

Питання макроеволюції

Ярослав Данько

2021

Зміст

I	Ключові події	4
1	Виникнення життя	5
1.1	Визначення життя	7
1.2	Етапи пребіотичної еволюції	8
2	Еволюція клітини	10
2.1	“Звичайна еволюція”: погляди Кавальєр–Сміта	12
2.2	“Звичайна еволюція”: еукарії перші	15
2.3	“Химерна модель”	17
2.3.1	Гіпотеза послідовних ендосимбіозів	18
2.3.2	Ще одна модель еукаріогенезу, E ³ модель	20
2.3.3	Симбіотичне походження мітохондрій	23
2.3.4	Симбіотичне походження хлоропластів (пластид)	28
2.3.5	Вірусне походження ядра	30
2.4	Прогенота Карла Веуза	31
2.5	Прогенота + віруси	34
3	Виникнення людини	35
3.1	Вид <i>Homo sapiens</i>	37
3.2	Філогенія приматів	38
3.3	Людиноподібні	44
3.3.1	Гомініди	47
3.3.2	Гомініни: прямоходячі примати	49

3.3.3	Найдавніші гомініни	50
3.4	Людина	57
3.4.1	Найпримітивніші <i>Homo</i>	59
3.4.2	Форми, близькі до <i>Homo erectus</i>	59
3.4.3	Людина неандертальська	62
3.4.4	Людина сучасного типу	63
II Деякі узагальнення		66
4	Швидкості еволюції	67
4.1	Морфологічні швидкості	67
4.1.1	Одиниці вимірювання	68
4.1.2	Парадокс Холдейна	70
4.1.3	Внутрішня швидкість	71
4.1.4	Стазис і парадокс Холдейна	73
4.2	Таксономічні швидкості	74
4.2.1	Ідеї Дж. Г. Сімпсона	74
4.2.2	Патерн таксономічних швидкостей	78
5	Різноманітність в часі	81
5.1	Труднощі в оцінці різноманітності	81
5.2	Різноманітність типів, класів і рядів	83
5.3	Еволюційні фауни і флори	83
5.3.1	Морські еволюційні фауни	85
5.3.2	Наземні флори і фауни	88
5.3.3	Моделі глобальної диверсифікації	93
6	Вимирання	97
6.1	Фонові вимирання	97
6.1.1	Закон сталості вимирання	97
6.2	Масові вимирання	100

6.2.1	Велика п'ятірка масових вимирань	100
6.2.2	Особливості масових вимирань	101
6.2.3	Причини масових вимирань	106
6.2.4	Так що ж викликало пермський вимирання?	115
6.2.5	Причини інших вимирань	116
6.3	Значення вимирань	117
6.4	Незворотність еволюції	117

Частина I

Ключові події

Розділ 1

Виникнення життя

Я думаю, що найрашою відповіддю, яку може дати наука на питання про походження життя, є отримання шляхом еволюції *in vitro* в умовах, що могли існувати на первісній Землі, чогось, що відповідає визначенню життя. Попросту кажучи, отримати життя у пробірці. Очевидно, що це відповідь на питання “як *могло* виникнути життя?”, а не як воно насправді виникло. Дійсно, виникнення життя — подія унікальна, матеріальних слідів якої не залишилося. Тому точний хід подій встановити навряд-чи вдасться, хіба що буде доведено, що альтернатив немає; але безальтернативність тут здається фактично неймовірною.

Досягнення синтетичної біології (*synthetic biology*) змушують думати, що науковцям таки вдасться створити життя у пробірці. Завдання синтетичної біології є значно ширшими ніж відносно суто теоретичне завдання створення життя. Навіть більше, головні завдання синтетичної біології — практичні, власне конструювання нових і реконструкція старих біологічних систем для синтезу цінних хімічних речовин, медикаментів, матеріалів [4]. Але крім суто практичних синтетична біологія має і суттєві теоретичні досягнення. В теоретичній галузі вона рухається в двох напрямках: “згори–вниз” і “знизу–вгору”.

В напрямку “згори–вниз” дослідники працюють над встановленням абсолютно необхідного мінімального набору генів клітини. В напрямку “знизу–вгору” — над створенням живих систем з компонентів. На перший погляд

для нашої теми цікавим є останній, але насправді вони рухаються пліч-о-пліч.

У 1995 році стали відомі повні послідовності геному *Haemophilus influenza*, 1815 генів та *Mycoplasma genitalium*, 525 генів. Порівняння цих послідовностей виявило консервативне ядро з приблизно 250 важливих генів — значно менше за будь-який геном. У 1999 році експериментально продемонстрували, що *M. genitalium*, хоча ж має найменший геном, відомий для автономно існуючої клітини, знайденої в природі, все ж таки містить багато генів, які не мають значення для росту в лабораторних умовах. Це означає, є можливість створити мінімальну клітинку, простішу за будь-яку природну. Тепер цілі геноми можуть бути побудовані з хімічно синтезованих олігонуклеотидів і реалізовані шляхом інсталяції у сприйнятливий клітинний середовище. В такий спосіб у 2010 була створена перша клітина — *Mycoplasma mycoides* (JCV-syn1.0) — з цілком синтетичним геномом розміром 1079 Кб¹, 901 ген [9]. (Отримання цього мікроба коштувало 40 млн. долларів.) В 2016 із JCV-syn1.0 отримали JCVI-syn3.0 (531 kbp, 473 гени), рис. 1.1 [3]. JCVI-syn3.0 має час подвоєння ~ 180 хв, утворює колонії, морфологічно подібні до колоній JCVI-syn1.0, і при мікроскопічному дослідженні видається поліморфним. Але і це ще не межа мінімізації: функція 149 із 473 генів JCVI-syn3.0 є невідомою, ймовірно, часнина з них є “надлишковими”.

В цих роботах цілком синтетичною була ДНК, яку інстальювали в клітину, ДНК якої була знищена. Тобто, це ще не збірка цілої клітини з компонентів. Крім того, для спрощення і синтетичного відтворення була взята вже “готова” ДНК сучасної бактерії. Короче кажучи, ці досліди доводять, що люди вже знають достатньо, щоб маніпулювати генами і клітинами. Але це ніяк не нагадує природний процес у якому могла виникнути перша клітина. Набагато ближчим до справжньої еволюції є техніка добору у пробірці, за допомогою якої вже вдалося отримати молекули РНК, що “вміють” дуже багато, навіть копіювати себе. До цього ми ще повернемося.

¹Кбп — тисяча пар нуклеотидів, Кілобаз.

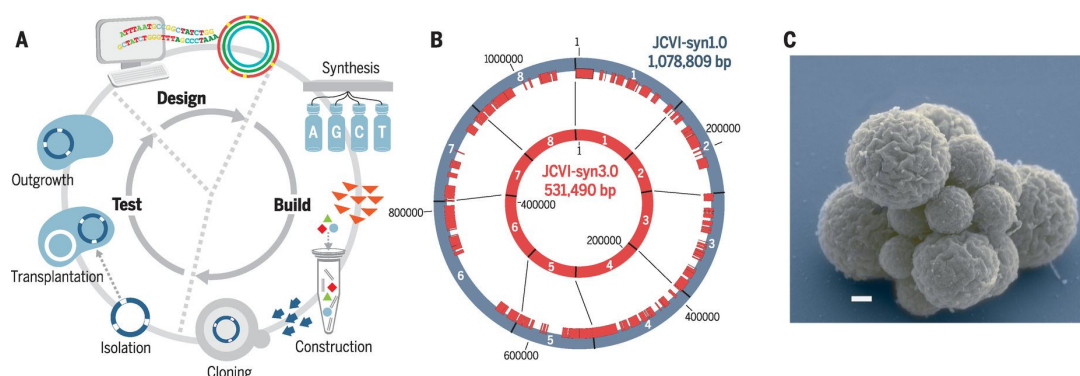


Рис. 1.1: JCVI-syn3.0 була створена за чотири цикли проектування–складання–випробування (design-build-test). (А) Цикл проектування геному, побудови шляхом синтезу та клонування дріжджів та тестування на життєздатність шляхом трансплантації геному. Після кожного циклу необхідність генів переоцінюється глобальним транспозоновим мутагенезом. (В) Порівняння JCVI-syn1.0 (зовнішнє синє коло) з JCVI-syn3.0 (внутрішнє червоне коло), показаний поділ обох геномів на вісім сегментів. Червоні смуги всередині зовнішнього кола вказують на області, які зберігаються в JCVI-syn3.0. (С) Кластер клітин JCVI-syn3.0, що показує сферичні структури різного розміру (шкала, 200 нм).

1.1. Визначення життя

Звичайно біологам не потрібно жодних визначень життя. Вони і так знають, що вони займаються вивченням живих істот. Інша ситуація виникає, коли ми хочемо зрозуміти, як відбувався перехід від неживого до живого. Ясно, що перші живі істоти були значно простішими, ніж ті, що існують тепер. Але наскільки простішими? Де власне знаходиться та границя, по один бік якої — неживе, по другий — живе?

Джойс визначив життя через здатність до еволюції: /Життя — це самопідтримувальна хімічна система що є здатною до Дарвінівської еволюції/ (self-sustaining chemical system capable of Darwinian evolution). Це визначення було визнано НАСА як робоче для пошуку життя у всесвіті [1].

Щодо “самопідтримувальності”, то йдеться по те, що це природне явище. Цікавіше інше. Визначення життя через здатність до еволюції змушує замислитися над різницею між поняттями “жива істота” і “життя”. Окрема жива істота, згідно цього визначення, не є “життя”! Бо окремий організм не є здатним до еволюції, еволюціонує лише популяція організмів, або інших сутностей, що є здатними до еволюції. Таким чином, *окрема одиниця життя не є життям* і не є системою, про яку згадується у визначенні.

Наступне питання, до якого відсилає визначення життя: що може бути окремою одиницею життя? Відповідь: щось, що утворюється на основі реплікатора. Реплікатор (термін Докінза) — це річ, здатна до не абсолютно точного копіювання. Реплікатор має не просто копіюватися з помилками, *помилки також повинні копіюватися*. Необхідність копіювання помилок є критичною. Бо, і це є суттєвим, 1) інколи помилки виявляються дуже корисними, що уможлиблює пристосування і ускладнення і, що є більш другорядним, 2) дозволяє легко відкинути контрприклад із кристалом. Так, кристал NaClO_3 можна роздрібнити і використати для росту інших кристалів хлората натрію, що певною мірою відповідає вимозі копіювання. Не всі кристали є однаковими, “помилки” при кристалізації відбуваються. Але! Ці помилки не “успадковуються”. Тому не відбувається еволюція кристалів хлората натрію у перенасиченому розчині.

Значить, відповідь на питання “як виникло життя?” можна вважати тожним питанням “як з’явилася популяція реплікаторів?”.

Ми знаємо що таке реплікатор, але не знаємо, що було першим реплікатором? На перший погляд, відповідь очевидна: молекула нуклеїнової кислоти — РНК або ДНК — бо власне вони є справжніми реплікаторами у сучасному біологічному світі. Насправді варіантів більше. Одна з можливостей: *молекули-реплікатори* іншої хімічної природи. Друга: *циклічні хімічні процеси*. Цей другий варіант є менш популярним, але його прихильники мають також гарні аргументи. Ми розглянемо обидва.

1.2. Етапи пребіотичної еволюції

Через суто хімічні процеси на древній Землі утворилися:

1. Біологічні мономери. “Біологічні” мономери і полімери в цьому контексті значить “будівельні блоки організмів”.
2. Біологічні полімери.

3. Реплікатори. Після утворення популяції реплікаторів починається дарвінівська еволюція.

Розділ 2

Еволюція клітини

Будь-яка жива клітинна істота на нашій планеті належить до однієї з трьох груп: Бактерії, Археї, Еукарії (рис. 2.1). Ці групи мають найвищий таксономічний статус: домен. Усі клітини мають багато спільних базових ознак. Але між клітинами, що належать організмам із різних доменів існують суттєві різниці як на цитологічному, так і, особливо, на молекулярному рівні. Тому можна сказати, що існує три типи клітин:

1. бактеріальні,
2. архейні,
3. еукаріотичні.

