

Національна академія наук України  
Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена  
Освітня програма для аспірантів

# **ТЕОРІЯ ЕВОЛЮЦІЇ**

І. І. Дзевєрін

## **Лекція 1 Реальність еволюції**

# Структура курсу

1. Докази реальності еволюції та основні еволюційні концепції
2. Динаміка популяцій: мутаційний процес, ізоляція й потік генів, добір, системи схрещування
3. Динаміка популяцій: генетичний дрейф, адаптивний ландшафт, мінливість у природних популяціях
4. Процес адаптації: темпи та чинники адаптивних змін, коадаптація та коеволюція, складні адаптації
5. Процес адаптації: рівні дії добору, статевий добір, походження кооперації, походження фенотипної пластичності
6. Онтогенез та еволюція: еволюція онтогенезу, еволюційні новації, макромутації
7. Процес дивергенції: ієрархія таксонів, вид та видоутворення, побудова філогенії та порівняльні методи
8. Спрямування еволюції: адаптивна радіація, обмеження еволюційного процесу, прогрес в еволюції, загальні закономірності еволюції

# Процес еволюції:

від індивідуальної  
мінливості ...



... ДО ПОЯВИ НОВИХ ОЗНАК, ТИПІВ ОРГАНІЗАЦІЇ,  
ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ ТАКСОНІВ



# Від креаціонізму до теорії еволюції

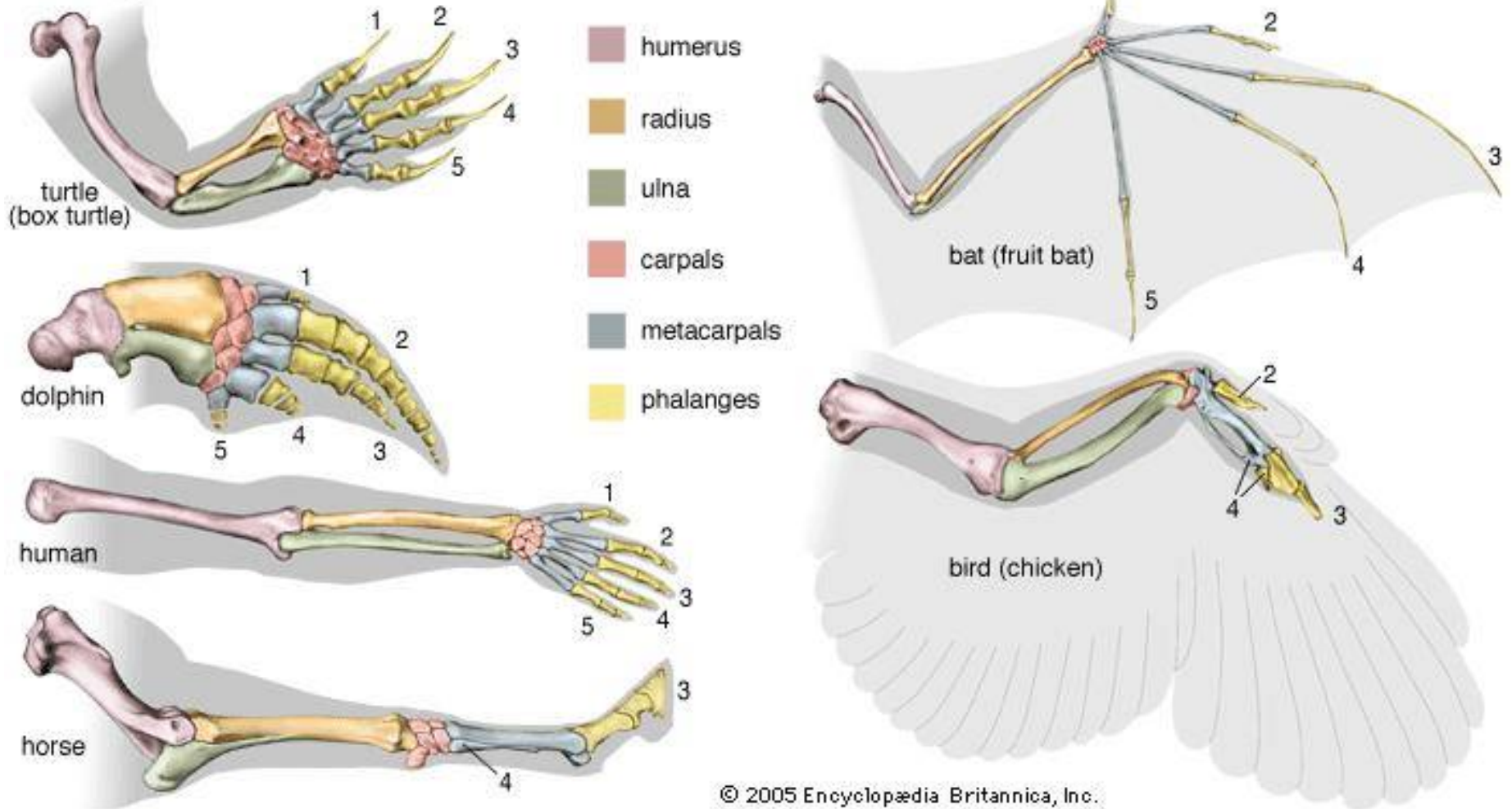
- *«Відмінності між вимерлими і сучасними тваринами тим більші, чим стародавніші вимерлі форми».*
- *«Порядок появи типів тварин нагадує порядок появи ембріональних стадій».*
- *«Вимерлі тварини побудовані за тим самим планом, що й сучасні, а їхнє життя характеризувалось ідентичною фізіологічною діяльністю».*
  - з курсу палеонтології А. Пікте (1853) (цит. за: Парамонов 1982).
- До цього ж: виявлене палеонтологами-креаціоністами підвищення організації у напрямі від найдавніших геологічних горизонтів до найновіших.

