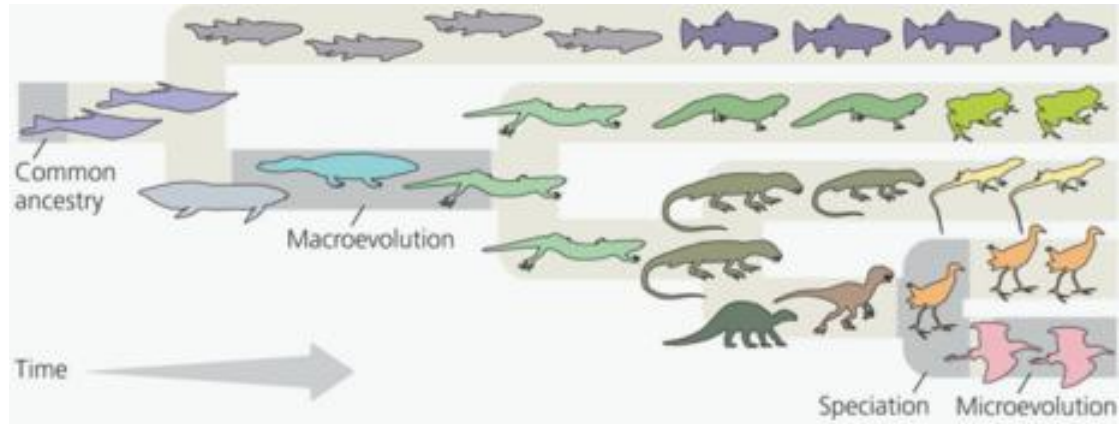


# Макроеволюція

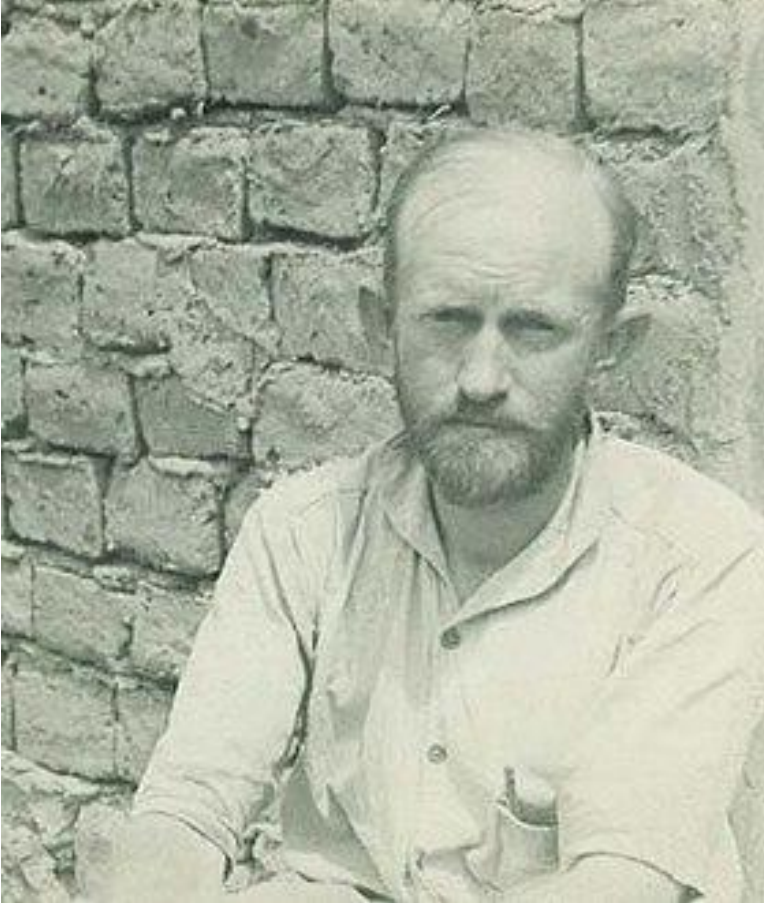
Змістовий модуль 3

## Макроеволюція



**Макроеволюція** – це надвидова еволюція, процес утворення з видів нових родів, із родів – нових родин тощо. Вона відбувається в історично тривалі проміжки часу й недоступна безпосередньому вивченню.