Бактеріальні і архейні клітини мають прокаріотичний тип будови на цитологічному рівні. На молекулярному ж рівні вони мають дуже суттєві відмінності; на цьому рівні архейна клітина за багатьма ознаками є ближчою до еукаріотичної ніж до бактеріальної клітини. Немає жодних сумнівів у наявності еволюційних зв'язків між доменами, але сьогодні вони виглядають досить чітко відокремленими один від одного, не відомі жодні перехідні форми між клітинми цих типів. Все ж таки, сьогодні стає досить реальним встановлення еволюційних зв'язків доменів. Але на сьогодні питання не є вирішеним остаточно і між науковцями існують суттєві розбіжності у поглядах. Ми розглянемо три варіанта відповіді на це питання. Їх можна назвати: “звичайна”, “химерна” і “кристалізаційна” моделі.

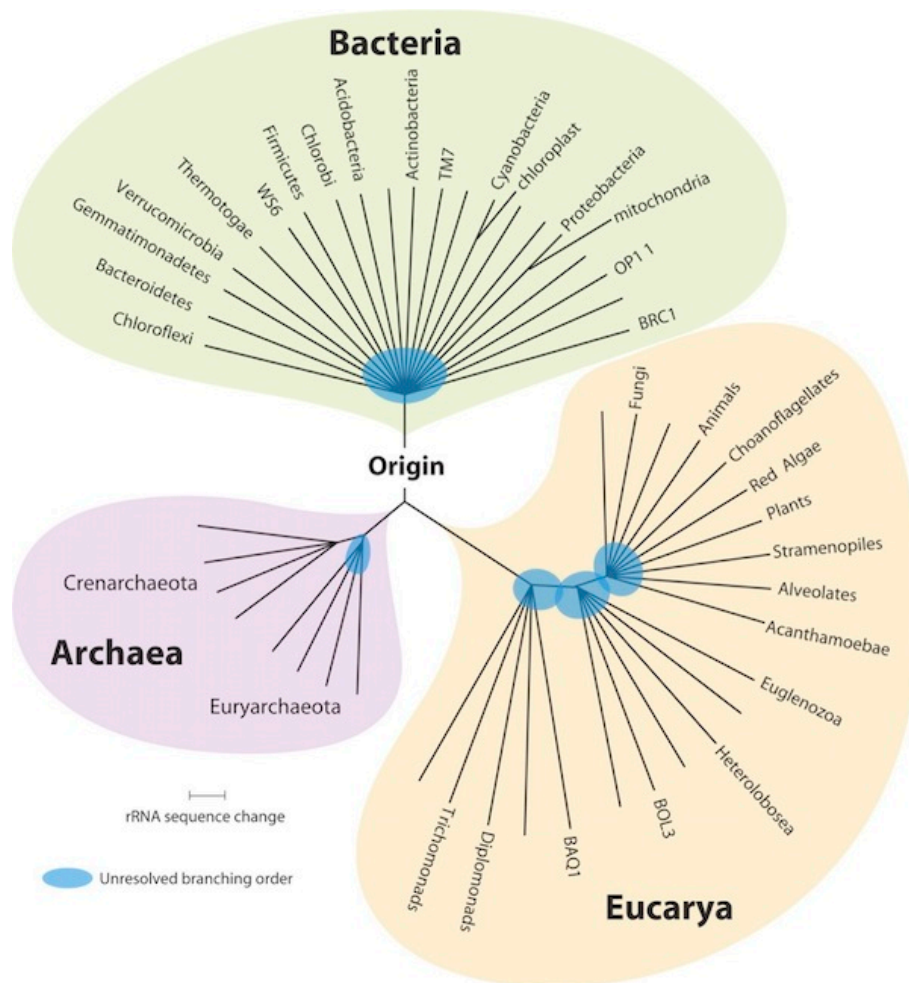


Рис. 2.1: Невкорінене дерево життя, що складається із трьох доменів. Видно, що послідовність галузень базальних (найнижчих) гілок є ще невизначеною (позначено синім)

1. “Звичайна еволюція”. Головна теза: особливості, притамані клітинам різних доменів, сформувалися завдяки звичайним еволюційним механізмам. Очевидно, що події такого масштабу важко назвати звичайними. Тим не менш, якщо не згадуються інші ніж у синтетичній теорії еволюції фактори (мутацій, потік генів, природний добір, дрейф генів), то з цієї точки механізм утворення клітин різних типів можна позначити як “звичайна еволюція”.
2. “Химерна модель”. Ця модель визнає роботу згаданих “звичайних” механізмів, але додає ще один: об’єднання клітин різних типів через інтеграцію або симбіоз або через взаємодію клітини із вірусом. Згідно цієї моделі бактеріальні і архейні клітини виникли переважно шляхом “звичайної” еволюції. Натомість еукаріотична клітина — продукт чи то *злиття* чи то *симбіозу* клітин перших двох доменів, або виникла внаслідок *інфікування вірусами*.
3. “Кристалізація з прогеноти”. Автором моделі є Карл Веуз, лющина, що відкрила поділ живого на три домени. Згідно його поглядам, Усі 3 типи клітин виникли паралельно шляхом “кристалізації” з прогеноти. По-суті Веуз нічого не додає до стандартного набору факторів еволюції. З цього боку його модель можна розглядати як варіант “звичайної” еволюційної моделі. Але ідеї Веуза є настільки своєрідними, що заслуговують на окрему позицію.

2.1. “Звичайна еволюція”: погляди Кавальєр–Сміта

Більшості здається майже очевидним, що в еволюції спочатку з’являється прокаріотична клітина, потім, шляхом її ускладнення, – еукаріотична. Архейну ж клітину можна розглядати або як проміжний крок, або як приклад еволюційного паралелізму (я маю на увазі спільні риси архейної і еукаріотичної клітин).

Головна відмінність еукаріотичної клітини від прокаріотичної — як на-

тякають самі ці терміни — наявність сформованого ядра. Виявилося, що деякі прокариоти мають щось, що його дуже нагадує. Власне, у *Gemmata obscuriglobus*, грамнегативної бактерії з типу Планктоміцетів нуклеоїд оточений подвійною мембраною. Більш того, ця мембранна оболонка містить пори, що нагадують такі у еукаріотів [10]! Тому немає нічого неймовірного у перетворенні прокариотичної клітини на еукаріотичну шляхом “звичайної” еволюції.

Ми розглянемо погляди видатного знавця цієї теми — Томаса Кавальєр-Сміта (рис. 2.2). Слід зазначити, що цей автор використовує багато власних термінів, а його погляди в жодному разі не можна вважати загальновизнаними.

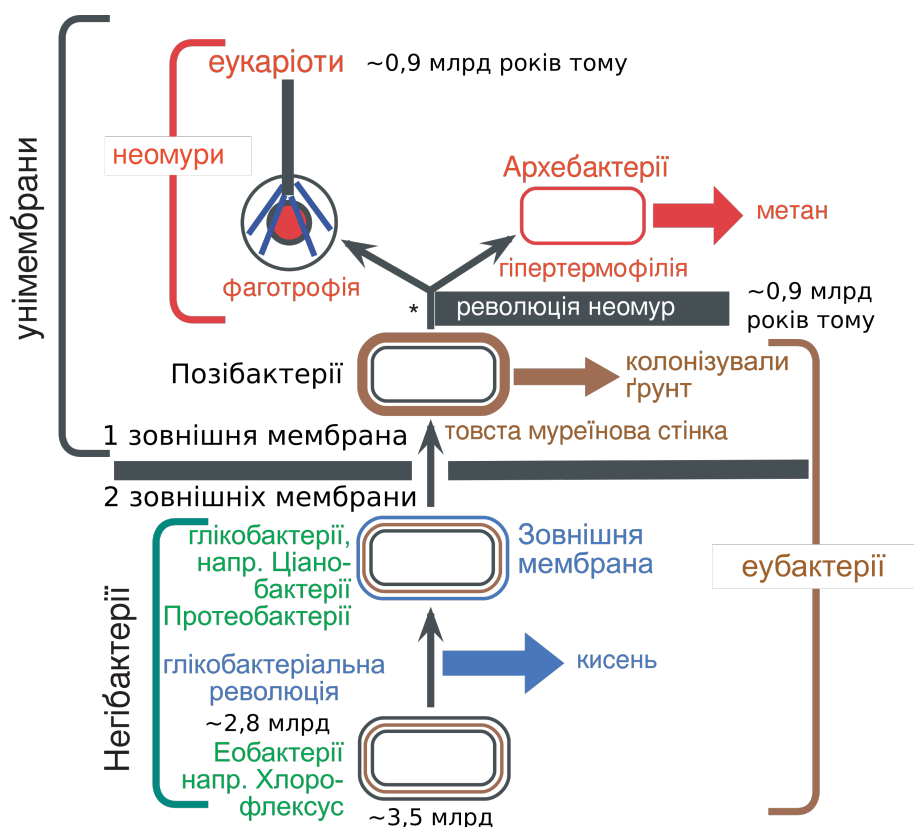


Рис. 2.2: Дерево життя і революції у структурі клітини (згідно Кавальєр-Сміта)

Згідно уявленням Кавальєр-Сміта останній спільний клітинний предок усього живого був грамнегативною бактерією (“негібактерією” як їх називає Кавальєр–Сміт). Відомо, що грамнегативні бактерії мають дуже складну, двошарову клітинну стінку. Тому, на перший погляд здається, що спочатку мали з’явитися бактерії із одношаровою стінкою, такою за пла-

ном будови, наприклад, як у грампозитивних бактерій. Треба погодитися із цим автором, що дійсно, філогенетичний аналіз показує, що найбільш древні гілки на дереві життя належать до грамнегативних бактерій. Перші живі істоти відомі палеонтології також є грамнегативними бактеріями (ціанобактерії). Як видно зі схеми, близько 2.5 млрд. років на Землі інсували клітини лише одного типу: грамнегативні прокаріоти. За цей час структура їхньої клітинної стінки зазнала ускладнень, у складі зовнішньої мембрани приблизно 2.8 млрд. років тому з'являються ліпополісахариди і ускладнена транспортна система ("глікобактеріальна революція"). Це трапилося невдовзі після дуплікації фотосинтетичної системи, яка уможливила кисневий фотосинтез. Приблизно 1 млрд. років тому через втрату зовнішньої мембрани і потовщення муреїну клітинної стінки з'являються грампозитивні бактерії ("позібактерії"). Такі зміни можуть бути пов'язані із колонізацією ґрунту. Наступний крок клітинної еволюції – революція неомур — зробила стінку більш ґручкою. Власне, муреїн грампозитивних бактерій, який так само як і у грамнегативних бактерій являє собою по-суті одну макромолекулу і є надзвичайно ригідним, був замінений на окремі глікопротеїни. Невдовзі за революцією неомур відбулося виникнення еукаріотичної клітини, що потягнуло за собою виникнення фаготрофії, ендомембранної системи, ендоскелету, захоплення негібактерії (власне, α -протеобактерії), що перетворилися із часом на мітохондрію.

Приблизно у той же самий час відбувається колонізація гарячих кислих хабітатів гіпертермофільними архебактеріями. Таким чином, архебактерії розглядаються як потомки грампозитивних бактерій і сестринська (не предкова) група еукаріотів. Одна із архебактеріальних ліній набула здатність до утворення метану із одновуглецевих субстратів, таких як вуглекислий газ або метанол. З цими твердженнями Кавальєр-Сміта важко погодитися. Більшість спеціалістів вважають, що метан біогенного походження (а таким чином, і метаноархеї) з'являється набагато раніше, не один, а більше ніж три мільярди років тому. Далі, молекулярна будова архебактерії є настільки своєрідною, що майже загально визнаною є запропонована ще у

70-і роки минулого століття Веузом ідею вважати їх за окрему гілку дерева життя, рівноважну двом іншим, за окремий домен. Сумніви також викликає твердження, що археї не є в жодному разі предками еукаріїв. Навпаки, як дані геноміки, так і відкриття нової групи археїв (локіархеота) ще ближчої до еукаріїв, ніж інші, робить ерхебактеріальне походження еукаріїв ще більш ймовірним.

2.2. “Звичайна еволюція”: еукарії перші

Точка зору деяких науковців (Патрік Фортерре, Ерве Філіп), що останній клітинний предок мав еукаріотичну будову виглядає досить екзотичною і йде всупереч із переконанням про еволюційну “вищість” еукаріїв (рис. 2.3).