# Докази реальності еволюції

- Риси схожості будови та індивідуального розвитку організмів, які неможливо пояснити виконанням схожих функцій
- Особливості різноманітності організмів: ієрархія таксонів, перехідні форми.
- Особливості географічного розподілу організмів
- Палеонтологічні дані: ряди форм, гомології, перехідні форми
- Прямі спостереження і експерименти: еволюційні трансформації внаслідок зміни умов середовища, під час розселення

# Гомологічні органи

## Homologies of the forelimb in six vertebrates



# Гомологічні органи

## Критерії гомології (за А. Ремане та іншими авторами)

Гомологічні органи:

- мають подібне розташування відносно інших частин тіла;
- складаються із подібних за будовою частин, що мають подібне розташування одна відносно іншої;
- пов'язані між собою низкою перехідних форм;
- формуються в онтогенезі з однакових зачатків;
- частково детермінуються одними й тими самими генами.

Ці критерії неабсолютні. Зокрема,

- внутрішньоорганізмі гомологи не відповідають критерію положення (напр., передні та задні кінцівки хребетних)
- іноді – різні висновки за різними критеріями (молочні залози ссавців за будовою ближче до потових, а за розвитком – до сальних).



# Гомологія та аналогія

- Деякі приклади гомологічних органів:
  - елементи ротового апарату комах
  - молочні, потові та сальні залози ссавців
  - скелетні структури внутрішнього вуха ссавців та елементи щелепного суглоба інших хребетних
  - легеня та плавальний міхур
  - зуби та луски риб (але не луски плазунів)
- Схожі органи часто виконують абсолютно різні функції, а різні за будовою – одну й ту саму
- Органи часто мають у своїй будові сліди колишніх трансформацій; їхню будову не вдається пояснити, враховуючи тільки їх сучасну функцію

