь видимих розходжень між видами не завжди є надійним критерієм. По-перше, відомі так звані *види-двійники (види-близнюки, криптичні види, cryptic species)*. Такі однозначно різні види практично однакові морфологічно. По-друге, багато видів мають сезонні, екологічні та інші відмінності.

Фізіологічний та біохімічний критерії базуються на неоднаковості хімічних властивостей та фізіологічних процесів. Найчастіше один з біохімічних показників, що з'ясовує особливості метаболізму, використовується у систематиці мікроорганізмів. Проте, зазначений біохімічний критерій не завжди дозволяє однозначно встановити суто видові особливості. Можна навести багато прикладів. Так, у далматської породи собак у сечу виділяється сечова кислота, що у класі ссавців є характерною рисою лише ряду приматів. Але на цій підставі ми ж не можемо вважати далматинців мавпами.

Синтез амінокислот гістидину і аргініну може здійснюватися однаково у дуже віддалених (неспоріднених) організмів. За послідовністю амінокислот у молекулі інсуліну усі ссавці дуже подібні. Шляхи синтезу амінокислоти лізину різняться в дуже близьких видів тварин.

За особливостями білкового складу (ізозимного спектру та протеому) види також можуть розрізнятися між собою, що використовується для ідентифікації не тільки видів, але й їх популяцій.

За використання фізіологічного критерію в першу чергу враховуються показники, що відносяться до розмноження: вік досягнення статевої зрілості, тривалість вагітності, кількість особин у потомстві і т. п.

Молекулярно-генетичний критерій. Досягнення молекулярної біології та молекулярної генетики дозволили безпосередньо визначати особливості носіїв генетичної інформації – послідовності нуклеотидів в ДНК.

Відомо, що у складі ДНК є різні за мінливістю елементи: консервативні та варіабельні. Перші головним чином контролюють базові, життєвоважливі функції, тому вони мало різняться в межах великих груп організмів. Варіабельні ділянки ДНК більш специфічні, що дозволяє розрізняти не тільки види і популяції, але й окремі особини та їх спорідненість з іншими особинами. За допомогою молекулярно-генетичних методів можна реконструювати історичний розвиток певної групи видів, родів, родин і т. д. – тобто будувати ймовірні філогенетичні дерева.

Географічний критерій, згідно з яким, кожен вид має свій ареал, теж не є беззаперечним. До складу біоценозів входять багато видів рослин, тобто вони мають однаковий ареал. Ареали криптичних видів перекриваються. Для видів-космополітів поняття ареалу зовсім втрачає сенс. В деяких видів, що швидко поширюються, ареали дуже швидко змінюються і тому непередбачувані.

Цитогенетичний (хромосомний) критерій. Кожен вид має особливий каріотип (кількість хромосом, їх розмір, розташування центромер, специфічний рисунок хромосом після диференційного забарвлення).

Але достатньо віддалені види можуть мати однакові каріотипи (у всіх видів котячих Старого Світу 38 хромосом). В інших випадках у особин одного і того ж виду кількість хромосом може бути різною (так, у різних популяціях бурозубки звичайної кількість хромосом варіює від 20 до 33, у мускусної землерийки – від 30 до 40).

Екологічний критерій дозволяє розрізняти види за комплексом абіотичних та біотичних умов, в яких вони сформувалися та адаптувалися.

Етологічний критерій. Приналежність до одного або різних видів можна оцінити за особливостями поведінки. Найбільш характерні видові риси поведінки стосуються шлюбних ритуалів, турботи про потомство і т. п.

Репродуктивний критерій. Для видів, що розмножуються статевим шляхом, зазначений критерій має велике значення. Даний критерій визначає *генетичну єдність* особин виду. Єдність виду не порушується, якщо ареали родинно близьких видів частково перетинаються. Але виявляються випадки, коли особини близьких видів можуть схрещуватися один з одним та давати в деяких комбінаціях плодюче потомство. Проте навіть за таких умов генетична єдність кожного виду не порушується. В зв'язку з цим прийняте в середині ХХ століття розуміння виду як *генетично закритої системи* трансформувалось у погляд на вид як *генетично стабільну систему*.

Коли споріднені види населяють одну територію, то для збереження видової ідентичності кожного виду еволюційно закріплюються різні риси (морфо-анатомічні, етологічні, генетичні), що перешкоджають схрещуванню. Наприклад, штучна гібридизація левів і гепардів дає стерильне потомство. Коли ж близькі види формувалися у географічно віддалених районах, то ізоляційні механізми не виникли і особини цих видів здатні гібридизуватися. Так, плодюче потомство мають лігри (гібриди лева і тигриці), зубробізони (нащадки зубрів і бізонів).

По теперішній час ще не сформувалось єдине розуміння біологічної сутності виду. Видатний ботанік, систематик і еволюціоніст А. Л. Тахтаджян таким чином охарактеризував ситуацію у цьому питанні: *«Вид є найважливішою таксономічною категорією не тільки для систематики, але і для всієї біології взагалі... На жаль, вид, як втім і всі інші таксономічні категорії, важко піддається скільки-небудь точному логічному визначенню. Дуже важко дати, зокрема, таке визначення виду, яке однаково добре підходило як до рослин, що розмножуються статевим шляхом, так і до рослин, що розмножуються безстатевим шляхом. В одному випадку вид є системою популяцій, а в іншому випадку він є системою клонів»*. Існують різні вихідні концепції, на базі яких формується поняття «вид». Не слід прирівнювати концепцію виду з його критеріями: різні концепції можуть використовувати однакові критерії. Відомі різні базові уявлення про вид і, відповідно, його різні визначення.