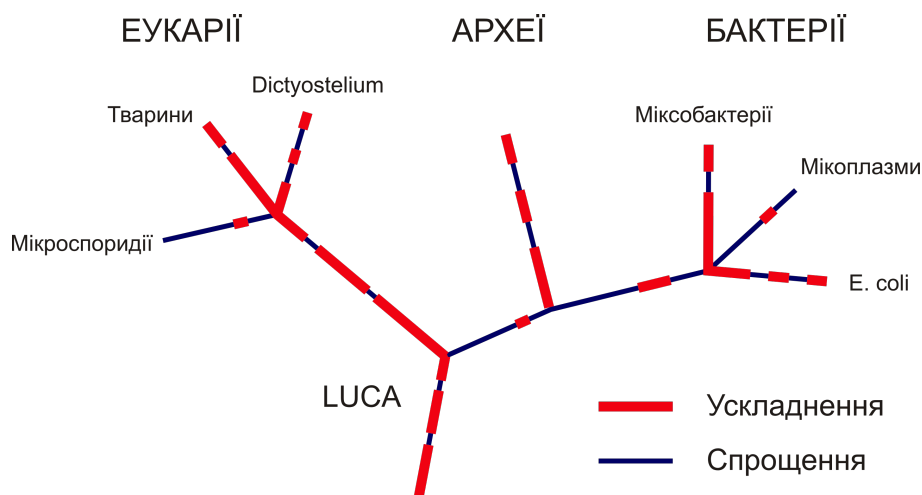


Рис. 2.3: Тридоменне дерево життя із еукаріотичною базальною гілкою. Еволюція від останнього спільного клітинного предка (LUCA) в напрямку до еукарії йшла переважно із збільшенням складності

Як це не дивно, прихильники ідеї першості еукаріїв мають в запасі досить переконливі аргументи. Ось деякі із них.

Хибним є погляд на бактерій як на “примітивних”, і “недосконаlih”. З певної точки зору вони є надзвичайно досконаlih. Наприклад, вони є максимально ефективними. Хоча еукаріотичні молекулярні механізми значно складніші від бактеріальних, вони не є ефективнішими. Навпаки. Так, реплікація у бактерій в 10 разів швидша і мабуть у 1000 разів точніша за еукаріотичну. Природний добір — добір на ефективність. Тоді, якщо ево-

люція почалася із бактерій, як пояснити, що прості і ефективні молекулярні механізми були замінені на складні і менш ефективні?

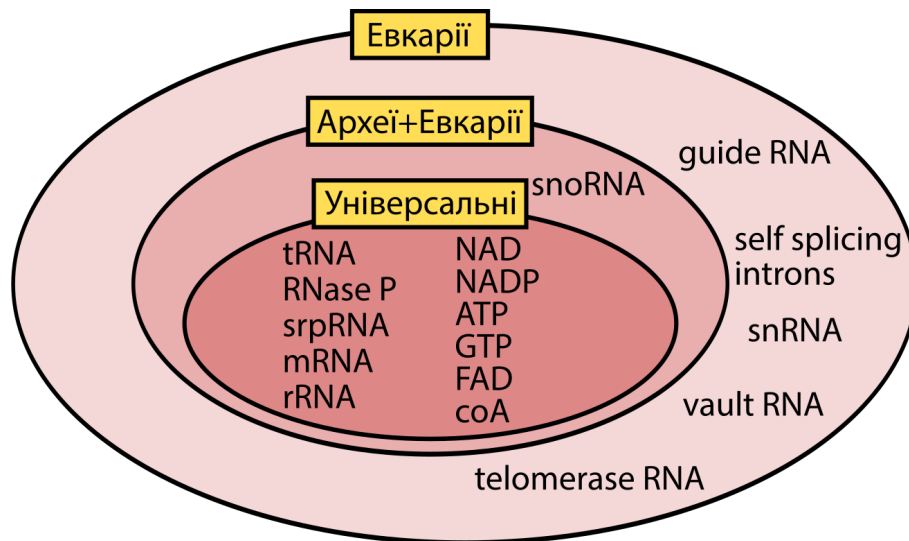


Рис. 2.4: Рибозими у клітинах трьох доменів. Усі клітини мають рибозими, найменший набір — у бактерій. Тут вони позначені як “універсальні”, бо є присутніми в усіх. Дещо більше рибозимів у археїв, набагато більше — у еукаріїв, увесь відомий набір.

РНК-ферменти (рибозими) є дуже важливими для функціонування клітин усіх типів. Еукарії мають найбільше рибозимів, значно більше від археїв, не говорячи вже про бактерій (рис. 2.4). Тим не менш, рибозими очевидно гірші за білкові ферменти (ензими). Якщо співставити ці факти із популярним уявленням про походження життя із РНК-світу, світу генетичної РНК і рибозимів, то твердження про походження еукаріїв від бактерій виглядає мало ймовірним.

Дійсно, якщо життя пройшло стадію світу РНК, то рибозими є молекулярними “живими викопними”. Якщо еукарії наймолодші, то треба пояснити, як прості і ефективні ензими бактерій були замінені на значно менш ефективні рибозими?

Якщо підсумувати ці ідеї:

1. Ймовірний напрямок еволюції — від рибозимів до ензимів.
2. Виникнення нових рибозимів за наявності відповідних ензимів є мало ймовірним.
3. Рибозими можна розглядати як “молекулярні живі викопні”.

4. Найбільше цих “молекулярних викопних” у еукаріїв.
5. Досить логічним є парадоксальний висновок, що еукаріотичні клітини виникли першими, потім архені, потім бактеріальні.

2.3. “Химерна модель”

Еукаріотична клітина могла утворитися через унікальну подію: злиття архейної і бактеріальної клітин (рис. 2.5). Так вважає, наприклад, Гупта. Генетичні данні свідчать, що це була грамнегативна бактерія із класу α -Протеобактерії. Щодо архейної складової наразі її систематичне положення є невизначеним. Гупта вважає, що архейна клітина з часом перетворилася на ядро.

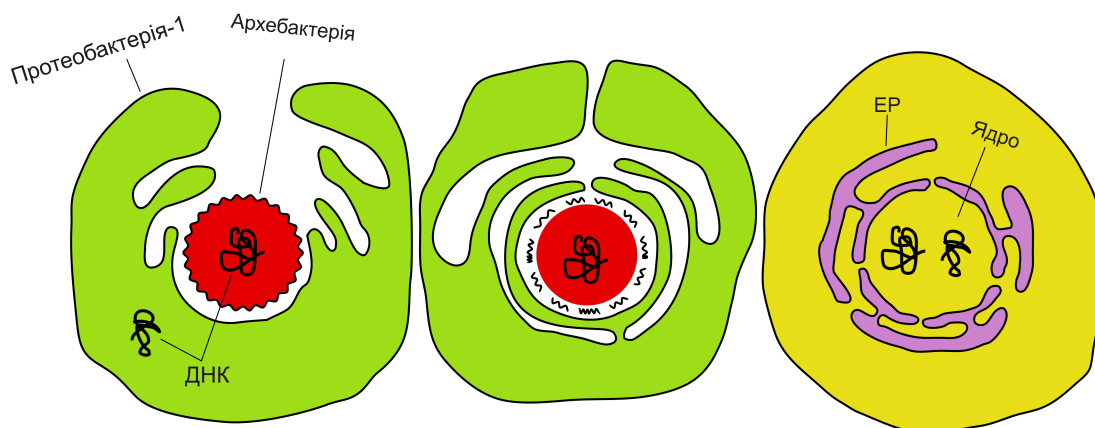


Рис. 2.5: Утворення еукаріотичної клітини через злиття бактеріальної і архейної клітин згідно Гупти

Дійсно, еукарії з генетичної точки зору виглядають як “гібрид” бактеріальної і архейної клітин. Усі гени можна віднести до двох категорій: інформаційні і операційні. Інформаційні — кодують білки, що є необхідними для реплікації, транскрипції, трансляції. Операційні – кодують ферменти що забезпечують метаболізм. Дані геноміки свідчать, що існують бактеріальний і архейний набір інформаційних і операційних генів. Еукаріотична ж клітина має архейні інформаційні і бактеріальні операційні гени (рис. 2.6).

На мій погляд, гіпотеза злиття бактеріальної і архейної клітин у цьому

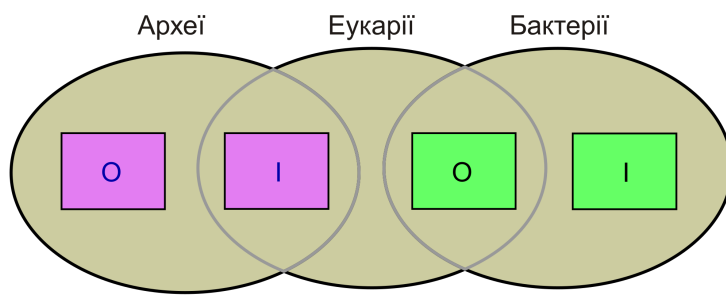


Рис. 2.6: Розподіл інформаційних і операційних генів. О — операційні, І — інформаційні гени

вигляді не є занадто реалістичною. По-перше, незрозуміло, як грамнегативна бактерія, оточена монолітним шаром муреїна може щось поглинати крім молекул. По-друге, перетворення архейної клітини на ядро, також не виглядає занадто переконливою ідеєю. Набагато більш реалістичною є поглинання архейною клітиною, що не має монолітної стінки, еубактеріальної клітини, утворення ендосимбіотичних стосунків, що привели до перетворення цієї еубактерії на мітохондрію. Наявність бактеріальних за походженням генів у еукаріотів в такому разі легко пояснюється переносом генів ендосимбіонта до ядра (це є цілком реалістичною, механізм і причини є відомими).

2.3.1. Гіпотеза послідовних ендосимбіозів

Здається, що за утворення еукаріотичної клітини “відповідає” явище ендосимбіозу, а не унікальне явище злиття. Цілком ймовірно, що для утворення еукаріотів було потрібна низка ендосимбіотичних подій. Власне це стверджує гіпотеза послідовних ендосимбіозів ((Serial Endosymbiotic Theory)) Лінн Маргенліс. За результати послідовних симбіозів вважаються:

- джгутики,
- кінетосоми,
- центріолі,
- мітоз,
- пластиди,

- мітохондрії.

Щодо пластид і мітохондрій сьогодні сумнівів в їх ендосимбіотичному походженні фактично немає. Утворення решти згаданих структур є більш проблемним. Почнемо із джутиків. Маргеліс стверджує, що вони утворилися через проміжний етап трофолокомоторного симбіозу. Тобто симбіозу у якому один із учасників забезпечує іншого симбіонта їжею, а другий — відповідає за рух. Можливо, варто нагадати, що спірохети мають два пучки внутрішньоклітинних джутиків, розташованих у периплазматичному просторі (рис. 2.7). Якщо “викинути” із спірохети усе крім одного із пучків джутиків, то будемо мати щось, що дійсно нагадує еукаріотиний джутик.

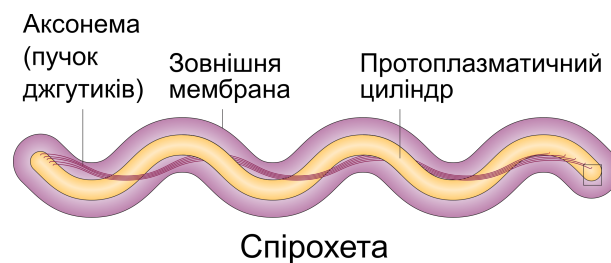


Рис. 2.7: Схема будови спірохети

Для утворення еукаріотичної клітини із джутиком потрібний симбіоз архейної клітини і бактеріальної із типу Спірохети. Сьогодні такий симбіоз є невідомим. Проте існують аналоги. Так, відомий симбіоз сіркової бактерії і спірохети, так званий консорціум “*Tiodendron*” у якому сіркова бактерія виконує трофічну, а спірохета моторну функцію. Ще яскравіше можливості спірохет працювати як джутики спостерігаємо у джутиконосця *Mixotricha paradoxa*. Власних джутиків він має лише чотири, решта, приблизно 250 тисяч — це спірохети довох видів, що забезпечують рух.

Згідно Маргеліс, інтеграція спірохети мала багато наслідків, головним із яких було утворення каріомастигонту. Каріомастигонт (рис. 2.8) — структура, характерна для деяких одноклітинних; складається із щільно асоційованого з ядром (N) через базальне тіло (bV) джутика (F), кінетосоми, центра-організатора мікротрубочок (mC), розвиненої системи мікротрубочок навколо ядра. Такий контакт ядра і джутика забезпечує подвійну функцію: синхронне подвоєння джутика і мітоз.

