**Лекція 6**

(для самостійного вивчення)

**«Засоби перетворення органів та функцій»**

***Передумови еволюції органів та функцій***

Оскільки органи та функції, що виконуються ними, є невід’ємними, їх еволюціонування відбувається паралельно. Не можна ставити питання – що саме змінюється першим – орган чи функція, оскільки це відбувається водночас. Однією з загальновизнаних властивостей органів майже без виключення є їх мультифункціональність. Тобто, визнається, що жодний орган не може виконувати лише одну функцію (бути монофункціональним) – нові, інколи навіть непередбачувані функції відкриваються при подальших дослідженнях. Зрозуміло, що різні органи певною мірою відрізняються за своїми функціональними можливостями, що найбільш наочно прослідковується на рецепторах, специфічних до певних подразників.

Виявляється, що інколи навіть вузькоспеціалізовані органи виконують цілу низку функцій. Так, будь-який орган рослин крім своїх основних функцій може виконувати й інші – листок крім фотосинтезу та транспірації може бути органом запасання поживних речовин та води, вегетативного розмноження, виведення шкідливих речовин тощо. Це може стосуватись навіть тканин – провідні тканини в рослин виконують також й опорну функцію, епітелій з продихами, крім захисту від висихання та несприятливої дії сонячного проміння, вітру, допомагає регулювати випаровування вологи (транспірація) та газообмін.

Подібні явища мультифункціональності властиві й органам тварин, а найуніверсальнішим органом можна визнати руку людини, якій властива надзвичайна кількість функцій. Так само мультифункціональність властива й внутрішнім органам – навіть рудиментарні органи відіграють певну роль у функціонуванні організму (апендикс, що втратив функцію травлення, залишається одним з органів, що відповідає за імунні реакції організму).

Пояснювати подібне явище слід тим, що вихідно одноклітинні організми виконували всі життєво необхідні функції. Так само, до процесу диференціювання всі клітини є тотипотентними, тобто теоретично можуть виконувати майже всі функції. Імовірно, що придушення певних функцій і переважання інших внаслідок диференціювання може підпадати певному корегуванню з боку організму.

Ще однією з передумов еволюції органів та функцій слід визнати кількісні зміни функцій, тобто інтенсивність їх проявів. Це стосується як різних видів, що відрізняються одне від одного за більшістю функціональних характеристик, так і окремих організмів одного виду, оскільки неоднорідність організмів простежується і на функціональному рівні. Тобто, швидкість пересування різна не лише в різних видів (заєць, вовк, кінь тощо), але й в різних особин цих видів, що зумовлюється їх індивідуальними характеристиками.

Кількісні зміни функцій можуть бути зумовлені зміною кількості або розмірів однорідних структур, що їх виконують. Також слід враховувати, що будь-які функції організму змінюються кількісно і навіть якісно під час онтогенезу. Наочним прикладом якісних змін функцій є метаморфоз.

Таким чином, мультифункціональність органів та можливість кількісних змін функцій виступають основними передумовами еволюційних перетворень органів під час філогенезу.

***Модуси органогенезу***

Відома велика кількість способів перетворення органів та функцій (модуси органогенезу), з яких можна виділити кілька найважливіших.

*Посилення головної функції* вважається одним з найпоширеніших способів їх перетворення. У багатьох багатоклітинних організмів прогресивні зрушення здійснюються саме цим шляхом, при чому посилення функції у нащадків супроводжується певними перебудовами структури органа. Досягатись воно може як шляхом зміни будови органа, так і збільшенням кількості однорідних компонентів. Так інтенсифікація роботи серця у хребетних тварин відбувається в першу чергу шляхом перебудови структури останнього, що дозволяє повністю поділити кола кровообігу у ссавців та птахів. При чому, птахам властиве значне зростання кількості м’язових волокон у серцевій м’язі через надзвичайно інтенсивну її роботу. Так само розвиток м’язів крил птахів супроводжується не лише зростанням їх біомаси, але й перебудовою грудної клітки з утворенням кілю, який покращує прикріплення та функціонування відповідних м’язів. Тобто, дуже часто в еволюції перебудова та зростання кількості компонентів відбуваються водночас. Інтенсифікація функцій може торкатися як органа в цілому, так і його окремих частин, що викликає зміну співвідношення окремих частин у нащадків. Прикладом може слугувати посилення функції бігу в копитних шляхом перебудови структури кінцівки з інтенсивним розвитком окремих пальців та редукцією інших.

*Послаблення головної функції* вважається також достатньо поширеним явищем. Це пояснюється тим, що будь-який орган, головна функція якого слабшає, підпадає редукції, а остання є дуже поширеною серед живих організмів. В той же час слід розуміти, що цей процес значно складніший і майже не відбувається самостійно. Так послаблення функції зору в підземних мешканців викликає редукцію очей. Але у більшості випадків дегенерація одного органа пов’язана з інтенсивним розвитком іншого, який функціонально замінює попередній (явище субституції, або заміщення).