Типологічна концепція. Вид – група особин, ідентичних особині-еталону за діагностичними ознаками. Таке визначення зіштовхується

з проблемою при ідентифікації видів-двійників (є 38- і 42-хромосомні чорні пацюки; «малярійний комар» є комплексом з 6 видів). Крім того, ознаки можуть дуже сильно варіювати до такого ступеню, що особини всередині однієї популяції можуть різнитися сильніше, ніж представники двох видів. Типологічна концепція передбачає сталість і чітку розмежованість видів.

Номіналістська концепція. Так як види постійно змінюються під час еволюції, то вид не існує і є умоглядною, абстрактною категорією.

Біологічна концепція виду ґрунтується на визнанні головним репродуктивного критерію, а саме здатності особин схрещуватися всередині популяції. Таким чином, принциповою ознакою виду визнаються генетичні зв'язки всередині нього. *«Вид – група особин, подібних за морфо-анатомічними, фізіологічними, екологічними, біохімічними і генетичними ознаками, що займають природний ареал, здатних вільно схрещуватися між собою і давати плодюче потомство»* (Е. Майр). *«Вид – групи природних популяцій, що дійсно або потенційно схрещуються, які репродуктивно ізольовані від інших таких же груп».*

У біологічній концепції з'єднуються декілька аспектів, що характеризують вид: 1) вид є об'єктивною реальністю, 2) ознаки виду є статистично середніми показниками окремих особин, 3) вид складається з популяцій, 4) особини виду формують генетичну єдність і репродуктивну спільноту, 5) вид являє собою екологічну єдність.

Політипова концепція. По суті є більш широким еквівалентом біологічної концепції. Відповідно до неї, вид може складатися з декількох підвидів (екологічні популяції, локальні та географічні ізоляти) і у даному випадку вид зветься *політиповим*. Вид, який не поділяється на підвиди – *монотиповий*.

Ізоляційна концепція підкреслює репродуктивну ізольованість видів. *«Вид – система популяцій, генний обмін між цими системами у природі обмежений або заборонений за рахунок репродуктивних ізолюючих механізмів або, можливо, комбінації декількох таких механізмів»* (Добржанський).

Хеннігова концепція. ґрунтується на поглядах В. Хенніга, засновника кладистики – філогенетичної систематики, яка полягає у побудові еволюційних дерев. Для цієї концепції основним критерієм виду є наявність репродуктивної ізоляції між особинами різних видів. Особливістю хеннігової концепції є встановлення ізоляції між будь-якими різними видами, а не між спорідненими сестринськими видами.

«Види – це репродуктивно ізольовані природні популяції або групи популяцій. Вони виникають у результаті розпаду стовбурового (предкового) виду в ході видоутворення та припиняють існувати внаслідок вимирання чи нового акта видоутворення» (Р. Майр, Р. Вільманн).

Вищезазначені концепції (від біологічної до хеннігової) вимагають з'ясування репродуктивних зв'язків та бар'єрів між організмами, що на практиці часто буває важким. Крім того, вони не придатні для організмів, що не розмножуються статевим шляхом.

Філогенетична концепція Мішлера і Теріота. За нею організми групують у види на підставі походження від загального предка. Причому предком вважається не предковий вид, а популяція, дем і навіть окрема особина. Процес видоутворення розглядається як монофілетичний. *«Вид – це найменша монофілетична група, яка заслуговує на формальне визнання».* В цілому, філогенетична концепція призводить до штучної класифікації та видодроблення.

Філогенетична концепція Уїлера і Платника. На підставі того, що між особинами всередині виду немає репродуктивних бар'єрів, генеалогічні зв'язки між ними є сітчастими, і видоутворення не може вважатися монофілетичним. *«Вид – це найменша сукупність популяцій, де відбувається статеve розмноження, або безстатевих ліній, які характеризуються унікальною комбінацією станів ознак».*

Еволюційна концепція Уайлі і Мейдена. Її особливістю є розуміння виду в якості самостійного своєрідного індивідууму, який переживає народження, існування та гибель. Предковий вид розглядається як «батько». Індивідуальність виду забезпечується завдяки сітчастим зв'язкам між особинами виду. *«Вид – це біологічний об'єкт, який складається з організмів, що зберігає свою індивідуальність у часі і просторі, і має свою власну еволюційну долю та історичні тенденції».*

У **безстатевих** організмів (агамних, облігатно партеногенетичних та самоzapлiднюючих) визначити, що є вид, складніше. Виділяючи в якості основної властивості виду *не генетичну замкнутість, а генетичну стабільність*, можна наступним чином сформулювати поняття виду. *«Вид – система близьких біотипів, група фенотипово подібних особин, що мають споріднені генотипи, займають спільний ареал і зв'язаних спільною еволюційною долею».* *«Вид – це сукупність клонів, об'єднаних спільною екологічною нішою, і еволюціонуючих*

спільно, схожим чином». Зазначені визначення в першу чергу придатні для прокаріот і багатьох рослин.

Таким чином, вид – це основна одиниця живої природи. Його загальне визначення сформулювати складно в зв'язку з різноманітністю живої природи, різними властивостями організмів щодо способів їх виживання та розмноження.