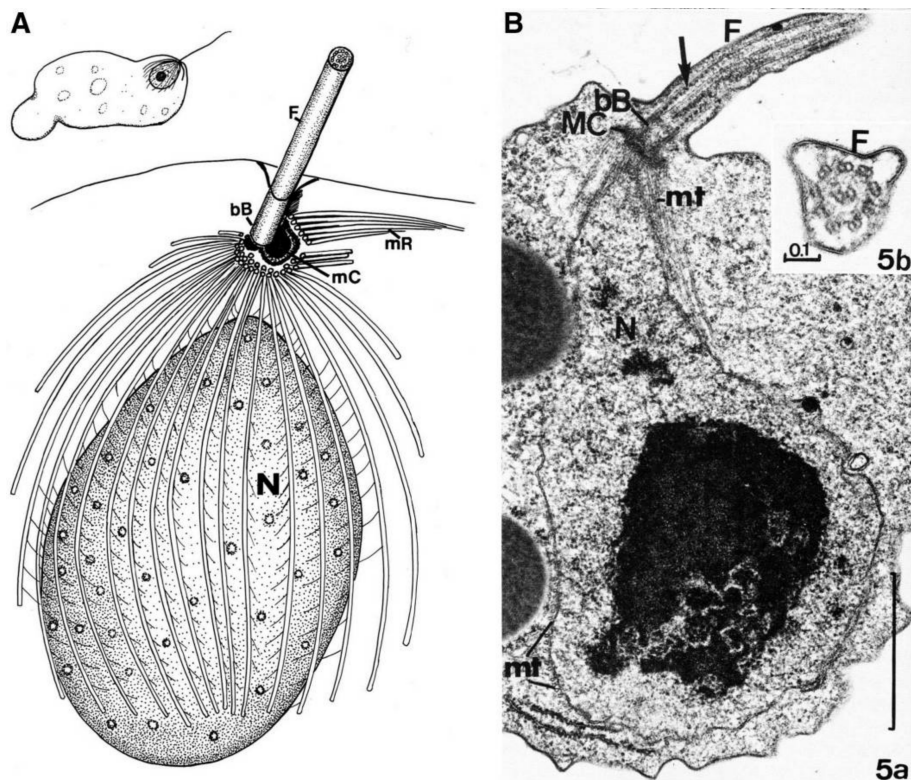


Рис. 2.8: Каріомастигонт. А — схема, В — електронна мікрофотографія каріомастигонту *Mastigamoeba*

Поступово в ході еволюції відбувається розрив цієї, спочатку дуже щільної, асоціації джугика з ядром і поділом клітини. Ці стадії можна бачити ще і у сучасних протистів (рис. 2.9)

Безперечно, ідеї Маргеліс щодо утворення ядра через симбіоз зі спірохетами є цікавими, але, можливо, занадто “революційними”. Тому ми розглянемо ще одну, більш сучасну і помірковану модель утворення клітин з ядром (модель еукаріогенезу).

2.3.2. Ще одна модель еукаріогенезу, E³ модель

Авторам гіпотези, що ми починаємо розглядати [7], вдалося виділити у чистій культурі (це дозволило ретельно вивчити його біологію) архея із групи, що є філогенетично найближчою до еукаріотів, групи Локіархеота із надтипу Асгард (так, назви із скандинавської міфології...). Називається цей архей *Candidatus Prometheoarchaeum syntrophicum*. Це анаеробний організм, що добуває енергію шляхом окислення амінокислот у синтрофній асоціації із сульфатредуючою бактерією і метаноархеєм. Асоціація є ко-

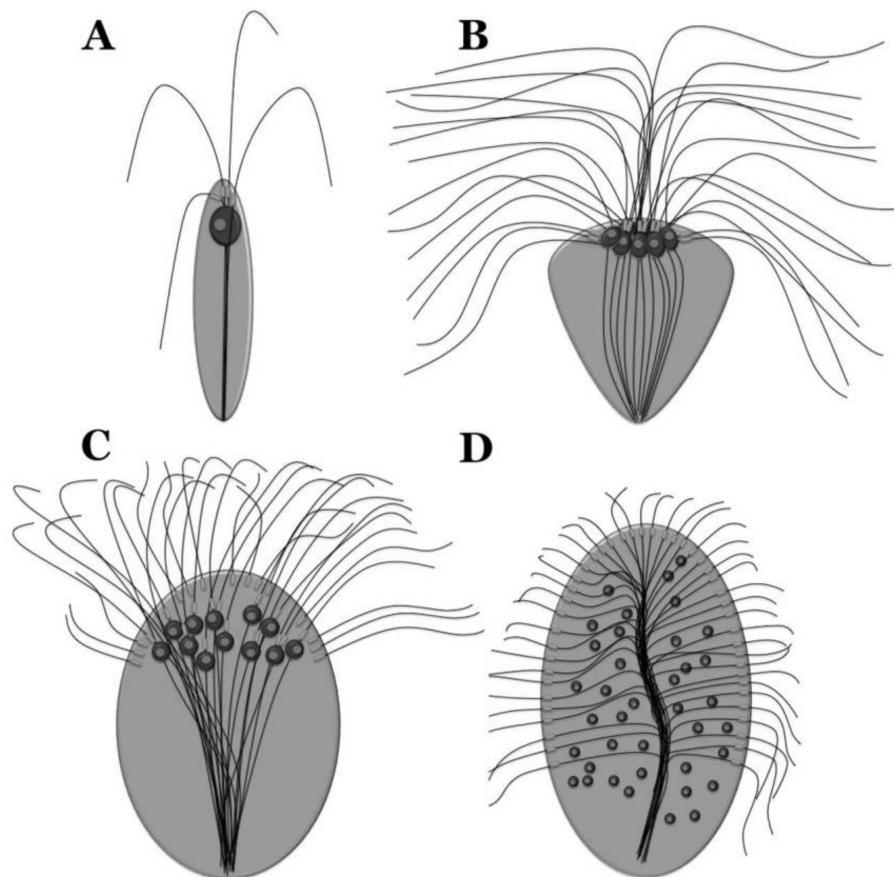


Рис. 2.9: Стадії мультиплікації мастігонту, що привели до утворення відданого від джгутика ядра. А. Узагальнена трихомонада (анаеробні найпростіші, роди *Trichomonas*, *Mixotricha*, *Histomonas* ...) В. *Coronympha octonaria* має кільце з 8 каріомастігонтів з 4 джгутиками кожний. С. *Calonympha* з каріо- і акаріомастігонтами. D. *Snyderella* з акаріомастігонтами і вільними ядрами.

рисною для усіх її членів: сульфатредуюча бактерія і метаноархеї використовують водень і формиат, що уможливило згадане окислення амінокислот Прометеоархеєм. Цікавою і важливою є також здатність цього архея утворювати довгі розгалужені мембранні відростки (рис. 2.10).

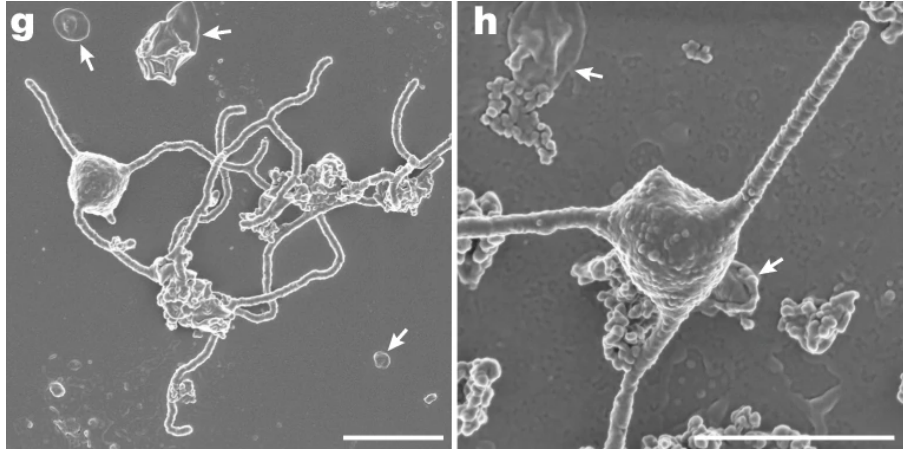


Рис. 2.10: Клітини *Prometheoarchaeum syntrophicum*, штам МК-D1 під скануючим електронним мікроскопом. Видно довгі розгалужені (зліва) і нерозгалужені (зправа) мембранні вирости, що утворює цей архей

Якщо припустити, що предк археїв із групи “Асгард” був дійсно синтрофними, досить простими фізіологічно і населяли анаеробні морські відклади, як більшість існуючих представників цієї лінії, можна дійти до висновку, що еволюцію до факультативно аеробного організму вимагає (1) переходу від анаеробіозу до аеробіозу, (2) утворення дихаючого киснем та віддаючого АТФ ендосимбіонту (тобто мітохондрії) та (3) розвитку внутрішньоклітинних структур. Як могли відбуватися ці процеси показано на рис. 2.11. Цю гіпотетичну модель еукаріогенезу автори коротко позначають як E³ модель (entangle–engulf–endogenize). Оскільки рівень O₂ на Землі почав зростати анаеробним археям потрібно було пристосовуватися до цього, особливо в мілководних донних середовищах океанів. Аеротолерантність могла бути набута через симбіотичну взаємодію з факультативно анаеробними, дихаючими киснем організмами, яка поступово переросла у ендосимбіоз з одним із цих аеробів (тобто майбутньою мітохондрією). Хоча такий перехід від синтрофії до аеробіозу є нетривіальним, це могло бути опосередковано синтрофічною взаємодією з сульфатредуючою бактерією.

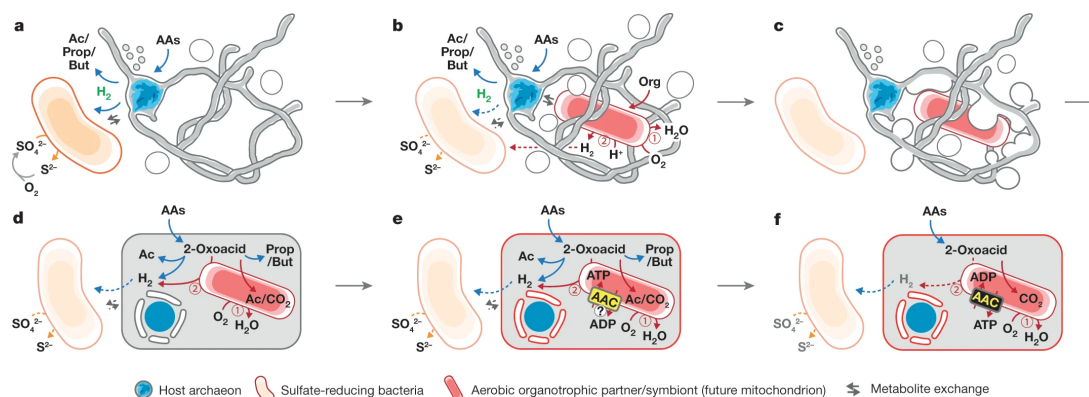


Рис. 2.11: E³ модель еукаріогенезу а, Синтрофний/ферментуючий архей-хазяїн розкладає амінокислоти до коротколанцюгових жирних кислот та H₂, можливо, шляхом взаємодії з сульфатредукуючою бактерією (SRB), що поглинає H₂ (і побічно, через виділення сірководню, O₂). б, хазяїн міг взаємодіяти також з факультативно аеробним органотрофним партнером, який поглинав токсичний O₂ (майбутня мітохондрія). Постійна взаємодія з SRB могла бути корисною, але не обов'язково важливою; пунктирні стрілки вказують на взаємодію. с, Зовнішні структури хазяїна могли розвинути в напрямку збільшення контакту з аеробним партнером, а в подальшому для охоплення і поглинання партнера, тобто одночасного розвитку ендосимбіозу та примітивної мембрани, що обмежує нуклеоїди. д, Після поглинання хазяїн і симбіонт могли продовжити взаємодію, показано в б, як примітивний тип ендосимбіозу. е, Утворення ендосимбіонтом переносника АДФ/АТФ (AAC) (початковий напрямок транспортування АТФ залишається неясним. ф, Ендогенізація симбіозу партнера із хазяїном шляхом делегування катаболізму та утворення АТФ ендосимбіонту та встановлення каналу для переносу АТФ від симбіонта до хазяїна.