На думку О.М. Сєверцова, основою для подібних перетворень є серйозні зміни умов існування певних організмів і як наслідок розвиток нових пристосувань. Лише після цього відбувається суттєва редукція зайвого органа, функцію якого на себе перебрав інший, більш прогресивний. Так приклад послабшання головної функції волосяним покривом в китоподібних слід розглядати лише поряд з активним розвитком підшкірного жиру, який і відповідає в цих тварин за процеси терморегуляції.

*Полімеризація органів* – стосується збільшення кількості однорідних органів або структур. Достатньо поширений спосіб еволюційного перетворення, який стосується в першу чергу підсилення головної (або й інших) функції. Достатньо наочно цей процес спостерігається у багатьох безхребетних тварин та рослин, де простежується повтор однорідних структур. Це може стосуватись кількості пелюсток, тичинок та інших компонентів квітки, сегментів тіла тощо. У хребетних прикладом означеного перетворення можна розглядати збільшення кількості хребців у змій тощо.

*Олігомеризація органів та концентрування функцій* – це зменшення кількості численних однорідних органів або структур, яке пов’язане з інтенсифікацією функції. Найбільш наочно цей процес спостерігається на перетвореннях нервової системи у безхребетних. Нервовий ланцюг аннелід набуває суттєвих змін у комах в першу чергу через редукцію окремих нервових вузлів, а в деяких випадках (мухи й інші високо розвинені форми) через злиття гангліїв та формування великого нервового угруповання. Шляхом злиття окремих елементів йде еволюція скелету птахів, а гомодинамними є хребці (поперек, таз, хвіст). Прикладом диференціювання, спеціалізації та випадіння частини гомологічних та гомодинамних органів можна вважати зменшення кількості пальців у копитних.

*Зменшення кількості функцій* – відбувається в першу чергу при спеціалізації певних органів чи структур, або ж при спеціалізації всього організму. Так пристосування хребетних до польоту шляхом перетворення кінцівок на крила (ящери, птахи, кажани) призводить до того, що більшість функцій, які виконувались кінцівками раніше, зникають. Дуже часто зменшення кількості функцій пов’язане з підсиленням головної функції. Так процес перетворення кінцівок у копитних тварин зменшує кількість вторинних функцій; скорочення шиї в китоподібних зменшує кількість вторинних функцій ротового апарата.

*Збільшення кількості функцій* – може відбуватись навіть без суттєвих анатомо-морфологічних змін відповідного органа. Наочним прикладом можна вважати людську руку, яка морфологічно залишаючись дуже наближеною до генералізованого плану будови кінцівки, набуває надзвичайної кількості функцій. Зростання кількості функцій може також відбуватись при збереженні головної функції органа – утворення летючок захисними покривами деякого насіння, або зябра в пластинчатозябрових молюсків, які крім функції дихання виконують й транспортувальні функції (їжі до рота), а в деяких форм – ще використовуються як виводкова сумка.

*Розділ функцій та органів* – відбувається у випадку спеціалізації гомологічних гомодинамних органів на виконанні конкретних функцій з усього колишнього спектру, що супроводжується відповідними перебудовами самих органів. Достатньо наочним прикладом можна вважати зуби ссавців. На відміну від предкових форм в ссавців залишаються лише короткі крайові ряди зубів на щелепах, які в дорослому стані формують чотири типи. Передні – різці мають просту конічну або долотоподібну форму (відкушують). За ними розташовані ікла (по одному) – великі загострені, з глибоким коренем. Передкорінні (часто – дволопасні) мають на коронці у певному ступені жуйну поверхню, та корінні беруть на себе жуйну функцію, через що набувають складної будови коронки.

*Зміна функцій* – вважається одним з основних способів еволюції органів. Здійснюється подібне еволюційне перетворення шляхом послаблення головної функції та посиленням вторинної. Основою для цього виступає принцип розширення функцій певного органа, а зміна викликає суттєвих його перебудов. Так у шлунка основною функцією на початку еволюції хребетних тварин було зберігання їжі до того часу, доки її не зможе прийняти кишечник, та її часткова фізична обробка (акулові риби). В подальшому додається функція хімічної обробки їжі за допомогою травних ферментів, яка у вищих хребетних набуває головного значення. В той же час у птахів нижня частина шлунка навпаки перетворюється на м’язовий орган з твердими внутрішніми покривами, основною функцією якого є фізична обробка їжі (можемо казати про ще одну зміну функцій). Велику кількість прикладів надають рослини (утворення пелюсток та чашолистиків з листків, клубні, коренеплоди тощо).