# Зародкова схожість



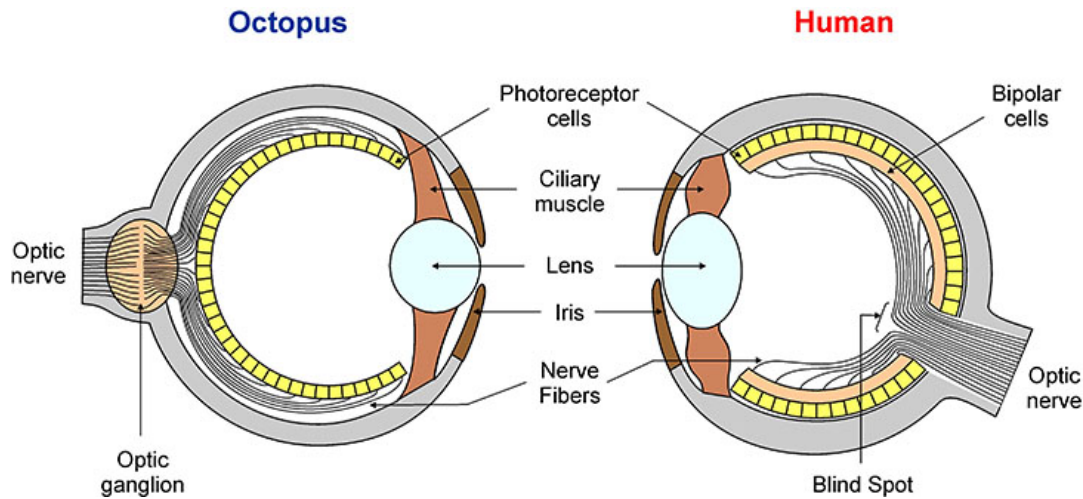
**Ембріон кота**



**Ембріон людини**

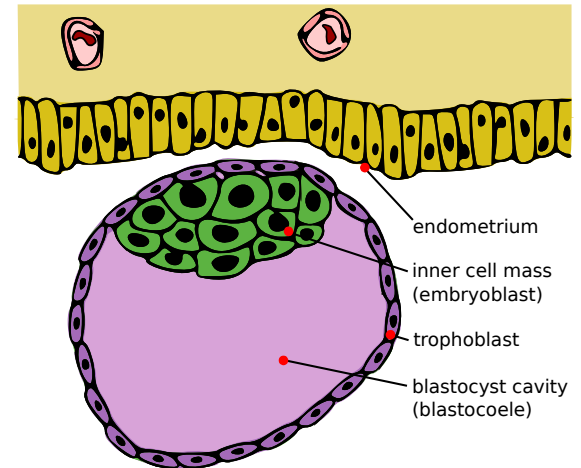
# Субоптимальна будова

Око хребетних у порівнянні з оком головоногих



<http://anthromes.blogspot.com/2016/02/analogy-homology.html>

## Бластоциста ссавців



Blastocyst, Wikipedia

# Рудименти та атавізми

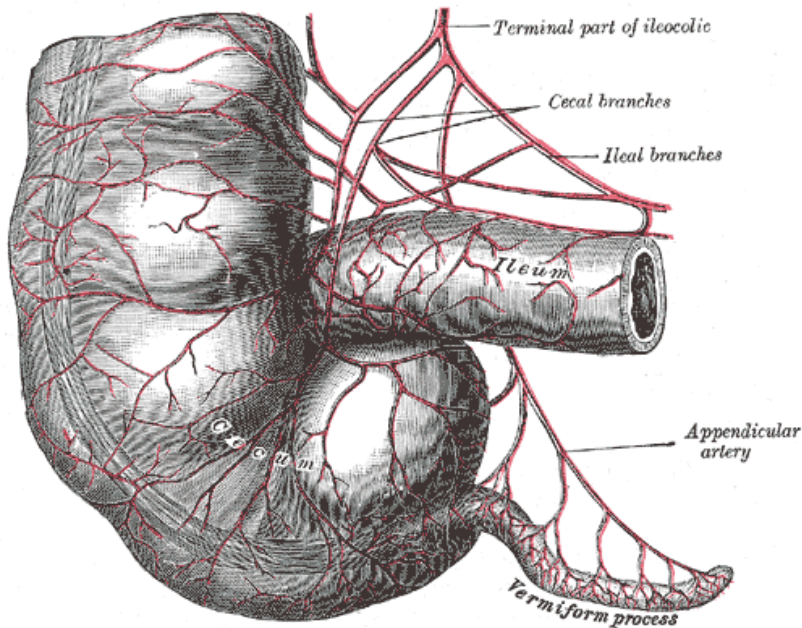
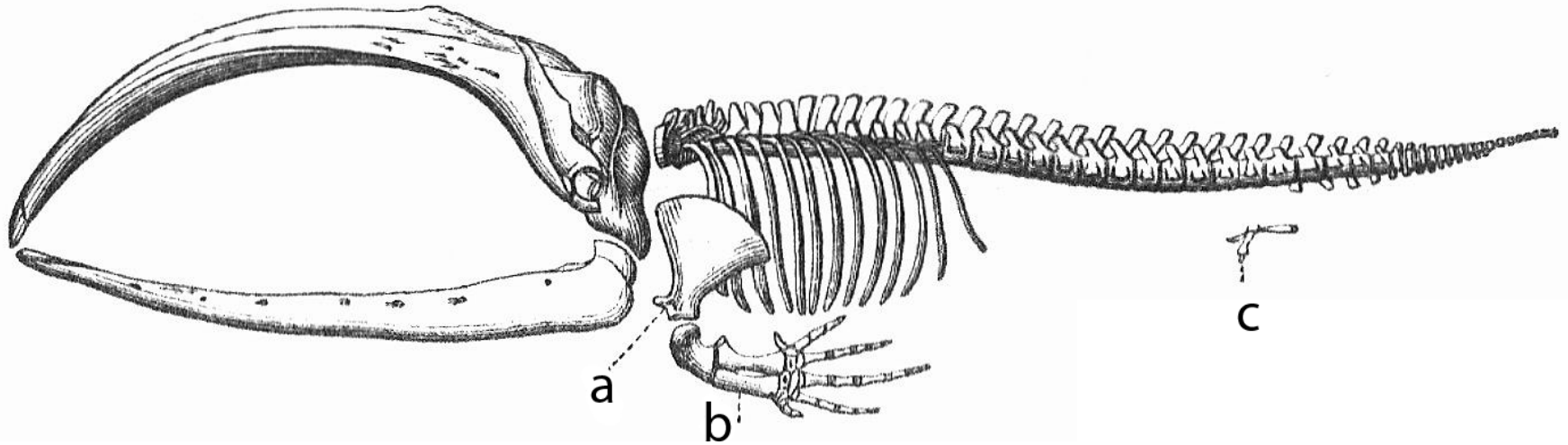
## Деякі приклади рудиментів та атавізмів:

- апендикс, миготлива перетинка, треті моляри, зовнішній хвіст у людини
- Рудиментарні кістки тазового поясу китоподібних, як атавізм можуть формуватися також кістки кінцівки
- очі кротів – незначного розміру, не в порожнині орбіти, а безпосередньо під шкірою,
  - у *Talpa saeusa* повіки зрощені
  - у *T. europea* повіки не завжди зростаються, відсутні слізні залози, хоча є слізньо-носовий канал

## Рудименти на генному рівні:

- гомологія інтронів, псевдогенів та інших некодуючих послідовностей у людини та шимпанзе
- гени, що забезпечують нюх у ссавців:
  - таких генів близько 1000 (3% геному), у більшості ссавців вони активно функціонують
  - у людини близько 300 генів з 1000 нефункціональні, але зберігаються
  - у китоподібних усі ці гени нефункціональні, але все одно зберігаються

# Рудименти та атавізми



“Рудименти як залишки минулих адаптацій можуть стати об'єктом нових адаптацій, однак будова їх не пояснюється лише цими новими функціями – у ній є також неадаптивний тепер слід історичного минулого”  
(І. І. Шмальгаузен)

# Ієрархічне різноманіття

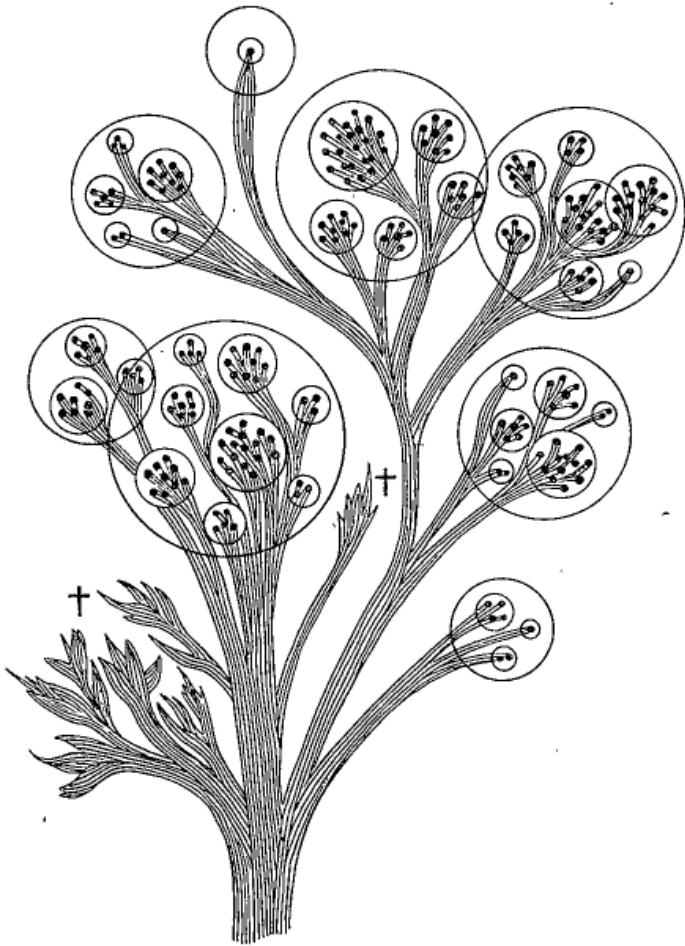
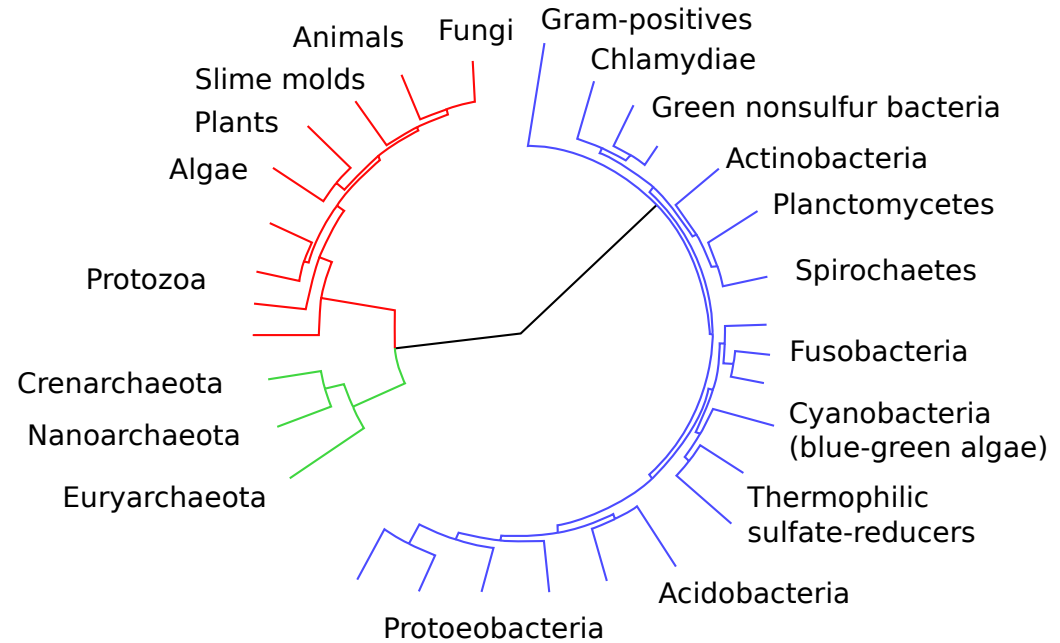