Розглянута гіпотеза виграє через те, що вона спирається на біологію конкретного архея (Прометеобактерію). Синтрофія і розвинена поверхня (мембранні вирости) — обидва ці елементи, що є важливими для моделі, є не гіпотетичними, а фактичними характеристиками. Але певні сумніви залишаються. Так автори гіпотези наполягають на важливості синтрофних зв'язків із сульфатредукуючою бактерією. На мій погляд це робить перехід до аеробіозу фактично неймовірним. Дійсно, сульфатредукуючі бактерії є суворими анаеробами (тобто, гинуть від слідів кисню). Крім того, сірководень, що вони його виділяють внаслідок сульфатного дихання хімічно поглинає кисень.

2.3.3. Симбіотичне походження мітохондрій

Що стосується виникнення мітохондрій і пластид — найприкметніших органел еукаріотичної клітини — принаймні одне вважається твердо встановленим: вони походять від бактерій-ендосимбіонтів. Реліктом бактерій-

ального минулого є набагато більша в порівнянні з іншими органелами самостійність мітохондрій і пластид. Проявляється вона в наявності власної генетичної системи і розмноженні виключно розподілом: як відомо, в разі втрати, синтез цих органел *de novo* є неможливим.

Деякий час тому з'ясувалися цікаві подробиці, пов'язані з поділом хлоропластів та мітохондрій¹. У бактерій для утворення перетяжки мембрани під час поділу клітини використовується білок FtsZ структурно і еволюційно споріднений еукаріотичних тубулінам і ймовірно є їх еволюційним попередником. *In vivo* FtsZ збирається в кільце посередині клітини на внутрішній поверхні мембрани, утворює перетяжку під час цитокінеза. Виявилося, що хлоропласти для поділу використовують практично ті ж білки (FtsZ1 і FtsZ2), що і бактерії. Мітохондрії тварин і грибів далі відійшли від бактеріальних механізмів розподілу (використовують динамін і ще не ідентифіковані білки), однак у мітохондрій золотистих водоростей є аналог бактеріального FtsZ: FtsZ-mt. Але найкращим доказом бактеріального походження мітохондрій і хлоропластів є те, що філогенетичний аналіз генів, що містяться в їх ДНК, з переконливістю поміщає ці органели серед відповідних груп бактерій. Крім того, хоча кількість генів зменшувалася, їх послідовність в кластері часто залишилася тією ж, що і в предковому бактеріальному геномі.

Геном мітохондрій в процесі еволюції зазнав істотну редукцію: так що мтДНК кодує лише частину набору білків і РНК, потрібного для утворення функціональних мітохондрій. більшість генів виявилось перенесеними з мітохондрій в ядро¹. В результаті найбільший відомий на сьогодні мітохондріальний геном кодує лише 67 білків (у найпростішого, *Reclinomonas americana*), найменший — 3 (у малярійного плазмодія, *Plasmodium falciparum*). Для порівняння: найменший з геномів вільноживучих α -протеобактерій (у *Bartonella henselae*) кодує принаймні 1600 білків; геном риккетсий — внутрішньоклітинних паразитів — також як і мітохондріальний, зазнав редукції і в разі *R. prowazekii* кодує 834 білка. Причиною переносу генів із мітохондрій (аналогічно, хлоропластів) у ядро є так званий заскочник Мьо-

лера. Гени органел поступово накопичують шкідливі мутації, можливість виправити це фактично відсутня через відсутність обміну генів. Тому найкращий варіант для збереження функціонуючих мітохондріальних генів — їх перенос у ядро. Накопиченню шкідливих мутацій у ядерних генах заповігає статевий процес. Генوم мітохондрій не тільки скорочувався, а й змінювався якісно, причому у одних груп сильніше, в інших слабше. Тому мтДНК можна віднести до одного з двох основних типів, який M.W. Gray, G. Burger, і F. Lang позначили як анцестральній і похідній.

Анцестральній мітохондріальній геном зберіг явні сліди еубактеріальних походження, типовий приклад: мтДНК *Reclinomonas americana*. Анцестральні ознаки ясно видимі в мітохондріальних геномах наземних рослин, хоча ж у покритонасінних багато похідних ознак. Похідні мітохондріальні геноми радикально відійшли від анцестрального зразка. Для останніх характерні, зокрема, помітні зміни в структурі рибосомних ДНК і рРНК, і навіть зміни в генетичному коді (!). Більшість мтДНК тварин і грибів (а також зелених водоростей і апікомплексів (e.g. *Plasmodium*)) потрапляє в цю категорію.

Складається враження, що геноми рослин з одного боку і тварин + грибів – з іншого, змінювалися в протилежних напрямках. Хоча кількість генів у тих і інших приблизно однакова, але мтДНК тварин маленька (≈ 16 тис. пар нуклеотидів) гени без інтронів, компактно розташовані на обох ланцюгах ДНК, у рослин же мтДНК велика, інтронів і не кодуєчих ділянок багато.

Всі наявні дані свідчать про те, що мітохондрії є монофілетичними, виникли один єдиний раз і передавалися лише від покоління до покоління, тобто немає ніяких ознак обміну мітохондріями між різними лініями еукаріотів. Тому філогенія мітохондріального геному збігається з філогенією організмів, що несуть ці мітохондрії (в разі хлоропластів справи все зовсім по-іншому, про що буде далі). Походять мітохондрії від α -протеобактерій. Зараз стан геноміки α -протеобактерій такий, що не дозволяє точно визначити предка мітохондрій. Поки ж, найбільш схожий на мітохондріальний

геном виявлений у рикетсії Провачека (*Rickettsia prowazekii*), збудника епідемічного, або вошивого, висипного тифу. Це не означає, що мітохондрії виникли в межах Rickettsiales; скоріше, дані вказують, що мітохондрії і *Rickettsiales* походять від спільного предка.

Існують дві принципові точки зору щодо моменту утворення мітохондрій: 1) спочатку утворилася еукаріотична клітина а потім в неї були включені бактерії, що перетворилися кінцем кінцем на мітохондрії; 2) процес, в результаті якого утворилися мітохондрії, був процесом у якому утворилася сама еукаріотична клітина.

Багато дослідників (наприклад, С. Woese, Т. Cavalier-Smith, L. Margelis, R.S. Gupta, Н. Philippe) стоять на першій точці зору. Вони можуть не погоджуватися між собою щодо шляхів еукаріогенезу (це може бути “звичайна” еволюція, злиття різних видів бактерій, див. вище). Але ці автори єдині в тому, що виникнення еукаріотичної клітини і мітохондрій — процеси зовсім різні, що у них задіяні різні еволюційні механізми і вони є розділеними, у часі: спочатку клітина із ядром, потім мітохондрії.

Наслідком з цього погляду є можливість існування еукаріот без мітохондрій. І дійсно, такі були виявлені. Ці амітохондріальні еукаріоти називалися по різному: архезої (*Archezoa*, Cavalier-Smith), гіпохондрії (*Hypochondria*, Patterson і Sogin), архепротисти (*Archaeoprotista*, Margulis). Логічно припустити, що амітохондріальні еукаріоти відділилися від загального стовбура еволюції еукаріот до придбання мітохондрій. Однак, накопичується все більше даних, які змушують засумніватися в правильності такої інтерпретації. Навпаки, все більш вірогідним стає твердження, що колись вони мали мітохондрії, потім їх втратили.

Перш за все, деякі групи, спочатку зараховані в архепротисти на підставі відсутності мітохондрій і окремих молекулярних даних, виявилися зовсім не такими древніми. Особливо примітно змінився статус мікроспоридий (*Microsporidia*): тепер вважається доведеним, що ці внутрішньоклітинні паразити належать до грібів. Далі, виявилось, що амітохондріальні найпростіші неоднорідні в тому відношенні, що деякі з них, наприклад,

трихомонади, мають незвичайні органели — гідрогеносоми. Хоча гідрогеносоми, як і мітохондрії, оточені подвійною мембраною і утворюють АТФ, вони дуже відрізняються від останніх як механізмом утворення АТФ, так і відсутністю ДНК, цитохромів, циклу цитринової кислоти, крист. Натомість, вони містять ензими (піруват/ферредоксин оксидоредуктазу, гідрогеназу), які зазвичай присутні у анаеробних бактерій і можуть утворювати молекулярних водень. Відсутність гідрогеносомної ДНК виключає прямий аналіз походження гідрогеносом. Проте, було показано (на основі аналізу білків теплового шоку Hsp70, Hsp60, Hsp10 а також білка-переносника Hmp31), що гідрогеносоми і мітохондрії походять від спільного предка з групи α -протеобактерій. Таким чином, вже найдавніші еукаріоти містили ендосімбіонтів, що дали початок як мітохондріям вищих еукаріотів, так і гідрогеносомам амітохондріальних протистів.

Але і амітохондріальні найпростіші без гідрогеносом, як з'ясувалося, мають гени мітохондріального походження, тобто не є первинно амітохондріальними. Наприклад, у паразитичної діпломонади *Giardia lamblia* виявлений ген білка *srp60* мітохондріального походження. Далі, валіл-РНК синтетази *Giardia lamblia* і *Trichomonas vaginalis* такі ж, як у інших еукаріот, тобто мітохондріального походження.

Зазначені факти роблять вельми правдоподібним припущення, що багато, або навіть усі групи амітохондріальних протистів в минулому мали еубактеріальних симбіонтів-попередників мітохондрій і гідрогеносом. Не обов'язково думати, що ці найпростіші втратили в процесі еволюції вже повністю сформовані мітохондрії. Можливо, деякі з них є результатами невдалого процесу інтеграції бактеріального ендосімбіонта. Про незавершений процесу інтеграції може говорити (поряд, зрозуміло, окрім самої відсутності мітохондрій) те, що ген аланіл-тРНК «архепротиста» *Giardia lamblia* є близьким до архебактеріального, тоді як у організмів з мітохондріями вихідний архебактеріальний ген був заміщений геном мітохондріальним за походженням.

2.3.4. Симбіотичне походження хлоропластів (пластид)

Можна вважати практично доведеним те, що пластиди всіх фотосинтезуючих еукаріот походять від одного або, щонайбільше, кількох споріднених видів ціанобактерій. Про це говорять як молекулярно-філогенетичні дані (наприклад, той факт, що пластиди разом з сучасними ціанобактеріями утворюють монофілетична групу), так і подібності в складі і будові фотосинтетичного апарату. Хлоропласти ж глаукофітів настільки нагадують ціанобактерій, що навіть називаються ціанелами. Вони зерегли муреїн, фікобіліни, карбоксисоми, тилакоїди не зібрані у пачки, мають лише хлорофіл *a*.

Хоча фотосинтезуючі еукаріоти надзвичайно різні, всі вони мають дуже схожу молекулярну структуру обох реакційних центрів, в які входить лише хлорофіл *a*, а також антенних комплексів, які безпосередньо входять в фотосистеми I і II. Дещо більше відрізняються світлозбираючі комплекси (СЗК). Однак, як з'ясувалося, і тут різниці не є такими великими, як здавалося спочатку. Раніше вважалося, що у червоних водоростей є фікобілісоми, тоді як у всіх інших фотосинтезуючих еукаріот — білки СЗК. Тепер виявлено, що червоні водорості також містять білки СЗК, так що, фікобілісоми і СЗК можуть співіснувати в одному хлоропласті, підтверджуючи спільне еволюційне походження всіх хлоропластів

І все ж, історія пластид є складнішою: монофілетичність пластид уживається з поліфілетичністю клітин-господарів! Тому, наприклад, у вельми віддалено споріднених організмів можуть бути близькоспоріднені пластиди. Іншими словами, філогенетичні дерева пластид і філогенетичні дерева організмів-хазяїв цих пластид можуть не співпадати. Чому? Відповідь полягає в тому, що деякі еукаріоти придбали пластиди в результаті включення безпосередньо клітин ціанобактерій (первинні пластиди), тоді як інші набули пластиди через симбіоз вже з еукаріотичними водоростями (вторинні або «складні» пластиди) (рис. 2.12).

