

# ЗМІСТ

ВСТУП .....	7
-------------	---

## Частина I

### МІКРОЕВОЛЮЦІЯ

<b>Розділ 1. Історія розвитку синтетичної теорії еволюції .....</b>	<b>13</b>
<b>Розділ 2. Популяція як елементарна еволюційна одиниця .....</b>	<b>17</b>
2.1. Поняття популяції .....	17
2.2. Основні характеристики популяції .....	19
<b>Розділ 3. Елементарний еволюційний матеріал .....</b>	<b>35</b>
3.1. Мінливість як основа еволюційних змін .....	35
3.2. Мутації як елементарний еволюційний матеріал .....	39
3.3. Характеристика мутацій .....	43
3.4. Насиченість мутаціями природних популяцій .....	46
<b>Розділ 4. Мутаційний процес як елементарний еволюційний фактор .....</b>	<b>50</b>
4.1. Вимоги до елементарних еволюційних факторів .....	50
4.2. Мутаційний процес .....	51
4.3. Перегини редукціонізму .....	54
<b>Розділ 5. Популяційні хвилі .....</b>	<b>58</b>
5.1. Динаміка чисельності популяцій та її причини .....	58
5.2. Еволюційне значення популяційних хвиль .....	61
5.3. Типи популяційних хвиль та їх характеристика .....	63
<b>Розділ 6. Ізоляція .....</b>	<b>70</b>
6.1. Еволюційне значення ізоляції .....	70
6.2. Типи ізоляції .....	72
<b>Розділ 7. Природний добір .....</b>	<b>83</b>
7.1. Боротьба за існування .....	83
7.2. Зміст та біологічне значення природного добору .....	90
7.3. Форми природного добору .....	94
<b>Розділ 8. Адаптація як біологічне явище .....</b>	<b>110</b>
8.1. Зміст і біологічне значення адаптації .....	110
8.2. Пристосувальне значення властивостей організмів .....	112

8.3. Пристосування як невід'ємна риса організації життя .....	132
8.4. Шляхи формування адаптацій .....	135
<b>Розділ 9. Вид як одна з головних форм організації життя .....</b>	<b>139</b>
9.1. Історія розвитку поняття “вид” .....	139
9.2. Сучасні уявлення про вид .....	142
9.3. Сучасні проблеми виду .....	147
<b>Розділ 10. Видоутворення як основне явище еволюційного процесу .....</b>	<b>151</b>
10.1. Зміст видоутворення .....	151
10.2. Алопатричне видоутворення .....	153
10.3. Симпатричне видоутворення .....	157
10.4. Інші форми видоутворення .....	160
Тест-контроль .....	162
<i>Список рекомендованої літератури .....</i>	<i>165</i>

## Частина II МАКРОЕВОЛЮЦІЯ

<b>Розділ 11. Засоби перетворення органів та функцій .....</b>	<b>169</b>
11.1. Передумови еволюції органів та функцій .....	169
11.2. Модуси органогенезу .....	172
11.3. Субституція, або заміщення органів та функцій .....	178
11.4. Гетеробатмія і компенсація .....	179
<b>Розділ 12. Еволюція онтогенезу .....</b>	<b>182</b>
12.1. Особливості онтогенезу в різних систематичних групах .....	183
12.2. Цілісність та стійкість онтогенезу .....	188
12.3. Ембріонізація онтогенезу .....	193
12.4. Автономізація онтогенезу .....	196
12.5. Співвідношення онтогенезу та філогенезу .....	200
<b>Розділ 13. Особливості здійснення філогенезу .....</b>	<b>205</b>
13.1. Форми філогенезу різних груп .....	205
13.2. Напрямки філогенезу .....	213
13.3. Правила еволюції груп .....	217
13.4. Темпи еволюції груп .....	220
<b>Розділ 14. Прогресивна еволюція .....</b>	<b>224</b>
14.1. Проблеми, пов’язані з визначенням прогресу .....	224
14.2. Необмежений прогрес .....	228
14.3. Біологічний прогрес .....	230
14.4. Біотехнічна та групова форми прогресу .....	233
14.5. Взаємозв’язок різних напрямків прогресу .....	237
14.6. Уявлення про спеціалізацію та регресивну еволюцію .....	241
<b>Розділ 15. Мегаеволюція .....</b>	<b>245</b>
15.1. Концепція екосистеми .....	245

15.2. Екологічна сукcesія .....	248
15.3. Біосфера як глобальна екосистема .....	251
15.4. Уявлення про еволюційну екологію .....	255
15.5. Еволюція острівних екосистем .....	258
<b>Розділ 16. Сучасні проблеми еволюції .....</b>	<b>261</b>
16.1. Постановка питання .....	261
16.2. Генетичні основи здійснення еволюційних перетворень .....	263
16.3. Монофілія та поліфілія в еволюції .....	264
16.4. Проблеми спрямованої еволюції .....	267
16.5. Мікро-, макро- та мегаеволюція .....	271
16.6. Еволюція еволюційних механізмів .....	273
16.7. Проблеми дискретності та безперервності .....	275
<i>Тест-контроль .....</i>	<i>279</i>
<i>Список рекомендованої літератури .....</i>	<i>282</i>