## Способи макроеволюції

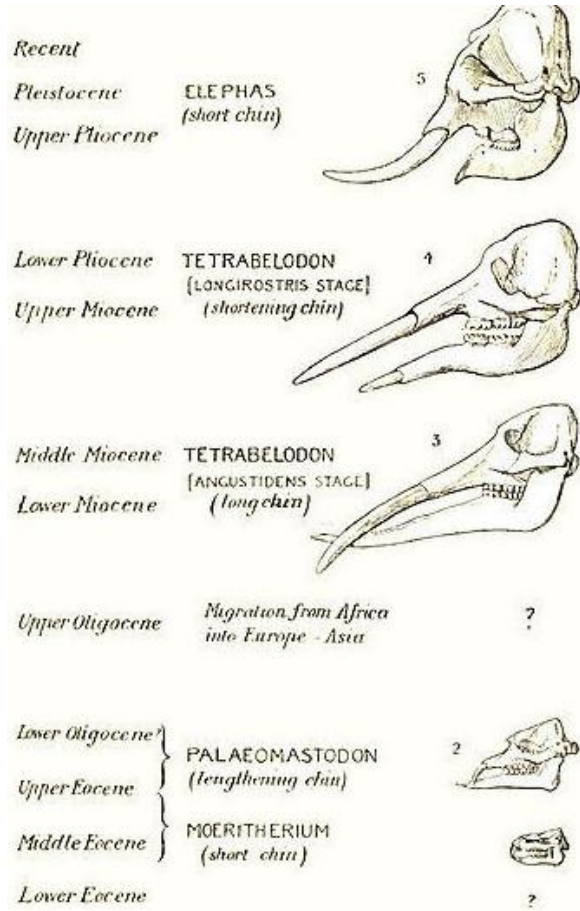


**Філетична еволюція**, еволюція організмів, що характеризується поступовою однонаправленою зміною всього угруповання, що еволюціонує (тобто без дивергенції).

Автор терміну американський палеонтолог Дж. Сімпсон протиставляв філетичну еволюцію «видоутворенню» як дивергентному виникненню двох або більше дочірніх видів від одного початкового.

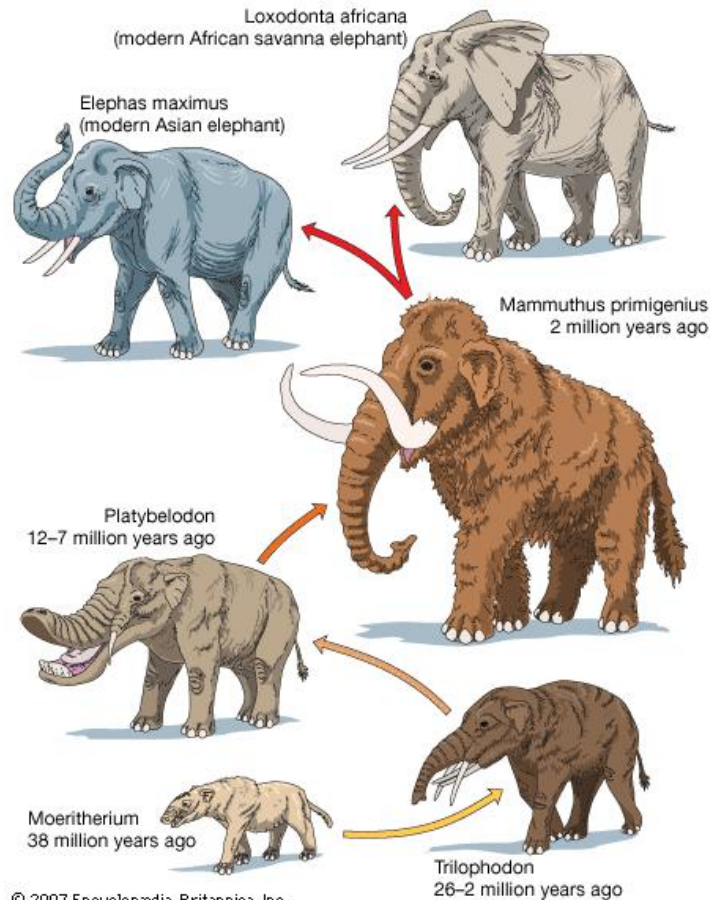
Проте, згідно з сучасними уявленнями, видоутворення відбувається і при філетичній еволюції, але новий вигляд утворюється послідовно в часі.