Первинними пластидами вважаються (і) пластиди зелених водоростей і

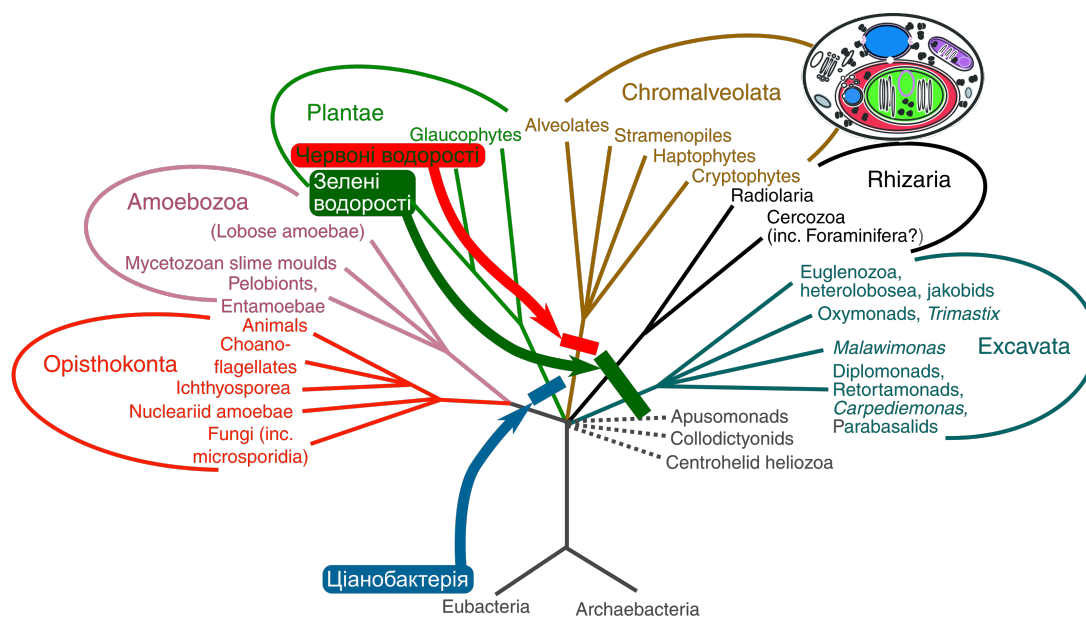


Рис. 2.12: Утворення первинних і вторинних пластид

рослин, (ii) червоних водоростей а також (iii) ціанли глаукоцістофітів (глаукофітів). В результаті первинного ендосимбіоз встановленого між нефотосинтезуючою еукаріотичною клітиною-хазяїном і вільноживучою ціанобактерією виник перший фотосинтезуючий еукаріотичний організм. Він дав початок трьом згаданим лініям: зеленим водоростям, червоним водоростям і глаукоцістофітам. Найближчим відомим родичем первинних пластид серед сучасних ціанобактерій є *Gloeomargarita lithophora*. Цей вид належить до нещодавно відкритого ціанобактеріального роду, поширеного у прісноводних мікробіалітах та мікробних матах. Екологія цієї лінії проливає нове світло на умови навколишнього середовища, де з'явилися перші фотосинтезуючі еукаріоти, швидше за все, в умовах наземних прісних водойм. Той факт, що глаукофіти, перша гілка водоростей із первинними пластидами, зустрічаються виключно у прісноводних екосистемах, підтверджує цю гіпотезу. Таким чином, не тільки пластиди з'явилися рано в межах ціанобактерій, але й перші фотосинтетичні еукаріоти, швидше за все, еволюціонували в наземно-прісноводних умовах, а не в океанах, як прийнято вважати [12].

Складні (вторинні) пластиди виникли перетворення на ендосимбіонта червоної або зеленої водорості. Після редуційної еволюції ендосим-

біонта утворюється вторинна пластида, оточена спочатку чотирма мембранами: двома мембранами оточена первинна пластида, далі мембрана червоної або зеленої водорості, назовні мембрана, якою був оточений майбутній ендосимбіонт у процесі потрапляння в середину клітини хазяїна. Варто підкреслити, що в результаті клітини водоростей-хромальвеолитів є чотиригеномними. Крім власного вони мають мітохондріальний геном, геном первинної пластиди і геном червоної водорості (див. малюнок). В подальшому ці мембранні покриви можуть зникати, даючи пластиди оточені трьома і навіть двома мембранами. Тому кількість мембран не завжди дозволяє розрізнити первинну пластиду від вторинної.

2.3.5. Вірусне походження ядра

Існують дуже складні ДНК-геномні віруси, які кодують до 400 білків і за розмірами не поступаються дрібним клітинам. Це підштовхнуло деяких науковців до ідеї, що такий вірус міг бути попередником ядра (рис. 2.13, (a)). Але безпосереднє перетворення вірусної частки на ядро здається занадто мало ймовірною подією, зважаючи на різницю у їхній природі і на потрібну для цього кількість еволюційних подій.

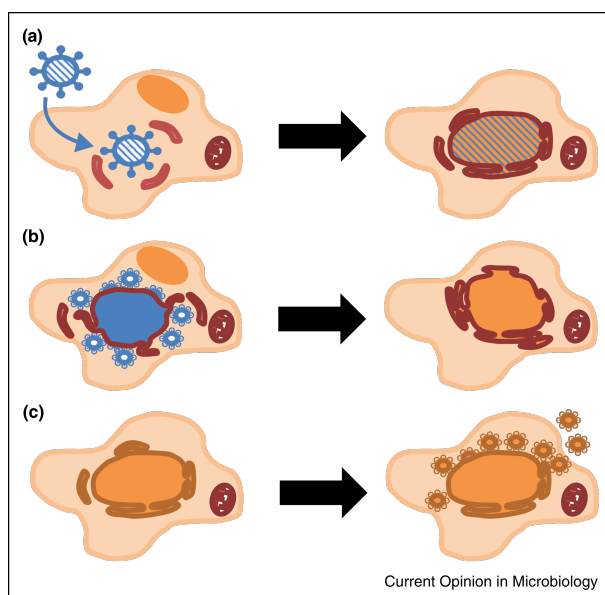


Рис. 2.13: Можливі шляхи вірусного еукаріогенезу. (a) ядро утворюється безпосередньо на базі віріону, можливо, після злиття із протоядром, (b) ядро походить із вірусної фабрики і протоядра, або клітина отримує від віруса гени, необхідні для побудови ядра, (c) ядро перетворюється на вірусну фабрику

Ідея вірусного еукаріогенезу стала більш реалістичною після відкриття вірусних фабрик. Вірусні фабрики — великі часто оточені мембранами ком-

партменти, де відбувається реплікація, зборка і дозрівання віріонів (рис. 2.14). Здається, що зрозуміти перетворення вірусної фабрики на ядро значно простіше, ніж перетворення на ядро віріону. (Можна, звичайно, уявити, що, навпаки, вірусні фабрики походять від ядра, як показано на рис. 2.13, с. Цей варіант є можливим, але менш ймовірним.)

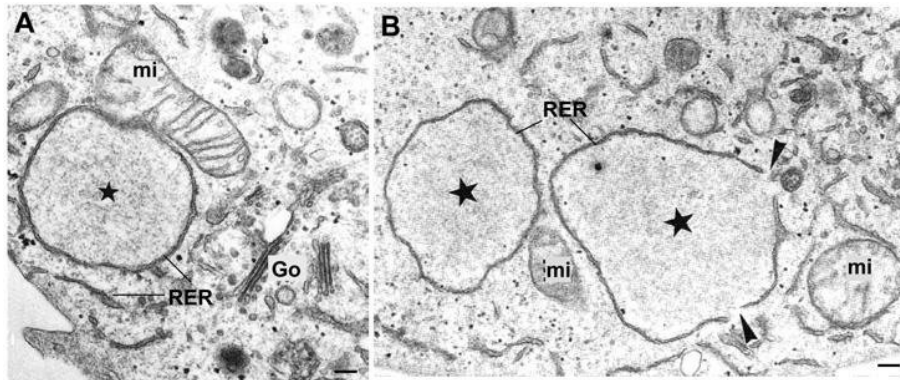


Рис. 2.14: Вірусні фабрики (позначені зірочками), що утворює вірус віспи. Зверніть увагу на двохшарову мембрану з порами (стрілки) [13]

Крім того, велика вірусна фабрика (ВФ), що будують мімівіруси в цитоплазмі клітини хазяїна, акантамеби, нагадує ядро еукаріотів: ДНК реплікується як всередині ВФ, так і в ядрі, яке частково або повністю оточене мембранами. Рибосоми відсутні як у ядрі, так і у ВФ, розміри цих структур також є подібними. Але механізм перетворення вірусної фабрики на ядро залишається дискусійним. Можливо, ядерна мембрана виникла через необхідність захисту ДНК від вірусної атаки, необхідні для цього гени могли бути набуті через горизонтальний перенос від віруса, що будує ВФ [11].

2.4. Прогенота Карла Веуза

В ряді робіт [14], [15], [16] Карл Веуз (Karl Woese) висловив ряд дуже цікавих і плідних думок щодо клітинної еволюції. Хоча роботи написані вже досить давно, вони і сьогодні не виглядають “застарілими”, мабуть через те, що Веуз в них відштовхується від базових, твердо встановлених принципів. Цікавою особливістю цих робіт є те, що спираючись на ці базові принципи, автор доходить до мало очікуваних висновків.

Веуз починає свій аналіз із двох спостережень. По-перше, звичайне уявлення про останнього спільного предка виявляється досить суперечливим. Власне, якщо усі спільні ознаки “прокаріотів” (Археїв і Бактерій) є успадкованими від цього предка, то він мав бути надзвичайно складною клітиною із несумісними фізіологічними властивостями. Взагалі, предка усіх клітин легше зрозуміти як щось просте, а не навпаки. Крім того, більша складність тільки гальмує темп еволюції. Щоб уникнути цієї суперечності треба визнати, що горизонтальний обмін генами був дуже і дуже інтенсивним. По-друге, начебто усі, хто займався універсальним філогенетичним деревом вважали за samozрозуміле, що філогенетичні лінії організмів і генеалогії організмів існували завжди і це також стосується стадії останнього спільного предка. Тут є суперечність: тоді перший організм також повинен мати генеалогію, тобто предків-організмів, але це є неможливим.

Картина, що пропонує Веуз є модель генетичного відпалу (The genetic annealing model). По аналогії із фізичним процесом поступового застигання і оформлення спочатку позбавленої форми маси розтопленого металу, згідно Веуза відбувалася “кристалізація” перших клітин із “розтопленого” генетичного і біологічного матеріалу.

Перші клітини були дійсно примітивними: трансляція була дуже неточною, білки — коротколанцюговими. Якщо ж білки були маленькими, то і сучасні механізми реплікації і репарації не могли існувати. Швидкість мутирования була дуже високою. Як наслідок цього, геноми були невеликими, склалися із невеликих лінійних хромосом із груп функціонально зв’язаних між собою генів (“оперонно” організовані) у багатьох копіях кожна. Тобто, організація геному нагадувала організацію макронуклеуса у деяких інфузорій. При поділі ці мініхромосоми розподілялися випадково. Сукупність цих примітивних клітин Веуз називає прогенотою.

Темпи еволюції цієї прогеноти були надзвичайно високими через дві причини: високу мутаційну швидкість і горизонтальний перенос генів, на шляху якого тоді не було жодних внутрішніх бар’єрів. Метафорично Веуз

описує цю ситуацію як висока еволюційна температура.

Таким чином представники прогеноти (окремі прогеноти) дуже відрізнялися від сучасних клітин. Їхні компоненти мали різну еволюційну історію (через інтенсивним потік генів). Тобто, прогеноти були лініями клітин без родоводу, без тривалої генетичної історії, без організмової історії. Взагалі, вони не були організмами у сучасному розумінні. Сукупний генофонд прогеноти був набагато більшим, ніж окремих представників, тотипотентним. Через горизонтальний перенос кожна лінія була потенційним реципієнтом будь-якої генетичної інновації. Це нагадує сучасний бактеріальний консорціум. Ця спільнота прогенот і є нашим спільним предком. З часом вона розпалася на дві, потім три лінії.

Поступово еволюційна температура почала знижуватися, прогенота увійшла у стадію “кристалізації”. Ускладнення мало наслідком усе меншу ймовірність отримати сумісні частини шляхом горизонтального переносу. Це ініціювало покращення спочатку — тому що вони є майже універсальними — механізмів трансляції, потім транскрипції. Вже пізніше — бо бактеріальний з одного і архейний з еукаріотичним з іншого дуже відрізняються — відбулося вдосконалення механізму реплікації. Це остаточно знизило еволюційну температуру майже до сучасного рівня.

Зниження інтенсивності горизонтального потоку генів уможливило існування видів. Цей рубіж Веуз назвав “поріг Дарвіна”. Це було справжнє “походження видів”. До порогу Дарвіна філогенії не було. Тому головні гілки дерева життя не мають предків і філогенії у звичайному розумінні. Універсальне філогенетичне дерево не має кореня у класичному сенсі, його корінь — поріг Дарвіна. Через те, що корінь — не корінь, то від нього відходять не сестринські групи. Більш того, скоріше за все вони пройшли поріг Дарвіна неодноразово. Ймовірно, першими — бактерії, потім — археї і еукарії.