Питання для самоконтролю:

- 1) Чому на вашу думку вид вважається ключовою одиницею?*
- 2) Охарактеризуйте основні підходи до формулювання поняття «вид».*
- 3) Порівняйте основні критерії виду.*
- 4) Хто з видатних біологів дотримувався типологічної концепції виду?*
- 5) Хто з відомих Вам еволюціоністів був прибічником номіналістської концепції виду?*
- 6) У чому полягає сутність біологічної, політипової та хеннігової концепцій виду?*
- 7) У чому суть філогенетичних концепцій виду? В чому полягає різниця між концепцією Мішлера і Теріота та Уілера і Платника?*
- 8) В чому особливість еволюційної концепції виду?*
- 9) Обґрунтуйте визначення видів, що не мають статевого розмноження.*

2.10. ШЛЯХИ ТА СПОСОБИ ВИДОУТВОРЕННЯ

І стусан у зад може стати поштовхом до розвитку
В. Доміль

З точки зору синтетичної теорії еволюції головним моментом мікроеволюції є видоутворення. Виникнення нових видів відбувається *головним чином* шляхом накопичення в популяції «старого» виду незначних змін. Як відмічалось раніше, (розд. 2.3) для закріплення змін у генофонді популяції і, як наслідок, формування нового виду, необхідна дія ізолюючих факторів. Відповідно до певних механізмів ізоляції та форм природного добору виділяють низку шляхів і способів видоутворення (рис. 5).

Алопатричне (географічне) видоутворення (М. Вагенер, К. Джордан, Б. Ренш, Ф. Добржанський, Е. Майр). Характерне для видів, які мають великий ареал. На великих територіях звичайно є різні ділянки (водойми, гори і т. п.), що можуть заважати вільному контакту особин. Крім того, панміксія може обмежуватися в острівних ареалах, а також на периферіях області розповсюдження (особливо, для організмів з низькою репродуктивною активністю, тобто з низькою здатністю до переміщень у просторі). Зниження нівелюючої ролі потоку генів через обмеження міграції, дрейф генів та випадкове мутування призводить до генетичної неоднорідності всередині виду. За тривалої дії ізоляції генетична неоднорідність закріплюється. В результаті в межах генофонду родоначального виду формується диференціація: у спільному генофонді відбувається переривчастість, з'являються так звані *географічні популяції* або *географічні ізоляти*. Такі ізоляти еволюціонують незалежно від іншої частини виду, змінюється їх генотиповий і фенотиповий склад, формуються *географічні підвиди*. На підставі генетичного і, відповідно, фенотипового розходження виникає репродуктивна ізоляція, внаслідок чого з'являються нові *алопатричні види*.

Алопатричне (географічне) видоутворення має декілька варіантів. **Перипатричне** видоутворення відбувається в невеликих популяціях, ізолюваних на периферії ареалу, що засвоюють нову екологічну нішу. Внаслідок ефекту пляшкової шийки і дії принципу засновника (розд. 2.3) генофонд ізолюваної популяції починає відрізнятися від батьківського. Через малу чисельність таких популяцій в них спостерігається гомозиготизація, позитивним

наслідком якої є зменшення генетичного вантажу. Якщо популяція не загине (через критичну чисельність), то вона перетворюється на новий вид. Таким чином, перипатричне видоутворення відрізняється від власне географічного видоутворення наступним: 1) розміром популяції, що відокремлюється, 2) істотним впливом генетичного дрейфу, 3) сильною дією добору через колонізацію в нових умовах. Об'єднує перипатричне видоутворення з географічним відсутність міграції між популяціями одного виду.

За **парапатричного** видоутворення ареал популяції, яка відділяється, може перекриватися з ареалами інших популяцій виду. *Провідним чинником, що диференціює, як й за перипатричного видоутворення є засвоєння нової, специфічної екологічної ніші.* Перекриття ареалів допускає можливість гібридизації між особинами сусідніх популяцій. Але неоднаковість їх генофондів призводить до зменшення життєздатності гібридів. Поступове формування репродуктивної ізоляції також запобігає змішуванню.

Симпатричне (екологічне) видоутворення. За цього способу новий вид існує в межах (всередині) ареалу батьківського виду. В основі симпатричного видоутворення лежить генетична поліморфність особин виду. Генетична різноманітність дає можливість засвоювати на одній території *різні екологічні ніші.* Умовою розходження популяцій з різними екологічними потребами є знижена життєздатність гібридних форм. Симпатричні види морфологічно подібні батьківським видам. Симпатричне видоутворення може здійснюватися різними способами. 1) Значення мають будь-які екологічні фактори, наприклад, трофічні уподобання. Може також спостерігатися різночасне, різносезонне розмноження (озимі та ярі форми білуги, весняна та осіння раси звичайної креветки), тобто *алохроніст*. 2) Можлива швидка зміна каріотипу завдяки *автополіплоїдії* (відомі поліплоїдні ряди рослин: тютюн, картопля, хризантема). 3) Деякі симпатричні види виникли в результаті *гібридизації* з наступним подвоєнням числа хромосом – *алополіплоїдія* (ряд пшениць). 4) Зміна каріотипу може відбутися також внаслідок *хромосомних перебудов* (фрагментація, злиття хромосом та ін.). Останні випадки виділяють у самостійні способи видоутворення.

Іноді види, що виникли алопатричним способом, переселяються до ареалу іншого спорідненого виду і стають симпатричними.

Останнім часом все частіше можливість формування видів без просторової ізоляції вважається малоюмовірною, принаймні у деяких випадках. Так,

класичним прикладом симпатричного видоутворення вважають цихлід озер Камеруну. Проте молекулярно-генетичні дослідження (вивчення однонуклеотидного поліморфізму та аналіз інтрогресій шляхом оцінки асиметрії у генетичній подібності) показали, що більш вірогідним є алопатричний спосіб виникнення цих ендемічних видів риб (Martin et al., 2015).