Філетична еволюція зазвичай характеризується помірними або низькими темпами (див. Темпи еволюції .) і виявляється при вивченні еволюції надвидових таксонов.

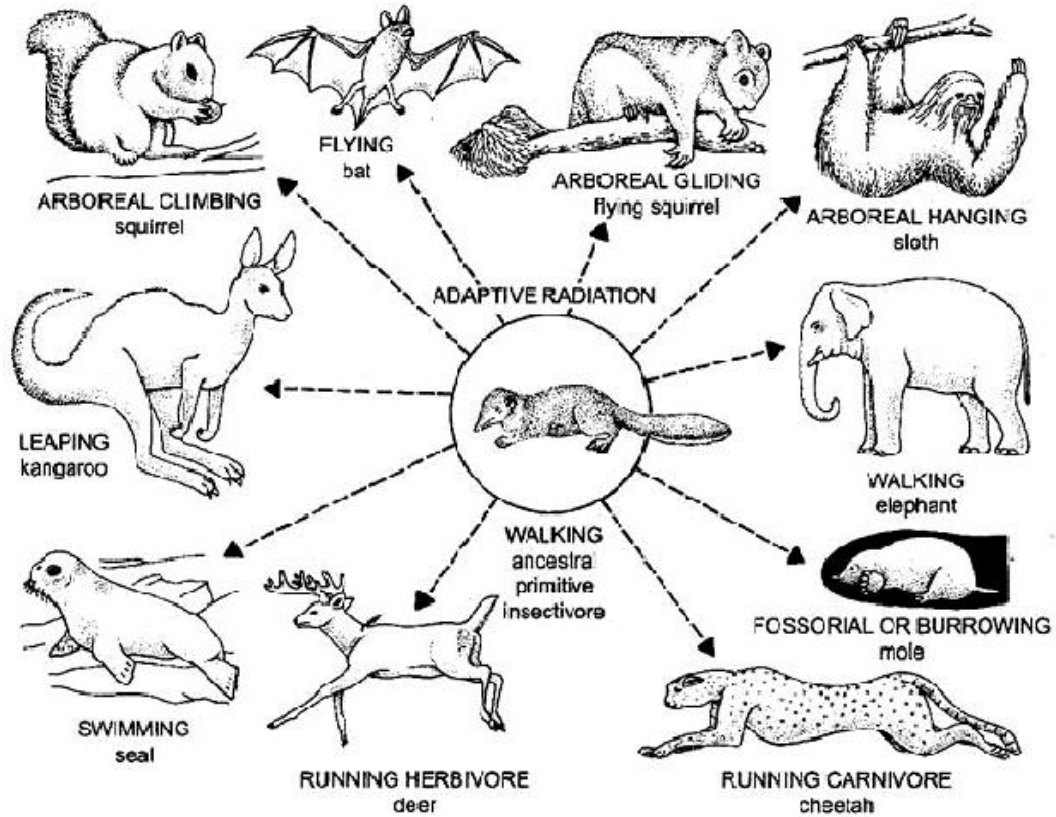


Прикладом філетичної еволюції можна вважати історію розвитку слонів, які розвивалися як вузько-спеціалізовані форми.

Найцікавішими змінами слід вважати перетворення зубної системи, у якій друга пара різців набуває гіпертрофічного розвитку і формує врешті-решт бивні. Поступове скорочення щелепи та ускладнення структури жуйних зубів до лофодонтного типу - великі за розмірами жуйної поверхні з наявністю багатьох поперечних складок в азіатського слона (*Elephas maximus*) - до 27, призвело до так званої горизонтальної зміни зубів. Вона полягає в тому, що задні зуби прорізаються лише поступово, відповідно до зношування попередніх, функціонально та морфологічно замінюючи їх. У сучасних слонів водночас нормально функціонує лише один корінний зуб з кожного боку щелепи.



Вихідною формою для слонів вважається еоценовий **меритерій** який мав майже повну зубну систему та нагадував невеликого за розмірами (до 1 м) тапіра. У **палеомастодонта** спереду залишаються лише бивні, які у верхній щелепі більші, а нижня щелепа сама є дуже видовженою; очевидно, цим формам був властивий уже досить великий хобот. У подальшому сталося розділення гілки слонів принаймні на дві групи: у **динотерій** почали переважати нижні бивні (верхні поступово редукувалися), а в **мастодонтів** та інших слонів, навпаки, розвинулися верхні. Лише в гілки, яка призвела до формування справжніх слонів, сформувався лофодонтний тип кутніх зубів. Відомі й інші приклади подібних філогенетичних рядів.