Ось які фантастичні висновки можуть впливати із майже очевидних тверджень!

2.5. Прогенота + віруси

Патрік Фортерре (Patrick Forterre) додав до ідей Веуза ще один елемент: віруси [5].

Дуже спрощено і скорочено його ідеї можна представити так (рис. 2.15). В РНК-світі сформувалася популяція клітин з характеристиками прогеноти Веуза. В РНК-світі також існували ДНК-геномні віруси. Три лінії цих РНК-геномних клітин були персистентно інфіковані трьома лініями ДНК-геномних вірусів. Це привело до заміни генетичної РНК цих клітин на ДНК, що дало їм змогу конкурентно витіснити РНК-геномні клітини, перейти поріг Дарвіна, започаткувати три домени.

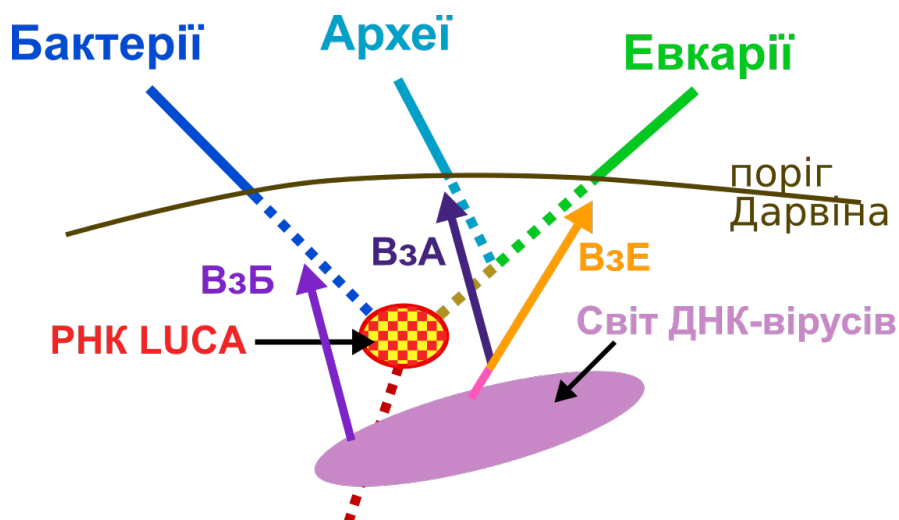


Рис. 2.15: Теорія трьох вірусів, трьох доменів. Пунктирні лінії відповідають лініям РНК-клітин, а жирні лінії — лініям ДНК-клітин. ВзА, ВзБ та ВзЕ — віруси-засновники для археїв, бактерій та еукаріотів відповідно. Клітинне дерево вкорінене у “бактеріальній гілці”, але можливі й інші варіанти вкорінення. Стрілки між ВзА і ВзЕ з’єднані, щоб символізувати специфічні еволюційні відносини між двома вірусами, які забезпечують механізми реплікації ДНК в архейних та еукаріотичних доменах.

Розділ 3

Виникнення людини

Багатьом видається, що проблема походження людини не вирішена, тому що не знайдено “відсутню ланку” — перехідну форму між людиною і твариною. Легко зрозуміти, що це не так. Уявімо, що ця перехідна форма напевно встановлена ... ну, і що це нам пояснило? (До речі, правдоподібних кандидатів на цю роль у палеоантропологів предостатньо.) Справжньою проблемою є: *які чинники викликали перетворення деякої частини особин предкового виду в людські істоти?* Відповідь на це питання залежить в свою чергу від відповіді на два інших: *які основні причини еволюції?* і *чи відрізняється людина радикально від решти живих істот?*

Які основні причини еволюції? Частина вчених переконана, що принципова відповідь дана неodarвінізмом, і справа лише в уточненні деталей. Стосовно людини, це означає, що потрібно просто конкретизувати умови дії відбору і т. п. Інші ж впевнені в неспроможності такого підходу і пропонують альтернативні пояснення, що анітрохи, проте, не переконує прихильників неodarвінізму.

Чи відрізняється людина радикально від решти живого? Відповіді на це питання ще більш полярні. Для того, щоб їх усвідомити, потрібно відкинути в сторону псевдопояснення начебто переходу кількісних змін у якісні. Виниклий в результаті накопичення таких змін людина є біологічно однорідною з іншими істотами, але в той же час і “якісно відмінною”. Тут немає місця для критики цього погляду по-суті, мені він видається марно-

слівством. Принципово є два чітких погляди на природу людини. *Перший*: людина — такий же біомеханізм як і інші, просто складніше організований, свого роду надкомп'ютер, усі "... відмінності можна пояснити за допомогою елементарних біологічних принципів". Красномовною в цьому відношенні є і назва книги, з якої взята цитата: "Ще один неповторний вид". *Другий*: людина гетерогенна, відмінна від решти живого, яскравим свідченням чого є свідомість, мова, мораль; вивести ці феномени з біологічних фактів неможливо. Ці два погляди настільки різні, що між їх прихильниками не виходить навіть справжньої дискусії: аргументи опонентами просто не сприймаються.

Якщо позначити зазначені опозиції словами "дарвінізм" — "антидарвінізм" (погляди на механізм еволюції) і "однорідність" — "гетерогенність" (погляди на єдність людини і живої природи), то отримуємо чотири позиції:

Дарвінізм + однорідність: Дарвін вважав відбір випадкових змін головним фактором еволюції взагалі і людини зокрема. Для пояснення деяких ознак тварин і людини він ввів вчення про статевий відбір. Всі якості людини можна виявити і у тварин, відмінність полягає лише в ступені їхнього розвитку.

Дарвінізм + гетерогенність: Альфред Уоллес — що одночасно з Дарвіном створив теорію природного відбору — вважав, що виникнення людини пов'язане з дією вищої розумної сили, так як відбору недостатньо для пояснення ряду ознак людини.

Антидарвінізм + однорідність: згідно цієї позиції людина сформований тими ж факторами, що і інші організми, але роль відбору при цьому другорядна. Думаю, цього погляду дотримується більшість антидарвіністів.

Антидарвінізм + гетерогенність: роль відбору, знову таки, другорядна, але у виникненні людини брали участь абсолютно специфічні факто-

ри. Християнський еволюціонізм, наприклад, вважає, що Бог особливим чином брав участь у виникненні людини, що і робить його унікальним серед решти живих істот.

На щастя, поряд з цією різноголосицею існують і досить надійно встановлені речі, якими ми і займемося. Іншими словами, питання про механізми утворення людини і про ступінь відмінності людини від інших організмів розглядатися не будуть. Буде ж розглянута філогенія людини як просто одного з видів приматів і її можливе біологічне пояснення. Такий підхід цілком правомірний в рамках *біологічного* курсу.

3.1. Вид *Homo sapiens*

Для біолога безсумнівна вкоріненість людини в земному житті. Вона проявляється буквально у всіх деталях його будови, починаючи від молекул (основні молекулярні компоненти, генетичний код), клітин (еукаріотична клітина з усіма властивими їй органеллами) і органів (такі ж як у інших ссавців, а особливо, приматів) до організму (вкрай близького до решти приматів, особливо ряду вимерлих форм). Тому не дивно, що Лінней, якого важко запідозрити в атеїзмі або еволюціонізмі, починає свою знамениту “Систему природи” з виду *Homo sapiens*, який належить до роду *Homo*, ряду Primates (Примати), класу Mammalia (ссавці). Ще цікавіше те, що в рід *Homo* крім нашого виду, який Лінней позначив як людина денна (*H. diurnus* з епітетом “розумна”, *sapiens*) він включив і людину нічну (*H. nocturnus*, з епітетом “троглодит”, *troglodites*), причому цією “людиною нічною” виявляється орангутанг! Таким чином, за Ліннеєм ми і орангутанг є видами одного роду.

Порівняння ДНК людини та інших приматів переконливо показує їх генетичну спорідненість. Так, наприклад, більше 99% кодуючих послідовностей людини і шимпанзе однакові. Причому ця подібність є такою, що не може бути раціонально поясненою нічим, окрім кривого споріднення.

Справа в тому, що тільки менша частина генома еукаріот є генами, велика ж частина не виконує корисних функцій. І якщо схожість генів можна намагатися, хоча і безуспішно (ступінь відмінностей між гомологічними генами залежить в основному лише від часу, що пройшов з моменту розбіжності еволюційних гілок), пояснити схожістю функції, то коли мова йде про незадіяні частини геному, це виключено. Такими послідовностями є, наприклад, ендегенні ретровірусних послідовності —

сліди інфікування ретровірусами предкової форм або мобільні елементи, що не кодують білків (SINEs), вони не мають ніякого функціонального значення, але є вельми значущими для встановлення родинних зв'язків. Більш того, коли у певного виду організмів відбувається включення такого елемента в геном, то він присутній у всіх нащадків цього виду. Природньо, що і людина успадкувала від своїх предків приматів величезну кількість таких генетичних “міток”. Ці факти роблять неминучим такий висновок: /які б чинники не брали участь у появі людини, вони сформували його з певного виду приматів, що колись існував/.

3.2. Філогенія приматів

Ряди плацентарних ссавців сформувалися в кінці Крейди, але різноманітність форм в межах рядів різко зросла лише на початку Кайнозою. Зараз існує 4700 видів плацентарних ссавців, розподілених по 20-ти рядах. Ці ряди, в свою чергу, відповідно до спільності походження, зібрані в чотири надряди, в один з яких — *Евархонтогліри* (Euarchontoglires) — входять примати (рис. 3.1). Таким чином, найближчими родичами приматів є тупай і шерстокрили, що разом складають групу *Евархонти* (Euarchonta), більш віддаленими — гризуни і зайцеподібні, що утворюють групу Гліри (Glires). Предок Евархонтов, швидше за все, був маленьким (20–30 г), деревним, переважно комахоїдним ссавцем, схожим на сучасних тупай з роду *Ptilocercus* (рис. 3.2).

Палеонтологічні дані говорять про те, що схожі на приматів істоти, що

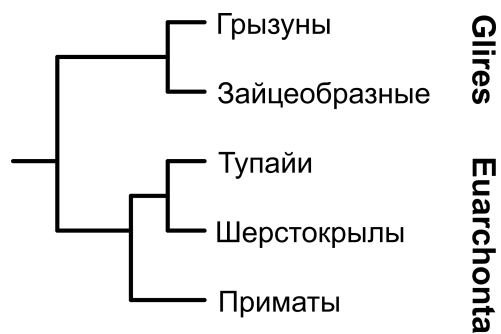


Рис. 3.1: Филогенетичні зв'язки між евархонтоглірами — групою рядів плацентарних ссавців, в яку входять примати

відносяться до групи Плезіадапід (*Plesiadapiformes*), відокремилися від інших Евархонтогліров 65 млн. років тому, на рубежі Мезо- і Кайнозою. Молекулярні датування відносять цю подію до ще більш далекі часів — 90 млн. років тому. Місцем, де виникли плезіадапіди була П.-Америка. Плезіадапіди — одна з найрізноманітніших і добре представлених у викопному стані груп палеогенових ссавців. Відомо більше 120 видів цих тварин, що мешкали в П.-Америці, Європі, Азії і, можливо, Африці. Найдавніші — пургаторії (*Purgatorius*). Всі відомі Плезіадапіди —

невеликі тварини, розміром від миші до кішки, пристосовані до деревного способу життя, частково, до пересування по стовбурах великого діаметра (рис. 3.3). Для Плезіадапід характерні великі різці, що надають їм поверхневу схожість з гризунами. Незважаючи на безліч спільних рис, кожен з родів цього ряду мав безліч своєрідних рис. Так, представники роду плезіадапіс (*Plesiadapis*), який дав ім'я всій групі, відрізнялися від усіх відомих плезіадапід функціонально значущими деталями будови пазурів, рук, плеча та ключиці. Зокрема, плезіадапіс мав порівняно короткі пальці і винятково довгі кігті; це говорить про те, що він гірше пересувався по стовбурах малого діаметра. Різноманітність плезіадапід пов'язана з ростом різноманітності квіткових на рубежі Крейди і Третинного періоду, зокрема, зі збільшенням розмірів плодів і насіння.

Хоча плезіадапіди і схожі на приматів, за сучасними уявленнями вони приматами не є. Справжніх приматів, зокрема, відрізняє від всіх близьких до них форм більший головний мозок, велика конвергенція зорових осей, укорочення морди, а також наявність кісткової пластинки, яка обмежує очну ямку (рис. 3.4).