Х. М. Сміт вважав, що для вирішення питання про механізм видоутворення (симпатричного або алопатричного) необхідно звертати увагу на масштаб географічної роздільної здатності. Він запровадив термін «*мікроалопатрія*». Так, деякі види, що вважаються симпатричними, за аналізу мікроособливостей місць проживання можуть розцінюватися як алопатричні (Smith, 1955; 1965).

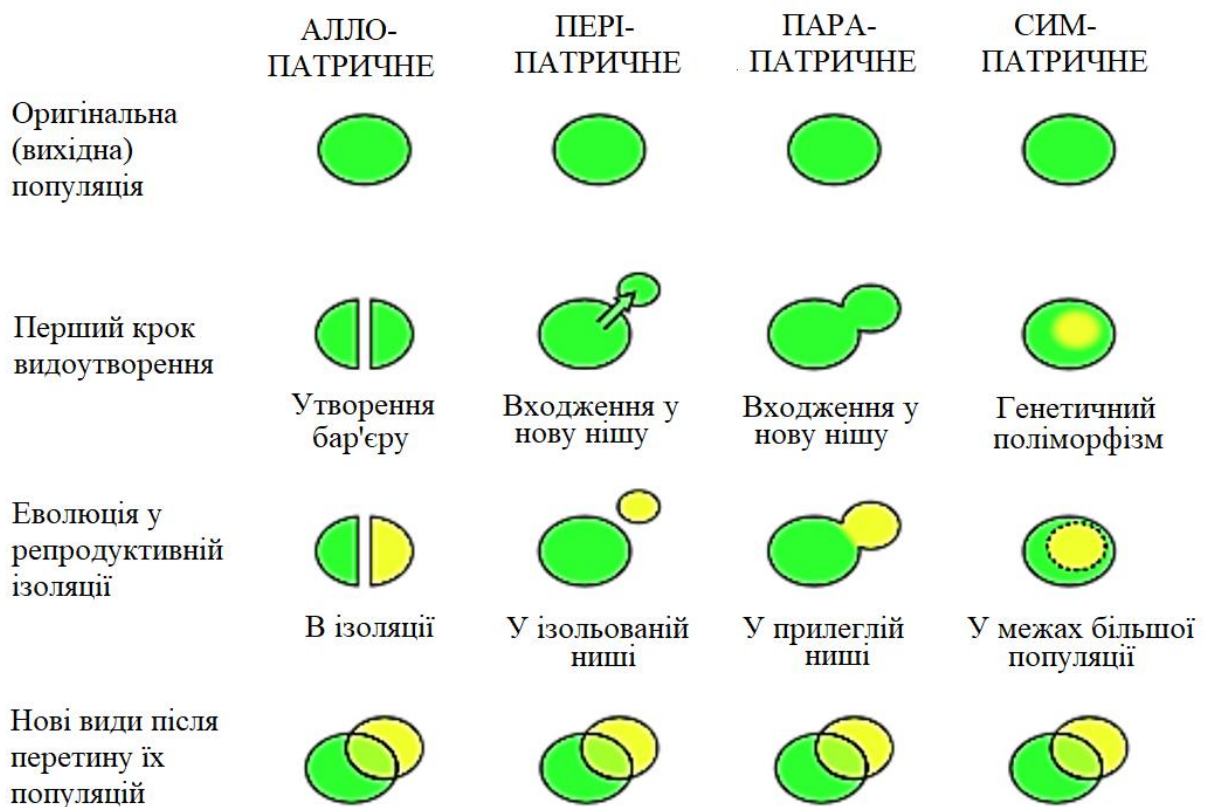
Інші автори взагалі вважають, що процес формування видів не треба зв'язувати лише з просторовими параметрами, незважаючи на їх важливість (Butlin et al., 2008; Fitzpatrick et al., 2008). Як відомо, видоутворення є достатньо тривалим процесом і за час формування виду різні умови середовища (географічні, трофічні і т.п.) можуть змінитися. Важливіше, з їх точки зору, враховувати ті показники, які можна виміряти – потік генів, інтенсивність добору та інші, вивчати співвідношення між пристосуванням і репродуктивною ізоляцією та генетичними особливостями.

Сальтаційне видоутворення. Вищезазначені способи видоутворення пов'язані з поступовим (градуальним) формуванням видів. Проте у природі можливі більш швидкі способи виникнення нових видів. Слід пам'ятати, що нові форми, як би швидко вони не виникли, мають пристосуватися до умов довкілля завдяки дії природного добору.

До основних способів сальтаційного видоутворення відносяться наступні механізми, що розглядались за симпатричного способу виникнення видів:

- поліплоїдія,
- гібридизація з наступною поліплоїдизацією,
- симбіогенез.

Автор концепції симбіогенезу К. С. Мережковський так охарактеризував симбіогенез: «Я назвав цей процес симбіогенезом, що означає походження організмів в результаті з'єднання та об'єднання двох або більше істот, що вступили у відносини симбіозу». Прикладом симбіотичних організмів є лишайники та корали.