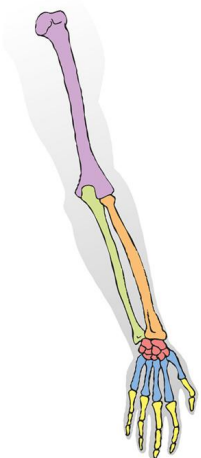


**Дивергенція** – розходження ознак і властивостей у спочатку близьких груп організмів в ході еволюції. Результат існування в різних умовах і неоднаково спрямованого природного відбору. Поняття «дивергенція» введено Чарльзом Дарвіном (1859) для пояснення походження видів тварин і рослин, їх різноманіття, виникнення розмежування між видами, обґрунтування вчення про монофілетичне походження видів від спільного кореня.

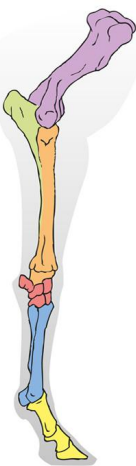
Дивергентність еволюційного процесу виводиться з фактів різноспрямованої мінливості, переважного виживання і розмноження в ряді поколінь крайніх варіантів, які в меншій мірі конкурують між собою. Дивергенція ознак під впливом природного відбору приводить до диференціації видів і їх спеціалізації.

Пізніше поняття дивергенції було доповнено **концепцією адаптивної радіації**.

human



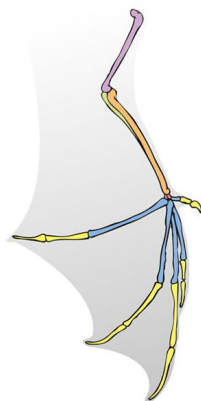
horse



dolphin



bat



**Дивергентна еволюція**, також відома як адаптивна еволюція – тип еволюції, при якому дві або більше біологічні характеристики мають загальне походження, але відхилилися протягом процесу еволюції. Ці характеристики можуть бути як помітними рисами, так і молекулярними, наприклад генами, сигнальними або метаболічними шляхами. Це один із основних типів взаємовідносин між видами або популяціями, що вивчається еволюційною біологією.

Наприклад, у метеликів родини білянок дивергенція ознак сталася в напрямку пристосування гусениць до поїдання різних кормових рослин – капусти, ріпи, брукви та інших. Серед жовтеців одні види живуть у воді, інші – в болотистих місцях, лісах або на луках. За сучасними уявленнями, дивергенція ознак виникає в результаті дизруптивного відбору, а також ізоляції, і не обов'язково пов'язана з гострою внутрішньовидовою боротьбою. До прикладу, у світі існує озеро - колишня затока, де живуть види морських риб у майже прісній воді.



### Taking Flight

To take to the air, three very different vertebrates lightened bones and transformed hands into wings.

Eastern bluebird

Pterosaur  
(extinct)

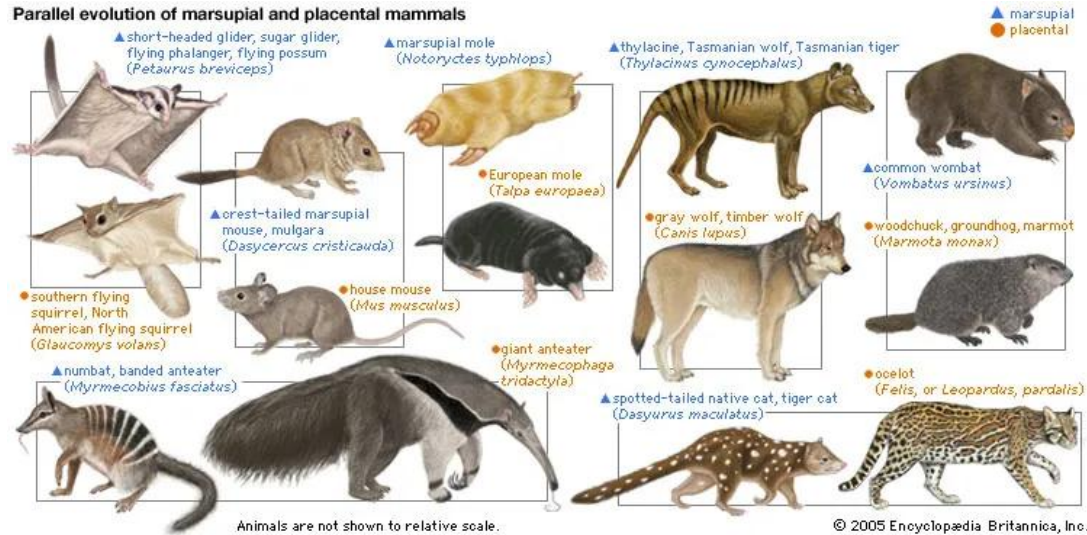
Samoan  
flying fox  
(fruitbat)