Рис. 25. Таксономічне розподілення організмів.

Сходні види групуються, утворюючи роди. Роди групуються в природні родини. Відоме число сходних родин утворюють порядки і т. д. На схемі показано розподілення видів і родів в 8 сучасних родин одного порядку. Одна родина знаходиться на шляху до вимирання і представлена лише одним родом з одним видом. Таке підпорядкування таксономічних груп виражає різні ступені спорідненості організмів, що показано на схемі послідовним розгалуженням родословного дерева. ++ означають декілька вимерлих гілок.

Шмальгаузен, 1969



Phylogenetics, Wikipedia

# Проміжні та перехідні форми (на прикладі *Archaeopteryx*)



Предкові ознаки:

- більшість скелетних рис

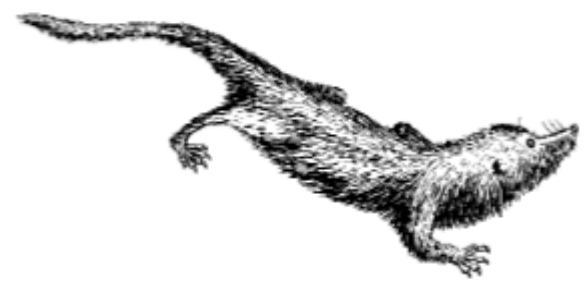
Ознаки птахів:

- пір'євий покрив, здатність до польоту

Перехідні стани ознак:

- головний мозок менший, ніж у птахів і більший, ніж у плазунів
- передні кінцівки – видовжені, і з помітно модифікованими кистю, ліктьовою та плечовою кістками
- таз – відкритий через відсутність сідничого симфізу (як у птахів), але з лобковим симфізом (як у плазунів)
- частково сформована цівка