(джерело: wikipedia.org)

Рис. 5. Порівняння різних способів видоутворення. За алопатричного видоутворення популяції виду розділюються географічним бар'єром. За перипатричного видоутворення невелика периферійна популяція засвоює нову екологічну нішу. В обох випадках знижується (або відсутній) потік генів, що є однією з причин формування репродуктивного бар'єру. Парапатричне видоутворення: одна з популяцій засвоює нову екологічну нішу, потік генів (змішування) обмежений через репродуктивну ізоляцію. За симпатричного видоутворення на основі високого рівня генетичного різноманіття всередині ареалу виду з'являються різні за екологічними потребами форми. Умовою виникнення нових видів є знижена життєздатність гібридів між різними формами

Сітчасте видоутворення. Такий спосіб пов'язаний з гібридизацією споріднених видів. При цьому не спостерігається дивергенції популяцій, а, навпаки, їх локальне об'єднання. Такий спосіб доведений для деяких видів ящірок, риб та квіткових рослин. Можливо, вид *Ното сарієнс* також виник у такий спосіб.

За результатом виділяють наступні **шляхи видоутворення**.

1) **Дивергентне** (кладогенез). За Дарвіним це головний спосіб створення різноманітності органічного світу. Внаслідок кладогенезу відбувається виникнення нових видів з однієї предкової форми з засвоєнням різних екологічних ніш за будь-яким способом

видоутворення (дарвінівські в'юрки з Галапагоських островів, північно-американські плодові мушки групи *psevdoobskura* – *persimilis*).

2) **Філетичне** видоутворення. За цим шляхом весь початковий вид поступово перетворюється у новий. Філетичне видоутворення може відбуватися шляхом поступової зміни виду за поступової зміни однієї і тієї ж екологічної ніші (**стазігенез**) або шляхом розширення ніші завдяки придбанням принципово нових пристосувань (**анагенез**).

3) **Гібридогенне** видоутворення (синтезогенез, сингенез). Здійснюється шляхом алополіплоїдії.

4) **Сімбіогенне** видоутворення.

5) **Сітчатє** видоутворення.

За темпами видоутворення виділяють **поступове (градуальне)** та **швидке (сальтаційне, раптове, стрибкоподібне)**. Градуальне видоутворення вважається основним. Воно відбувається за рахунок накопичення дрібних спадкових змін генотипу, фенотипових рис та поведінкових особливостей. На розумінні еволюції як поступового процесу і приблизно однакової швидкості мутування ґрунтується метод молекулярних годинників.

Метод молекулярних годинників був запропонований Е. Цукеркандлем і Л. Полінгом у 1962 р. Вони вивчали амінокислотну послідовність гемоглобіну і цитохрому С та зіставили кількість замін у первинній структурі білків з віком, який визначали за скам'янілостями. Був встановлений лінійний зв'язок між зазначеними показниками. Незважаючи на неточність методу, він широко використовується при побудові філогенетичних дерев задля оцінки часу дивергенції видів. Крім аналізу амінокислотних послідовностей у білках, аналізують також заміни нуклеотидів у нуклеїнових кислотах.

Сальтаційне формоутворення здійснюється шляхом гібридизації споріднених видів, зміни каріотипу та хромосомних перебудов. Проте, раптове виникнення нових форм зовсім не означає, що вони з'являються адаптованими до умов середовища. Для їх пристосування необхідна коригуюча дія природного добору. На теперішній час накопичено все більше даних про чергування в історії виду швидких змін з етапами відносної стабільності з дрібними трансформаціями.

На **швидкість видоутворення** впливають різні фактори:

1) **внутрішні** чинники (різноманітність генофонду популяцій, швидкість мутування різних ділянок геному, регуляторних зокрема, швидкість зміни поколінь, репродуктивна активність та ін.);

2) **зовнішні** фактори (зміни умов довкілля як біотичних, так і абіотичних);

3) **взаємодія** внутрішніх та зовнішніх чинників;

4) **місце** організмів у біоценозі.

За **тривалістю розвитку** виділяють наступні випадки:

1) **брадителія** – повільний темп еволюції; завдяки такому темпу в природі спостерігаються так звані *філогенетичні релікти* (вік існування яких більше 250 млн.) та *живі викопні*. До останніх відносять представників великих таксонів, більшість видів яких вимерли (латимерія – вік якої 200–300 млн. років), та види, які існують без змін тривалий час (морське членистоноге мечохвіст – біля 400 млн.; морська плеченога тварина, лінгула – 500 млн.; гінкго дволопатево – 250–300 млн.; ціанобактерії – 3,5 млрд. років). Збереження живих викопних, як правило, відбувається завдяки умовам їх ареалу, що ізолює їх від сучасних конкурентів та хижаків.

2) **горотелія** – середній темп розвитку, що властивий багатьом групам тварин і рослин, тривалістю від декількох до десятків мільйонів років (хижі ссавці, деякі черевоногі молюски).

3) **тахітелія** – швидкий темп еволюції (декілька млн. років і менше); важливішою умовою такого розвитку є дуже часті і швидкі зміни довкілля; групи організмів, що виникли тахітелічно, з часом розвиваються як брадітелічні чи горотелічні, або вимирають; прикладом швидкого розвитку є еволюція конів.

Питання для самоконтролю:

1) Яка умова є обов'язковою для виникнення нового виду?

2) Розкрийте механізм алопатричного видоутворення.

3) Пояснить, як може виникнути новий вид без просторової ізоляції?

4) Яким чином можливе швидке формування нового виду?

5) Що таке сітчатє видоутворення?

6) У чому полягає схожість та різниця різних способів видоутворення?

7) Назвіть шляхи утворення нових видів.

8) Як відбувається видоутворення у часі?

9) У чому полягає сутність методу молекулярних годинників?

10) Які чинники впливають на швидкість видоутворення?

11) Як поділяють розвиток живих істот за тривалістю?

12) Що об'єднує всі способи і шляхи видоутворення?