**Конвергентна еволюція, конвергенція** – еволюційний процес, що приводить до формування комплексу схожих ознак у представників неспоріднених (немонофілетичних) груп. Наслідком конвергентної еволюції є конвергентна схожість, тобто схожість організмів, заснована не на їхній спорідненості, а на близькому наборі ознак, що сформувався незалежно в різних групах. Основною причиною конвергентної еволюції вважається схожість екологічних ніш даних організмів.

Наприклад, відомим випадком конвергентної еволюції є формування схожих форм тіла у хижих акул, іхтіозаврів (дані – за викопними залишками) і дельфінів. Екологічна ніша великого рухомого водного хижака – однакова для всіх трьох груп і висуває схожі вимоги до форми тіла тварини. При цьому, проте, багато основних характеристик класів, до яких відносяться три перераховані групи, зберігаються у даних груп. Проте в іхтіозаврів і дельфінів пояс задніх кінцівок редукований.



### Parallel evolution of marsupial and placental mammals



**Паралелізм, паралельна еволюція** – незалежний розвиток подібних ознак в еволюції близькоспоріднених груп організмів. У результаті паралелізму ознаки подібності різних груп, які були набуті вторинно, начебто накладаються на їхню подібність, обумовлену спільним походженням. Так виникає особлива категорія подібності органів у різних видів – **гомологія**.

Виникнення паралелізму пов'язане зі збереженням спорідненими групами організмів певної генетичної спільності, а також подібності процесів онтогенезу та його регуляції. Паралелізм починається з дивергенції. У генофондах споріднених видів закономірно з'являються подібні (гомологічні) мутації (закон гомологічних рядів спадкової мінливості, встановлений М. І. Вавіловим). За умови дії на популяції споріднених видів подібно спрямованого природного добору зміни цих популяцій йдуть подібними шляхами, що проявляється у вигляді паралелізму.

Паралелізм широко поширений у філогенезі різних груп організмів. Ймовірно, шляхом паралелізму розвивалися пристосування до водного способу життя у трьох лініях еволюції ластоногих (моржі, вухаті та справжні тюлені). У деяких груп крилатих комах передні крила перетворилися у надкрила. У різних груп кистеперих риб розвивалися ознаки земноводних. У декількох груп звіроподібних плазунів (терапсид) розвивалися ознаки ссавців.

## Напрямки макроеволюції

**Біологічний прогрес** - зростання пристосованості організмів до навколишнього середовища (за О. М. Сєверцовим):

- збільшення чисельності;
- розширення ареалу;
- прогресивна диференціація – збільшення числа систематичних груп, що складають даний таксон.



На Землі існує щонайменше 20 квадрильонів мурах (20 мільйонів мільярдів).  
У перерахунку на вуглець їхня загальна маса сягає 12 мільйонів тонн.

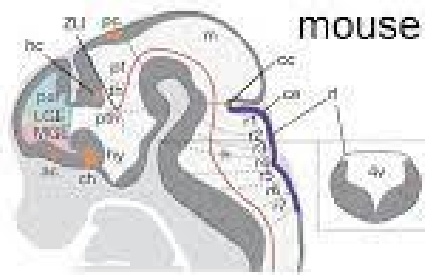
**Біологічний регрес** - зниження пристосованості до навколишнього середовища:

- зниження чисельності;
- звуження ареалу;
- поступове чи швидке зменшення видового різноманіття групи може призвести до вимирання.