Відомі й інші шляхи перетворення органів та функцій, наприклад фіксація фаз, яка полягає в закріпленні певного етапу виконання певної функції для її посилення (прикладом може бути формування пальцеходячих тварин). Але навіть наведені вище способи перетворень багато в чому взаємозалежні та взаємопов’язані. Тому немає сенсу виділяти безмежну кількість принципів, а слід підходити індивідуально при дослідженні філогенезу певних біологічних форм.

***Субституція, або заміщення органів та функцій***

Н. Клейнберг (1886) запропонував принцип субституції органів, коли орган предків заміщується у нащадків на новий, який розташований на тому ж місці і виконує ту саму функцію, а попередній орган редукується. Прикладом подібних еволюційних перетворень може бути заміщення хорди хрящовими або кісними хребцями.

Д.М. Федотов у 1925 році встановив принцип фізіологічної субституції, коли функція певного органа предків заміщається аналогічною функцією потомків, але орган, що її виконує, має іншу будову та інше місце розташування. Органи предків та їх функції редукуються, а нова функція лише подібна на попередню. Прикладом подібної субституції можна вважати розвиток легенів у наземних хребетних тварин, які функціонально замінили зябра риб.

О.М. Сєверцов запропонував принцип субституції функцій, який полягає в тому, що відбувається не лише зміна місця розташування, будови органа, але змінюється певним чином і сама функція. Так, редукція кінцівок у змій пов’язана з тим, що функція ходіння та бігу змінюється в них на функцію повзання.

На думку О.М. Сєверцова, в основі редукції та дегенерації органів полягає принцип субституції функцій. Причиною редукції є завжди будь-яка суттєва зміна умов існування предкових форм, що викликає необхідність адаптивних змін певних органів. якщо у потомків розвивається новий орган з новою функцією, більш придатною до нових умов, відбувається заміщення. Тому первинним є процес розвитку нових пристосувань, а не редукція (постадаптивний шлях формування пристосувань). Внаслідок подібних перетворень функція деяких органів або їх частин і навіть їх саме існування стає безглуздим, через що й відбувається їх дегенерація.

***Гетеробатмія та компенсація***

В організмі існують системи органів, які функціонально пов’язані між собою відносно слабо (рушійна та травна системи в тварин, корені та квітка в рослин тощо). Для нормального існування організму немає потреби чіткої відповідності рівня розвитку однієї системи іншій, з якою немає прямого функціонального зв’язку. Так, у людини спостерігається надзвичайний розвиток нервової системи (в першу чергу – ЦНС) при тому, що зубна та травна системи залишаються майже без змін порівняно з предковими не спеціалізованими формами (людина залишається всеїдною). Більше того – органи чуття в людини розвинені дуже погано порівняно з іншими ссавцями, більшість органів неспеціалізована, що не заважає загальному прогресивному розвитку людства.

Подібне явище неоднакових темпів еволюціонування різних частин організму набуло назви гетеробатмія, або мозаїчність розвитку. Засновником теорії мозаїчного розвитку був Вільгельм Ру – учень Ернста Геккеля. Чим тісніший функціональний зв’язок між окремими органами, тим ближчий рівень їх розвитку. Вважається, що максимальна мозаїчність в розвитку окремих систем властива найпримітивнішим представникам великих систематичних угруповань. З подальшою спеціалізацією організма спостерігається певне вирівнювання ступня розвитку його частин (до певної міри).

Ще одне явище, яке стосується взаємопов’язаних органів та систем органів, є компенсація. Однаковий функціональний результат може досягатись шляхом застосування різних анатомо-морфологічних пристосувань. Так у гризунів процес травлення може призводити до активної спеціалізації травного тракту і майже не торкатись зубної системи. Той самий ефект може досягатись шляхом активного розвитку зубної системи при збереженні кишкової трубки без особливих змін. В цьому випадку надлишковий розвиток одного компоненту взаємопов’язаних органів компенсується недорозвиненням іншого.

Можна розрізняти медичну компенсацію, коли функцію втраченого органа або його частини беруть на себе інші органи (розростання однієї нирки при втраті іншої, збільшення розмірів печінки, шлунку при вирізанні їх частини тощо). Подібна компенсація не має еволюційного значення, оскільки вона стосується лише одного конкретного організма. Еволюційна компенсація простежується на всіх представниках певної систематичної групи, торкаючись взаємозалежного розвитку функціонально пов’язаних органів. Слід розуміти, що деякі явища можуть мати різне тлумачення. Так дегенерація волосяного покриву в китоподібних супроводжується активним розвитком підшкірного жиру, що може розглядатися як субституція, або як у деякій мірі компенсація.