2.11. ОСНОВНІ ПАРАДИГМИ СИНТЕТИЧНОЇ ТЕОРІЇ ЕВОЛЮЦІЇ

*Добре та коротко – удвічі добре;
погано та не довго – вже не так погано.*

*Квінтесенція завжди краще,
ніж грудка мотлоху...*

Б. Грасіан

*Багато говорити і багато сказати
не є одне і те ж.*

Софокл

Підсумовуючи розгляд синтетичної теорії еволюції щодо механізмів видоутворення, необхідно у концентрованому вигляді викласти основні її положення. Найбільш повно це здійснив М. М. Воронцов у своїй книзі «Развитие эволюционных идей в биологии» (1999). На цій основі нижче викладено базисні тези синтетичної теорії еволюції та деякі проблемні питання, пов'язані з ними.

1) В основі еволюційного процесу лежать зміни спадкових детермінант. Без спадкової мінливості не можлива «ініціація» розвитку живої природи.

2) Первинним матеріалом для еволюції слугують мутації – дрібні *дискретні* спадкові зміни. Мутаційна мінливість має *випадковий характер по відношенню до змін у довкіллі*. На основі мутаційної мінливості формується **мутаційний резерв** популяцій та **комбінаційна мінливість**.

3) В ході еволюції відбувається пристосування до умов довкілля – адаптаціогенез. Однак не слід ототожнювати еволюційний процес і адаптаціогенез.

Ще на початку ХХ сторіччя С. С. Четвериков відмічав, що «систематиці відомі тисячі прикладів, коли види розрізняються не адаптивними, а байдужими (у біологічному сенсі) ознаками». Іншими словами, синтетична теорія еволюції не виключає можливість *неадаптивної еволюції*, тобто можлива дивергенція видів по нейтральним ознакам. В основі механізму неадаптивної еволюції лежать «хвилі життя» і дрейф генів (генетико-автоматичні процеси). Зазначене джерело видоутворення вказано Е. Майром як «принцип засновника».

Складність однозначного трактування еволюційного процесу в якості виключно пристосувального, полягає як у відносності адаптацій, так і, рівною мірою, відносності нейтральних ознак. В різних умовах одна і та ж

ознака може мати адаптивне (позитивне), або негативне, або нейтральне значення.

4) Головним рушійним фактором еволюції є природний добір. Природний добір формує і закріплює адаптивні для конкретних умов ознаки. Природний добір здійснюється шляхом добору випадкових, дрібних спадкових змін.

5) Механізм добору впливає з природних явищ:

- організми виробляють нащадків більше, ніж їх може вижити,
- у нащадків існує спадкова (генетична) мінливість,
- організмам, що мають різні генетичні риси, притаманна різна виживаність і здатність розмножуватися.

6) Мінімальна (елементарна) одиниця, що здатна еволюціонувати – це популяція.

7) Ключовим моментом еволюції є акт видоутворення. Видоутворення розглядається як процес неперервної зміни однієї тимчасової популяції низкою наступних тимчасових популяцій.

8) Вид складається з множини морфологічно, фізіологічно і генетично неідентичних одиниць (особин, клонів, популяцій, підвидів), поєднаних репродуктивно.

Реліктові види можуть складатися з однієї єдиної популяції. Є багато видів, яких складно підрозділити на самостійні підвиди та популяції.

Принцип *репродуктивної відособленості* є основою концепції широкого політипового біологічного виду. В результаті ця концепція не може бути застосована до переважаючої безлічі видів без статевого процесу розмноження.

Крім того, зазначений критерій є неприйнятним для видів у часі, викопних форм тощо.

9) Вид – це генетично цілісна і стабільна система. Цілісність виду забезпечується завдяки обміну алелями (потік генів) лише всередині виду. Обмін відбувається внаслідок схрещування між особинами та потоку генів між різними популяціями виду як результату міграцій. Замкнутість виду забезпечується ізоляцією. Ізольюючі механізми сприяють не тільки обособленості генофондів різних видів, але і панміксії всередині виду.

Виявлено достатньо прикладів того, що замкнутість виду не є абсолютною. Так, може виникати плодюче потомство за схрещування зубрів і бізонів, зебу і великої рогатої худоби, білого і бурого (грізлі) ведмедів, африканської та європейської бджоли, каліфорнійської тигрової і смугастої саламандр.

Сучасні молекулярно-генетичні дослідження надають все більше і більше доказів існування міжвидової гібридизації в еволюції різних таксонів. Так, у геномі ягуара були знайдені гени, «запозичені» у левів (Figueiró et al., 2017). Наслідки такої гібридизації спостерігаються у галапагоських в'юрків, метеликів роду *Heliconius*. Дуже поширена міжвидова гібридизація серед рослин (Родионов та ін., 2019).

В зонах стикання близьких видів часто відбувається їх гібридизація (чорна і сіра ворона, види роду *Mityllus*). Також показано, що ефективним є схрещування між близькоспорідними видами, які у теперішній час знаходяться на великій відстані один від одного (тигри, леви, леопарди, ягуари і т. д.).

До теперішнього часу накопичується все більше даних про можливість горизонтального переносу спадкової інформації за допомогою мобільних генетичних структур, вірусів зокрема.

10) Будь-який реальний таксон має однокореневе, монофілетичне походження. Монофілетичне походження є обов'язковою умовою ідентифікації таксону.

Можливість поширення принципу монофілії на еволюцію всього світу живої природи (Е. Геккель) досі дискутується в зв'язку з недостатньою кількістю фактів про початкові етапи походження і розвитку життя.