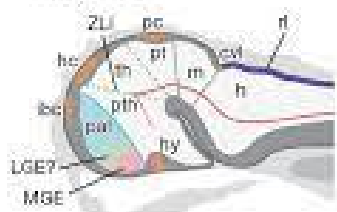


*У дикій природі 2060 особин*

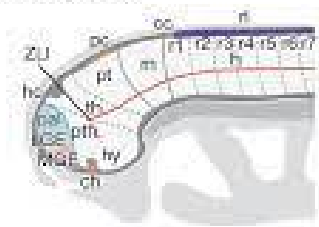
## Шляхи досягнення біологічного прогресу



hagfish



lamprey



**Ароморфоз (арогенез, морфофізіологічний прогрес)** - один із шляхів біологічного прогресу, що полягає у значному ускладненні будови організмів та підвищенні загального рівня їхньої організації. Термін запропонований Олексієм Северцовим.

Прикладом ароморфозу може бути підвищення рівня організації ссавців у порівнянні з рептиліями: наприклад поява чотирикамерного серця, збільшення функціональних можливостей мозку, розвиток потових залоз і їх похідних та інших прогресивних рис. Інший приклад – утворення квітки у покритонасінних призвело до розвитку запилення за участі комах тощо.

Ароморфоз дає змогу розширити свої адаптаційні можливості за допомогою ідіоадаптацій.

- підвищення організації;
- розвиток пристосувань широкого значення;
- розширення ареалу

## Шляхи досягнення біологічного прогресу



**Ідіоадаптація (алогенез)** - один із шляхів досягнення біологічного прогресу, що супроводжується певними змінами в будові організмів, не порушуючи загального рівня їхньої організації, є пристосуванням до конкретних умов існування. Термін запропонований Олексієм Сєверцовим. Спеціалізацію Сєверцов розглядав як окремий випадок ідіоадаптації.

Прикладами ідіоадаптації у тварин можуть служити особливості будови кінцівок (наприклад, у крота, копитних, ластоногих), особливості дзьоба (у хижих птахів, куликів, папуг), пристосування придонних риб (у скатів, камбалових), захисне забарвлення комах тощо. Прикладами ідіоадаптації у рослин можуть бути різноманітні пристосування до запилення, поширення плодів і насіння тощо.

- розвиток пристосувань вузького значення;
- розширення ареалу.

## Шляхи досягнення біологічного прогресу



**Загальна дегенерація (катагенез)** - морфологічний регрес, значне спрощення організації, пов'язане зі зникненням цілих систем, органів і функцій. Дегенерація може бути пов'язаною зокрема із переходом до паразитичного або сидячого способу життя.

За дегенерації природним шляхом усуваються органи, що втратили колишнє значення завдяки чому організм економніше витрачає ресурси. Дуже часто дегенерація спостерігається при переході видів до паразитичного або нерухомого способу життя. Прикладами є втрата коренів і листя в рослини-паразита повитиці, органів травлення у стьожкових червів, редукція хорди в асцидій. При втраті одних органів для вузької спеціалізації з'являються спеціалізовані пристосування – присоски, гачки тощо.

- різке спрощення будови та способу життя

## Докази еволюції



Порівняльно-анатомічні докази

Порівняння будови і процесів життєдіяльності. Завдяки дослідженням Т. Гекслі, К. Гегенбауера, О. О. Ковалевського та інших учених були розроблені еволюційні поняття про гомології, аналогії, рудименти, атавізми.

Гомології – це відповідність загального плану будови органів різних видів, зумовлені їхнім спільним походженням