# Філогенетичні ряди: еволюція ссавців



Carroll, 1988

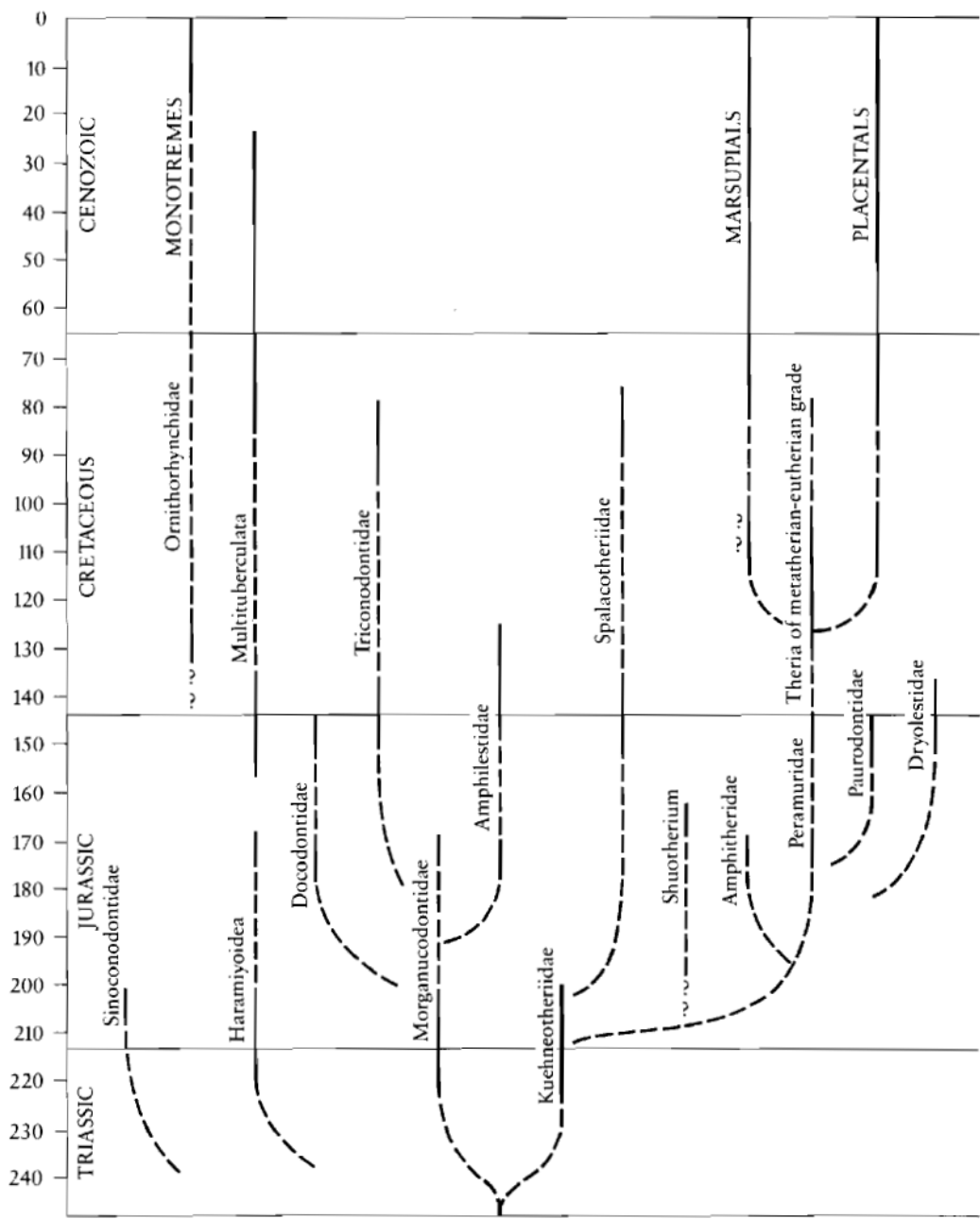
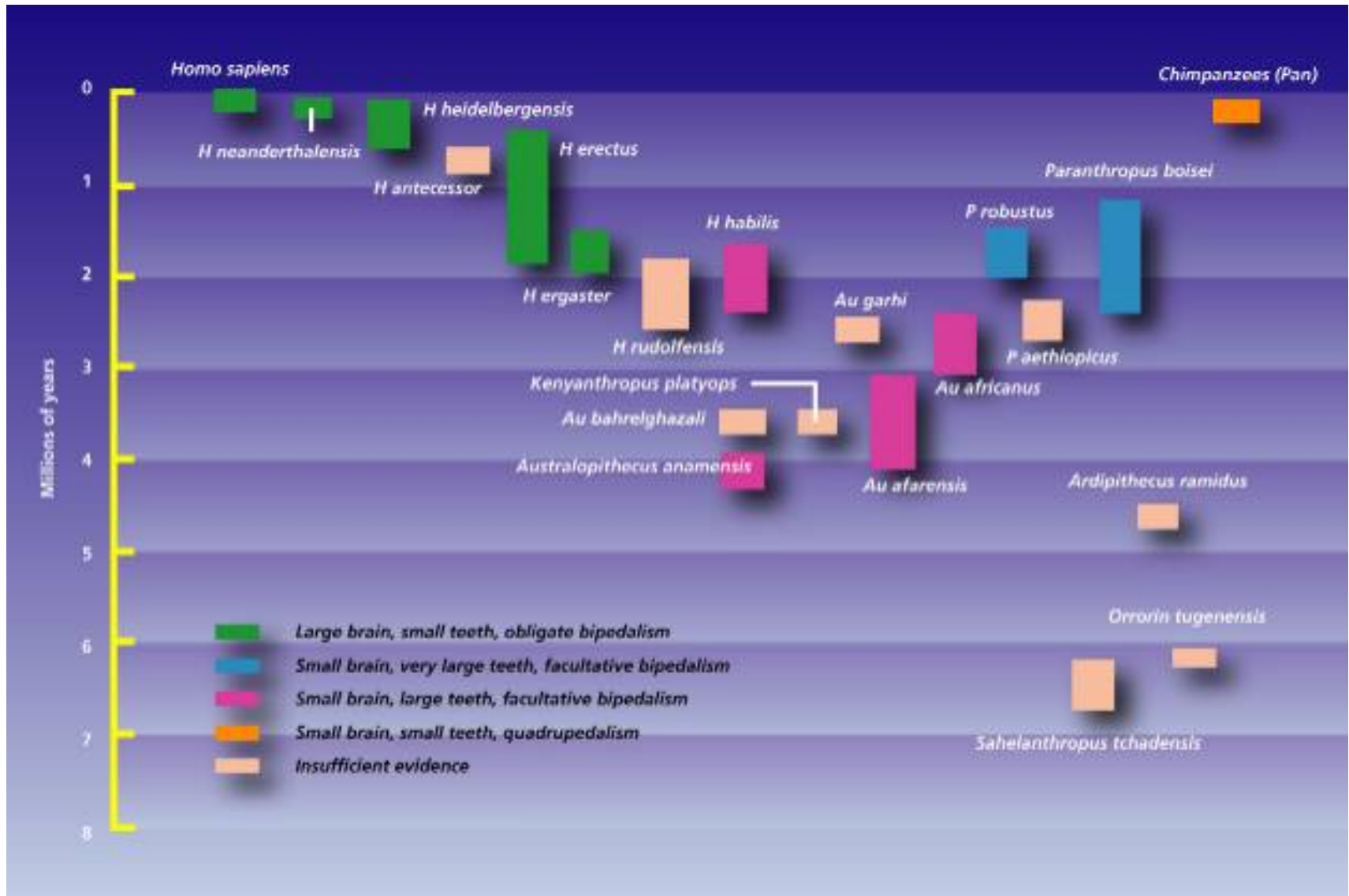