11) Еволюція має дивергентний характер. Один таксон може бути предком декількох дочірніх таксонів. Але кожен вид має єдиний предковий тип.

12) Еволюція має поступовий (градуальний) і тривалий характер.

В даний час не відкидається можливість стрибкоподібного (сальтаційного) виникнення нових форм, яке відбувається внаслідок геномних мутацій (поліплоїдії). Але, щоб такі нові форми стали новими видами, необхідний тривалий проміжок часу під впливом природного добору.

13) Еволюційний процес йде безперервно і нерівномірно. Нерівномірність еволюції полягає у чергуванні фаз швидкої зміни виду з відносно тривалими періодами «застою».

14) Еволюція живої природи непередбачувана, має нефіналістичний характер (тобто не є спрямованою до деякої кінцевої мети).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

Твори класиків

- 1) Darwin C. R. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life* / C. R. Darwin. – London: John Murray. [1st edition], 1859. – Електр. дан. – Режим доступу: <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F373&viewtype=text&pageseq=1> : (дата звернення 20.01.2023). – Загол. з екрана.
- 2) Darwin C. R. *The variation of animals and plants under domestication* / C. R. Darwin. – London: John Murray. [2d edition, Volume 1], 1875. – Електр. дан. – Режим доступу: <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F373&viewtype=text&pageseq=1> : (дата звернення 20.01.2023). – Загол. з екрана.
- 3) Chetverikov S. S. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics // *Proceedings of the American Philosophical Society*. – 1961. – V. **105**. – P. 167–195.
- 4) *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. I. I. Schmalhausen. (Theodosius Dobzhansky, Ed.; I. Dordick, Trans.) Philadelphia: Blakiston, 1949. 327 p.
- 5) *Lamarck, the Founder of Evolution (Classic Reprint): His Life and Work* / A. S. Packard. – London, Forgotten Books, 2018. - 484 p.
- 6) Mayr E. *Populations, species, and evolution: an abridgment of animal species and evolution* / E. Mayr. – Harvard, USA, Belknap Press, 1970. – 453 p.
- 7) Mayr E., Provine W. B. *The Evolutionary Synthesis*. – Harvard : University Press, 1998. – 504 p.
- 8) Simpson G. G. *Tempo and mode in evolution* / G. G. Simpson. – Columbia University Press, New York City, 1944. – 217 p.
- 9) Timofeeff-Ressovsky N. W., Voroncov N. N., Jablokov A. N. *Kurzer Grundriß der Evolutionstheorie* (Fischer Verlag, 1975). – 301 p.

Рекомендована література

- 1) Воронова Н. В., Горбань В. В. Сарабєєв В. Л. Теорія еволюції: навчально-методичний посібник для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавр спеціальностей 091 Біологія та освітньо-професійних програм “Біологія”, “Генетика”, “Біологія та здоров'я людини”. Запоріжжя : Запорізький національний університет, 2022. – 93 с.
- 2) Галкін О. Ю., Тітова Л. О. Основи еволюційної теорії: навчальний посібник :– К.: КПІ імені Ігоря Сікорського, 2018. – 121 с. (електронне видання).
- 3) Корж О. П. Основи еволюції. Навчальний посібник. – Суми: ВТД «Університетська книга». 2006. – 381 с.
- 4) Огінова І. О., Пахомов О. Є. Теорія еволюції (системний розвиток життя на Землі) : підручник– Д. : Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2011. – 540 с.

Додаткова література

- 1) Лебединець Н. В., Плиска О. І., Босенко А. І., Корінчак Л. М., Лазоришинець В. В. Еволюційна морфологія. Київ : Інтерсервіс. – 2018. – 224 с.
- 2) Cairns-Smith A. G. Genetic Takeover: And the Mineral Origins of Life / A. G. Cairns-Smith. – Cambridge University Press, 1987. – 488 p.
- 3) Данько Я. Н. Проблема происхождения жизни. – Сумы: Изд-во Университетская книга», 2001. – 95 с.
- 4) Fox S. W. Dose K. Molecular evolution and the origin of life / S. W. Fox, K. Dose. – W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1972. – 359 p.
- 5) Krukoni G., Barr T. Evolution for dummies / G. Krukoni, T. Barr. – Wiley Publishing, Inc., 2008. – 362 p.
- 6) Українська радянська енциклопедія: у 12 т. / гол. ред. М. П. Бажан ; редкол.: О. К. Антонов та ін. — 2-ге вид. — К.: Головна редакція УРЕ, 1974–1985).

Наукова періодика

- 1) Кирпичников В. С. Аутосомные гены у *Lebistes reticulatus* и проблема возникновения генетического определения пола // Биол. журн. – 1935. – Т. IV, № 2. – С. 343–354.
- 2) Шаскольский Д. В. Эволюционное возникновение полиандрии, как фактора защиты пчелиной семьи от большого количества летальных яиц // Генетика, селекция и репродукция пчел / Доклады Международного симпозиума. Бухарест: Апимондия, 1977. – С. 6772.
- 3) Шаскольский Д. В. Наследование генов // Пчеловодство. – 1990. – № 6. – С. 12–15.
- 4) Klein A. M., Hildebrandt J., Neumann M., Kliebenstein D., Weng M.-L., Imbert E., Ågren J., T. M. Rutter, Fenster C. B., Weigel D. Mutation bias reflects natural selection in *Arabidopsis thaliana*. // Nature. – 2022. – V. 602, P.101–105 <https://doi.org/10.1038/s41586-021-04269-6>.
- 5) Butlin R. K., Galindo J., and Grahame J. W. Sympatric, parapatric or allopatric: the most important way to classify speciation? // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. – 2008. – 363(1506). – P. 2997–3007.
- 6) Figueiró H.V. Genome-wide signatures of complex introgression and adaptive evolution in the big cats // Science Advances. – 2017. – Vol. 3, no. 7. – e1700299. – DOI: 10.1126/sciadv.1700299
- 7) Fitzpatrick B. M., Fordyce J., Gavrilets A.S. What, if anything, is sympatric speciation? // J. Evol. Biol. – 2008. – Vol. 21, I. 6. – P. 1452–1459.
- 8) Gerlach N. M., McGlothlin J. W., Parker P. G., Ketterson E. D. Promiscuous mating produces offspring with higher lifetime fitness // Proc Biol Sci. – 2012 – Mar 7; 279 (1730):860-866. DOI: 10.1098/RSPB.2011.1547
- 9) Halldorsson B. V., Palsson G., Stefansson O. A., Jonsson H., Hardarson M. T., Eggertsson H. P., Gunnarsson B., Oddsson A. et al. Characterizing mutagenic