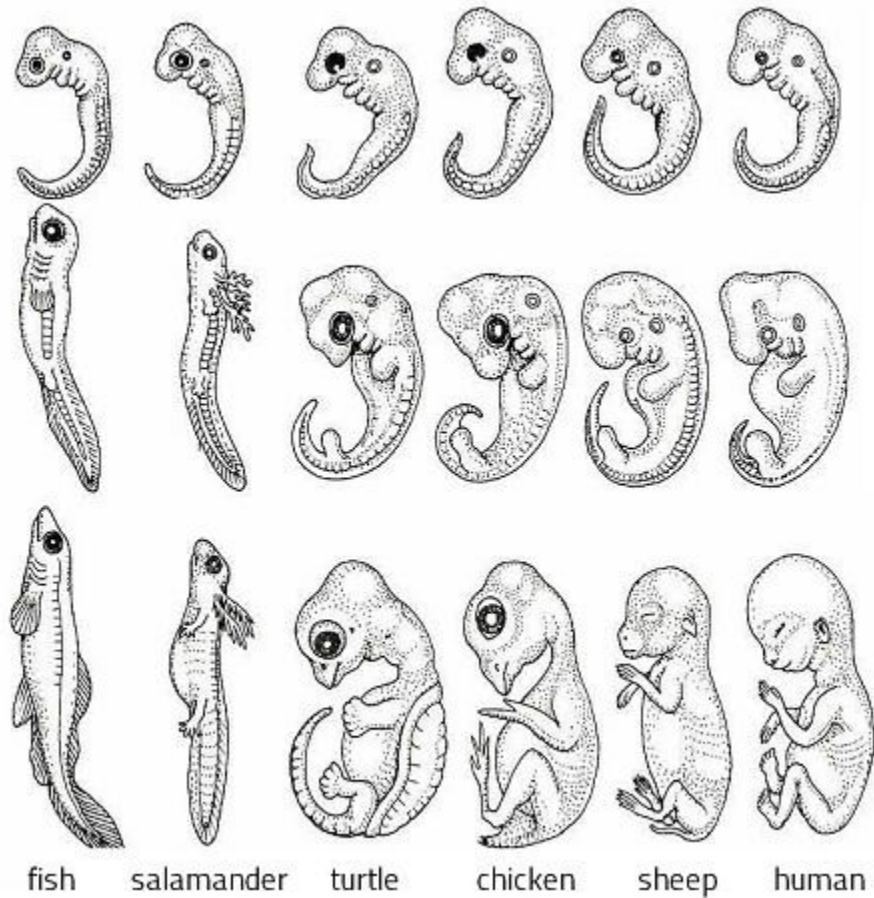
Аналогії – це зовнішня подібність видів за будовою органів, які мають різне походження, проте виконують однакові функції

Рудименти – це органи, недорозвинені чи спрощені у певних видів порівняно з подібними утворами предкових форм унаслідок втрати своїх функцій протягом філогенезу

Атавізми – прояв у окремих представників виду рис, притаманних їхнім предкам



*Довгий долонний м'яз (непостійний, є у 85% людей)*



## Ембріологічні докази

**Біогенетичний закон.** онтогенез – це коротке й швидке повторення філогенезу, або кожна особина у своєму індивідуальному розвитку (онтогенезі) повторює історію розвитку виду (філогенез), до якого вона належить (Е. Геккель, Ф. Мюллер, 1866 р.).

М. О. Сєверцов доповнив біогенетичний закон:

- в онтогенезі зазвичай повторюється будова не дорослих стадій предків, а їхніх зародків;
- в онтогенезі можуть виникати спеціальні пристосування до тих умов, у яких розвиваються зародки;
- в ембріонів можуть виникати мутації, які далі змінюють ознаки дорослої тварини.



## Сучасні еволюційні гіпотези

Важливим показником біологічного процвітання виду є оптимальна густина просторового розміщення особин кожної з його популяцій, яка зумовлена збалансованістю народжуваності та загальної смертності. Розглянемо найпопулярніші сучасні еволюційні гіпотези.

**Неокатастрофізм** - система поглядів, яка базується на факті етапності розвитку життя на Землі, тобто гіпотеза катастроф. У 1864 р. Е. Зюсс модернізував погляди Ж. Кюв'є для пояснення швидкої заміни одних комплексів викопних організмів іншими; саме його вважають засновником неокатастрофізму.

Етапність історичного розвитку живого полягає в тому, що протягом послідовних етапів геологічної історії Землі існували певні більш-менш стабільні екосистеми зі специфічними флорою та фауною, які на межах цих етапів відносно швидко (за кілька тисяч років) замінювались іншими. Об'єктивні підтвердження цього явища дає вивчення темпів вимирання одних і появи інших систематичних груп організмів різного рангу. Протягом певного, досить тривалого часу (мільйони та десятки мільйонів років) незначне вимирання одних груп врівноважується появою екологічно близьких їм інших; на межах періодів та окремих епох (епоха - геологічний підрозділ всередині періоду, наприклад рання, або нижня, середня, пізня, або верхня, крейда - крейдяний період) незбалансовані вимирання зареєстровані наприкінці попереднього, а незбалансоване швидке зростання видового різноманіття - на початку наступного періоду чи епохи.