**Ч а с т и н а III**  
**ШЛЯХИ РОЗВИТКУ ЖИТТЯ**

<b>Розділ 17. Геохронологія .....</b>	<b>287</b>
17.1. Методи визначення геологічного віку .....	287
17.2. Теорії походження життя .....	289
17.3. Геохронологія життя .....	294
<b>Розділ 18. Розвиток нижчих організмів .....</b>	<b>307</b>
18.1. Уявлення про добіологічну еволюцію .....	307
18.2. Типи живлення .....	311
18.3. Три ароморфози протерозою .....	313
18.4. Віруси та їх місце в еволюції життя .....	318
<b>Розділ 19. Основні напрямки розвитку живих організмів .....</b>	<b>320</b>
19.1. Основні моменти розвитку рослин .....	320
19.2. Вихід рослин на суходіл .....	322
19.3. Мохоподібні як тупикова гілка вищих рослин .....	328
19.4. Виникнення насінини як етап еволюції вищих рослин .....	329
19.5. Квіткові як вершина еволюції вищих рослин .....	331
<b>Розділ 20. Основні етапи розвитку багатоклітинних тварин .....</b>	<b>336</b>
20.1. Перші представники та найважливіші напрямки еволюції багатоклітинних .....	336
20.2. Ускладнення будови тіла тварин як необхідний етап їх еволюції .....	338
20.3. Перехід до паразитизму .....	341
20.4. Розвиток порожнини тіла .....	344
20.5. Походження вторинноротових .....	349
20.6. Існування у водному середовищі .....	353
20.7. Вихід хребетних на суходіл .....	354
20.8. Прогресивний розвиток суходільних рис .....	357

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

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

Жак Моно

## ВСТУП

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

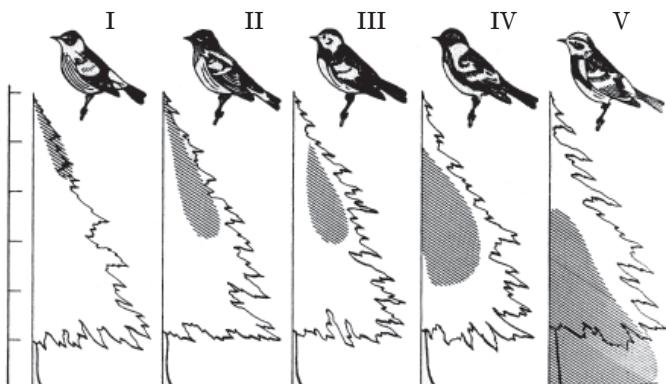
рекомендації стосовно змісту посібника; доц., кандидату філол. наук В.Д. Семиряк за редактування тексту; доц., кандидату біол. наук О.В. Дубовій за допомогу в роботі над текстом; О.В. Карнаухову за виконання оригінальних рисунків; Д.О. Фролову, А.В. Бунчуку та Н.М. Бунчук за надання технічної та організаційної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

*Час ти на I*

## МІКРОЕВОЛЮЦІЯ

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

*C. Ono*



---

---

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

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

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

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

## Історія розвитку синтетичної теорії еволюції

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

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

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

**A. Моністичні** (спираються на дію одного фактора).

1. Екзогенні (безпосередня детермінація середовищем):
  - а) випадкові зміни (дія випромінювання тощо);
  - б) пристосувальні зміни.
2. Ендогенні (детерміновані внутрішніми причинами):
  - а) цілеспрямовані (ортогенез);
  - б) вольові (справжній ламаркізм);
  - в) мутаційні обмеження;
  - г) епігенетичні обмеження.
3. Випадкові спонтанні мутації.
4. Природний добір.

**B. Синтетичні** (спираються на дію багатьох факторів).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

---

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

---

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

### **Думки вголос**

---

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

**Навчальне видання**

**Корж Олександр Павлович**

**Основи еволюції**

**Навчальний посібник**

На обкладинці використаний рисунок Е. Геккеля

Директор видавництва Р.В. Кочубей

Головний редактор В.І. Кочубей

Технічний редактор Н.Ю. Курносова

Дизайн обкладинки і макет В.Б. Гайдабрус

Комп'ютерна верстка Д.І. Іовенко

ТОВ «ВТД «Університетська книга»

40030, м. Суми, вул. Кірова, 27, 5-й пов.

E-mail: publish@book.sumy.ua

Відділ реалізації

Тел./факс: (0542) 21-26-12, 21-11-25

E-mail: info@book.sumy.ua

Підписано до друку 09.08.06.

Формат 60x90  $\frac{1}{16}$ . Папір офсетний. Гарнітура Скулбук.

Друк офсетний. Ум. друк. арк. 23,81. Обл.-вид. арк. 22,86.

Тираж 1000 прим. Замовлення № 2568

Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи  
до Державного реєстру видавців, виготовників і розповсюджувачів  
видавничої продукції ДК № 489 від 18.06.2001

Надруковано відповідно до якості наданих діапозитивів

у друкарні «Торнадо»

Україна, 61045, м. Харків, вул. Отакара Яроша, 18