- effects of recombination through a sequence-level genetic map // *Science*. – 2019. Jan doi: 10.1126
- 10) Hutchinson G. E. The Paradox of the Plankton // *The American Naturalist*. – 1961. – Vol. 95, no. 882. – P. 137–145.
 - 11) Kerkis J. Some problems of spontaneous and induced mutagenesis in mammals and man // *Mutation Res.* – 1975. – V. 29. – P. 271-280.
 - 12) Martin C. H., Cutler J. S., Friel J. P., Touokong C. D., Coop G., Wainwright P. C. Complex histories of repeated gene flow in Cameroon crater lake cichlids cast doubt on one of the clearest examples of sympatric speciation // *Evolution*. – 2015. – V. 69(6). – P. 1406–1422).
 - 13) Mitchell J. G., Yamazaki H., Seuront L., Wolk F., Li H. Phytoplankton patch patterns: Seascape anatomy in a turbulent ocean // *J. Marine Systems*. – 2008. – Vol. 69. – P. 247–253.
 - 14) Monroe J. G., Srikant T., Carbonell-Bejerano P., Becker C., Lensink M., Exposito-Alonso M., Klein M., Hildebrandt J., Neumann M., Kliebenstein D., Weng M. L., Imbert E., Ågren J., Rutter M. T., Fenster C.B., Weigel D. Mutation bias reflects natural selection in *Arabidopsis thaliana*. *Nature*. 2022 Feb;602(7895):101-105. doi: 10.1038/s41586-021-04269-6.
 - 15) Nilsson D. E. The evolution of eyes and visually guided behaviour // *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*. – 2009. 364. – P. 2833–2847 doi:10.1098/rstb.2009.0083.
 - 16) Paine R. T. Food Web Complexity and Species Diversity // *The American Naturalist*. 1966. – vol. 100, no. 910. – P. 65–75.
 - 17) Phillips S., Birkenmeier E. H., Callahan R., Eicher E. M. Male and female mouse DNAs can be discriminated using retroviral probes // *Nature*. – 1982. – V. 297, № 5863. – P. 241–243).
 - 18) Price T. A. R., Hodgson D. J., Lewis Z., Hurst G. D. D., Wedell N. / Selfish Genetic Elements Promote Polyandry in a Fly // *Science*. – 2008. – V. 322, I. 5905. P. 1241–1243. DOI: 10.1126/science.1163766
 - 19) Romiguier J., Gayral P., Ballenghien M., Bernard A., Cahais V., Chenuil A., Chiari Y., Dernat R., Duret L., Faivre N., Loire E., Lourenco J. M., Nabholz B., Roux C., Tsagkogeorga G., Weber A. A.-T., Weinert L. A., Belkhir K., Bierne N., Glémin S., Galtie N. Comparative population genomics in animals uncovers the determinants of genetic diversity // *Nature*. – 2014. – V. 515. – P. 261–263. <https://doi.org/10.1038/nature13685>.
 - 20) Smith H. M. More evolutionary terms // *Systematic Zoology*. – 1965. – 14 (1). – P. 57–58
 - 21) Smith H. M. The perspective of species // *Turttox News*. – 1955 – 33. – P. 74–77.
 - 22) Stern D. B. Evolutionary origins of genomic adaptation in an invasive copepod. / D. B. Stern, C. E. Lee. // *Nature ecology & evolution*. – 2020. – Vol. 4. – P. 1084–1094.
 - 23) Wilkins A. S., Wrangham R. W., Fitch W. T. The "domestication syndrome" in mammals: a unified explanation based on neural crest cell behavior and genetics. // *Genetics*. – 2014 Jul;197(3):795-808. doi: 10.1534/genetics.114.165423.

Навчальне видання

**Топтіков Валентин Анатолійович
Білоконь Світлана Василівна
Алексєєва Тетяна Григорівна**

ТЕОРІЇ ЕВОЛЮЦІЇ
Частина I. Становлення еволюціонізму.
Синтетична теорія еволюції; мікроеволюція

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

Електронне видання мережевого використання

В авторській редакції

Затвердж. авт. 05.07.2024. Шрифт Times New Roman.
Системні вимоги: операційна система сумісна з програмним забезпеченням
для читання файлів формату PDF.
Обсяг 1,8 МБ. Зам. № 2791.

Видавець і виготовлювач
Одеський національний університет імені І. І. Мечникова
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.
65082, м. Одеса, вул. Університетська, 12, Україна
Тел.: (048) 723 28 39, e-mail: druk@onu.edu.ua