Figure 18-14. PHYLOGENY OF MESOZOIC MAMMALS. Note that there are very long gaps in the fossil record. Data from Crompton and Jenkins, 1979, modified to include subsequent discoveries.



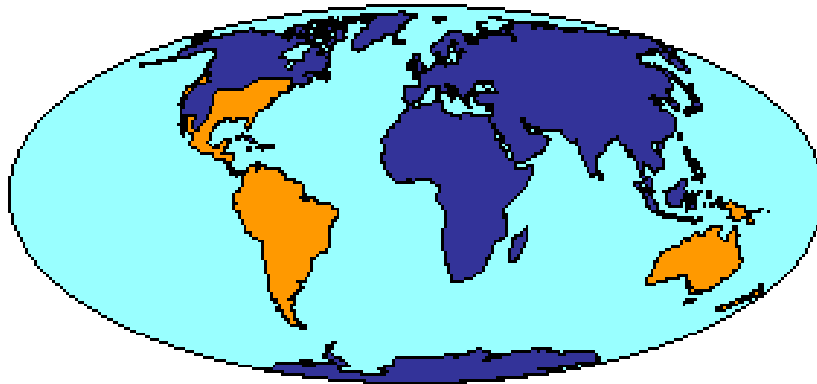
# Філогенетичні ряди: еволюція людини



<http://www.talkorigins.org/faqs/homs/species.html>

# Розселення організмів

## Розселення сумчастих



■ Distribution of marsupials today

<https://evolution.berkeley.edu/lines/IIIBgeography.shtml>



**Jurassic Period – 160 mya**



## Дивергенція Geospizinae на Галапагоських островах

Evidence of common descent,  
Wikipedia



## Dodo afternoon

Digital artwork by Daniel Eskridge

<https://fineartamerica.com/featured/dodo-afternoon-daniel-eskridge.html>

# Еволюція у нас на очах

CLIMATE CHANGE

## Evolutionary Response to Rapid Climate Change

William E. Bradshaw and Christina M. Holzapfel



**Adaptive animals.** The Yukon red squirrel (*Tamiascus hudsonicus*) (**left**), the pitcher-plant mosquito (*Wyeomyia smithii*, shown descending into its carnivorous host, *Sarracenia purpurea*) (**middle**), and the European blackcap (*Sylvia atricapilla*) (**right**) show genetically based shifts in the timing of their seasonal reproduction, dormancy, or migration during recent, rapid climate warming.



Reviewers of Ruaha National Park  
<https://www.safaribookings.com/ruaha/user-reviews>

# Ж. Б. Ламарк



Portrait de Jean-Baptiste Lamarck, dans la Galerie des naturalistes de Jules Pizzetta, 1893  
// Lamarck, Wikipedia

Поступова зміна організмів із покоління в покоління, спрямована й закономірна. Немає ні таксонів (це лише зручні абстракції), ні вимирань (є лише поступове перетворення форм).

Причини зміни:

- Внутрішнє прагнення до прогресу. Спрямування еволюції в цілому – градація. Критерій прогресу – фактично схожість із будовою людини.
- Вплив середовища, унаслідок котрого видозмінюються форми, що виникли в процесі градації. Прямий: усі організми, особливо рослини. Непрямий (вправління та невправління органів) – вищі організми.

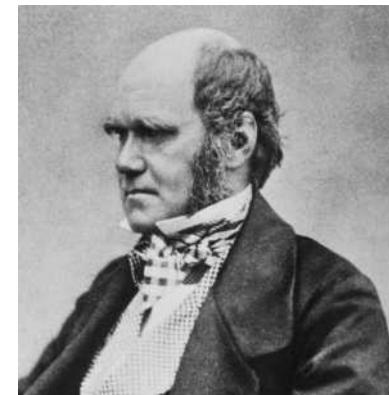


Фото: І. А. Єгорченко



Фото: І. А. Єгорченко

## Ч. Дарвин



Charles Darwin, 1854  
Photo: H. Maul & J. Fox // Darwin, Wikipedia

Мінливість усіх організмів. У будь-якій групі деякі зміни однозначно детерміновані середовищем (*визначена мінливість*), деякі випадкові й неспрямовані (*невизначена мінливість*). Частина змін успадковується, частина – не успадковується. Деякі зміни корисні, деякі шкідливі, деякі індиферентні.

Організми змагаються між собою за ресурси (*боротьба за існування*).

Якщо ознака сприяє успіхові в боротьбі за існування, то частка його носіїв у кожному новому поколінні зростає (*природний добір*). Принцип добору не поширюється на неспадкові та індиферентні ознаки.

Таксономічна ієрархія – результат дивергенції, що відбувається в процесі пристосування до різних середовищ та вимирання проміжних форм.

Еволюційний прогрес – побічний та необов'язковий наслідок пристосувальної еволюції.

# Класифікація еволюційних концепцій

- *За уявленням про рушійні сили еволюції*
  - Телеогенез (фіналізм): еволюція є реалізацією певної програми розвитку
  - Фізіогенез та кінетогенез: еволюція, детермінована впливом середовища
  - Мутаціонізм та близькі концепції: еволюція, детермінована неспрямованими мутаціями
  - Селекціонізм: еволюція на основі добору випадкових мутацій
- *За уявленням про темпи еволюції*
  - Градуалізм: повільна, поступова еволюція
  - Сальтаціонізм (пунктуалізм): швидкі зміни та стазис, детерміновані різними чинниками
- *За уявленням про джерело змін*
  - Автогенез: внутрішні чинники
  - Ектогенез: зовнішні чинники

# Концепції телеогенезу

- Еволюція – закономірний, а не стохастичний процес (Л. Кено, Л. С. Берг). Добір – лише другорядний чинник.
- Напрямок еволюційних змін наперед визначений (Л. С. Берг, Д. Н. Соболев, О. Шіндевольф). Еволюцію можна розглядати як реалізацію певної (найчастіше – іманентної) програми розвитку.
- Тотожність закономірностей еволюції та онтогенезу (Л. С. Берг, А. Вандель).
- Схожість еволюційного процесу та людської творчості (А. Бергсон); можливість спіритуалістичної інтерпретації (П. Тейяр де Шарден).
- Можливість швидких еволюційних перетворень (сальтаціонізм) – визнана більшістю прихильників цих концепцій.

# Концепції фізіогенезу та кінетогенезу (“*механоламаркізм*”)

- Еволюцію детерміновано впливом зовнішнього середовища – прямим (*фізіогенез*) або непрямим, через вправляння/невправляння органів (*кінетогенез*).
- Адекватність змін організму змінам у середовищі (аналогія з фізіологічними реакціями).
- Класичні концепції (Г. Спенсер, П. Каммерер) не витримали критики з боку генетиків. Сучасні спроби відродити їх – на основі деяких нових даних (зворотна транскрипція, пріони, епігенетичні механізми тощо).



# Мутаціонізм та схожі концепції

- Мутаціонізм (Г. де Фриз)
- Гібридогенез (У. Бетсон).
- Окремі версії мутаціонізму майже для всіх форм мутаційної мінливості.
- Теорія “перспективних монстрів” (Р. Гольдшмідт): сальтаціонізм без телеогенезу. Теорія уривчастої рівноваги (С. Гулд, Н. Елдрідж, С. Стенлі).
- Теорія нейтралізму (М. Кімура)

# Теорія еволюції шляхом природного добору (дарвінізм)

- Кілька класичних (А. Воллес, Т. Хакслі, Е. Геккель, А. Вайсман) та сучасних версій.
- Найбільш розроблена – *синтетична теорія еволюції*: синтез класичного дарвінізму з даними генетики (Р. Фішер, Д. Б. С. Холдейн, С. Райт, С. С. Четвериков, Т. Г. Добржанський та ін.). Процес еволюції проінтерпретовано як трансформації популяційних генофондів внаслідок випадкових мутацій, природного добору та генетичного дрейфу. Узгодження концепцій сучасного синтезу з даними біології розвитку та порівняльної анатомії (Дж. Хакслі, І. І. Шмальгаузен, К. Ваддингтон); палеонтології (Дж. Г. Сімпсон); таксономії (Дж. Г. Сімпсон, Е. Майр).
- Пізніше – широке застосування даних молекулярної біології та складного математичного апарату (теорія імовірностей, теорія ігор).

# NOTHING IN BIOLOGY MAKES SENSE EXCEPT IN THE LIGHT OF EVOLUTION.