Рис. 3.2: Сучасна перохвоста тупайя (*Ptilocercus lowii*) — тварина, близька до предків шерстокрилих, тупай і приматів

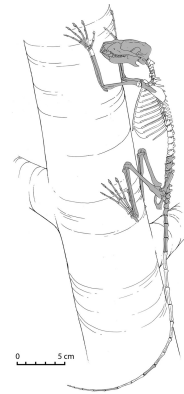


Рис. 3.3: Реконструкція скелета плезіадапіда *Ignacius clarkforkensis*: кістки, не зафарбовані сірим, не знайдені

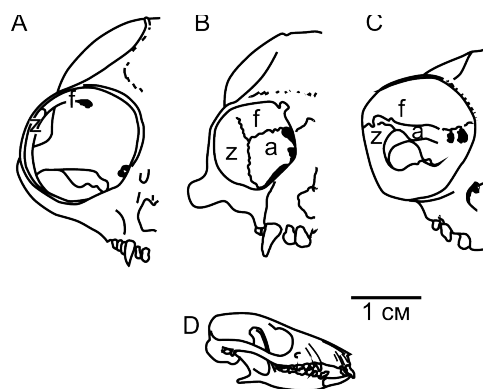


Рис. 3.4: Очниця приматів і плезіадапід. Всі справжні примати (Euprimates) (A, B, C) мають кісткову пластинку, утворену відростками лобової і виличної кісток, що обмежує очну ямку; у плезіадапід же (D) ця пластівка відсутня. Крім того, у гаплорінових (B, C) розвивається ще й кісткова перегородка з лобної, виличної і крилоклиновидної кісток, що повністю відокремлює очну ямку від скроневої ями; у стрепсиринових (A) цієї перегородки немає:

A — лемур, товстий лорі (*Nycticebus coucang*); B — широконоса мавпа, тамарин (*Saguinus sp.*); C — довгоп'ят, (*Tarsius sp.*); D — плезіадапіда *Dryomomys szalayi*. Кістки: f — лобна; z — вилична; а — крилоклиновидна

Для розуміння подальшого необхідно в загальних рисах уявляти класифікацію приматів (рис. 3.7). Усі евпримати (справжні примати) діляться на дві групи, *стрепсиринові* і *гаплорінові*. Ці назви пов'язані з відмінностями в будові носа (рис. 3.5). У стрепсиринових ніздрі збоку розрізані і мають вигляд ком, що відкриваються на оголену частину кінчика носа; крім того є *ринарій* (*rhinarium*) — область вологої шкіри під носом і *вібриси*. У гаплорінових ніздрі не розрізані і відкриваються на рухому, покриту волоссям, верхню губу; ринарій і вібриси відсутні. Крім того, у стрепсиринових морда довша, права і ліва половинки нижньої щелепи з'єднані в не повні-

стю (симфіз підборіддя не зрощений), часто є зубний гребінь, утворений різцями і іклами нижньої щелепи, і призначений для догляду за шерстю. У гаплоринових, відповідно, морда коротша, половинки щелепи повністю зростаються, немає зубного гребеня, зате є кісткова перегородка, що повністю відокремлює очну ямку від скроневої ями (рис. 3.4). Стрепсиринові складаються з двох груп: вимерлих *адаписів* і сучасних *лемурів*.

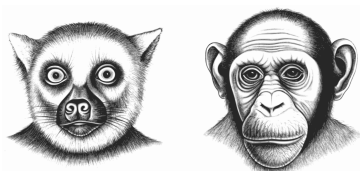


Рис. 3.5: Відмінності в будові лицьової частини Гаплоринових і стрепсиринових приматів



Рис. 3.6: Основні відмінні ознаки широконосих і вузьконосих антропоїдів

Гаплоринові включають три групи: *омоміди* (вимерли), *довгоп'яти* і *антропоїди*. До антропоїдів (*Anthropoidea*) відносяться *мавпи широконоси* (*Platyrrhina*), або *американські*, і *вузьконоси* (*Catarrhina*) або *африкансько-азійські*. Як видно з назви, ці примати розрізняються за будовою носа (рис. 3.6). У мавп Нового Світу хрящова носова перегородка широка, а ніздрі широко розставлені і спрямовані назовні. У мавп Старого Світу носова перегородка вузька, ніздрі ж спрямовані донизу. Крім того, у багатьох широконосих мавп є чіпкий хвіст, на якому вони можуть висіти. Руки широконосих мавп менше пристосовані для хапання, ніж у вузьконосих, оскільки у широконосих великі пальці рук не протиставлені іншим. Гомініди, до яких належить і людина, є підгрупою вузьконосих приматів.

Справжні примати, евпримати (*Euprimates*), з'являються в літописі 55 млн. років тому і походять від плезіадапід. Уже на цій найдавнішій стадії вони можуть бути віднесені до двох вимерлих груп: адаписів (*Adapiformes*), схожих на лемурів (примітивні стрепсиринові) і омоміідів (*Otomyiformes*), схожих на довгоп'ятів (примітивні гаплоринові).

Зазвичай вважається, що найдавнішим відомим евприматом був альтіатласіус (*Altiatlasius koulchii*), описаний на основі знахідки декількох зубів в Марокко і зарахований до омоміідів. Якщо це так, то евпримати виникли



Рис. 3.7: Основні групи вимерлих і сучасних приматів

в Африці. Відповідно до іншої точки зору, евпримати з'явилися в Азії і були близькі до виявленої в Китаї тейярдини (*Teilhardina asiatica*). Тейярдина також відноситься до омоміїдів.

Омоміїди дали початок двом групам: довгоп'ятам і антропоїдам; довгоп'яти є сестринською групою антропоїдів. Сучасні антропоїди чітко відрізняються від інших приматів зрощеним підборідним симфізом, зрощеним лобовим швом і кістковими стінками очної ямки. Виявилось, однак, що ці ознаки з'явилися незалежно в різний час, таким чином, в минулому межа, що відокремлює антропоїдів, виявляється розмитою. Якщо відносити до антропоїдів усіх приматів, ближчих до сучасних антропоїдів, ніж до довгоп'ятів, то найбільш древніми і примітивними антропоїдами є багінія (*Bahinia pondaungensis*) і еосимія (*Eosimias centennicus*), що виникли в середині еоцену, 49 млн. років тому в Азії. Ще ближче до сучасних антропоїдів дві групи африканських приматів: олігопитеки *Oligopithecidae* і парапитеки *Parapithecidae*. Перші з'являються в пізньому еоцені, 37 млн. років тому, другі дещо пізніше — в самому кінці еоцену — на початку олігоцену.

Наступним кроком в еволюції приматів був поділ на вузьконосих і ширококоносих мавп не пізніше, ніж 34–36 млн. років тому. Це ясно з того, що перші безсумнівні вузьконосі мавпи — ранньоеоценові пропліопітеки (*Propliopithecidae*) з Єгипту з'явилися 34 млн. років тому. Рештки ранніх ширококоносих представлені гірше, найдавніша безсумнівна ширококоноса мавпа — браніселла (*Branisella*) знайдена в Болівії і датується пізнім олігоценом, 26 млн. років тому.

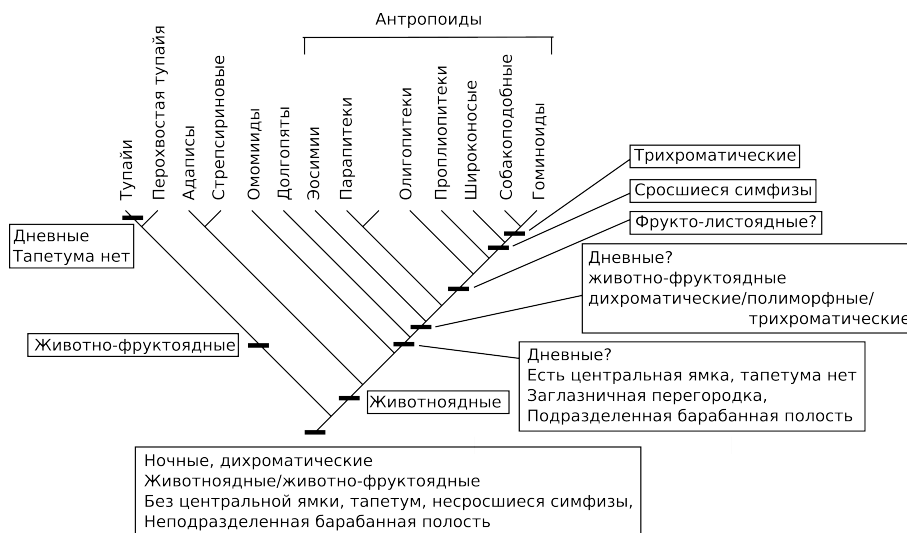


Рис. 3.8: Послідовність змін в харчуванні, способі життя, зорі у приматів

Якщо пов'язувати виникнення і розвиток груп організмів з пристосуванням до середовища, то вимальовується така картина (рис. 3.8). Поява приматів була пов'язана з переходом до нічного способу життя, полювання, керування зором, в нижньому ярусі тропічних дощових лісів. Посилення конвергенції очей служило поліпшенню якості зображення в умовах напівтемряви, коли тварина не може звузити зіницю. Ймовірно, вони, як і тулайї, мали тапетум, що поліпшує нічне бачення. Здобиччю цих ранніх приматів були майже виключно комахи. Кольоровиць зір цих тварин був таким самим, як і у інших ссавців — дихроматичним, двоколірним. Підборідні симфізи були незрослими, а барабанна порожнина середнього вуха суцільною. Соціальна організація цих перших приматів швидше за все була подібною до такої у сучасних нічних стрепсиринових. Лінія, яка призвела до гапlorинових, набула перегородку в порожнині середнього вуха і деякі незвичайні риси зорової системи: тапетум за сітківкою був втрачений, зате з'являється центральна ямка (область найбільшої гостроти зору) і кісткова перегородка, що повністю відокремила очі від м'язів у скроневій ямі. Всі ці особливості зорової системи спрямовані на підвищення гостроти зору. Таким чином, є вагомими підстави вважати, що ці тварини вели денний спосіб життя (пристосування до нічного способу існування у долгопятов розвинулися вдруге). Перехід до денного способу життя маленьких деревних м'ясоїдних тварин, які керуються при полюванні зором, пов'язаний з

колосальними змінами в поведінці і екології. Маленькі, денні, деревні, комахоїдні ссавці рідкісні в тропічних дощових лісах. Ці ранні антропоїди повинні були безпосередньо конкурувати з багатьма видами птахів, які займають подібні ніші; як це їм вдавалося, точно не відомо. Поява вищих антропоїдів (тобто широконосих і вузьконосих) супроводжувалося зрощенням підборідного симфізу. Можливо, це було пов'язано з переходом до харчування більш грубою їжею, такої як незрілі фрукти і листя. Лінія вузьконосих придбала повністю тріхроматичний зір, який вимагає наявності трьох різних опсинів з відмінними піками поглинання світла. Загалом, і двох- і повністю кольоровий зір мають свої переваги. Діхромізм дозволяє легше виявляти приховані об'єкти, обходячи кольорове маскування. Кольоровий ж зір дозволяє легше знаходити червоні фрукти на зеленому тлі або молоді листя.

3.3. Людиноподібні

Гоміноїди (Hominoidea) или *человекообразные* — одно из надсемейств антропоидов — в современной фауне представлены пятью родами: гиббон, орангутан, горилла, шимпанзе и человек. Отличает гоміноїдов отсутствие хвоста, довольно крупные размеры тела и достаточно большой мозг. В прошлом разнообразие человекообразных было гораздо большим: в миоцене (22–5,5 млн. лет назад) в Старом Свете существовало 40 родов и не менее 100 видов гоміноїдов. Возникли гоміноїды в Африке в конце олигоцена; их предками были маленькие ранние антропоиды из семейства *плиопитеки* (Pliopithecidae). Плиопитек был похож на современного гиббона но в отличие от него имел более короткие руки и, возможно, хвост.

Гоміноїди (Hominoidea), або людиноподібні — одна з надродів антропоїдів — в сучасній фауні представлені п'ятьма родами: гіббон, орангутанг, горилла, шимпанзе і людина. Відрізняє гоміноїдів відсутність хвоста, досить великі розміри тіла і досить великий мозок. У минулому різноманітність людиноподібних було набагато більшою: у міоцені (22–5,5 млн. ро-

ків тому) в Старому Світі існувало 40 родів і не менш як 100 видів гоміноїдів. Виникли гоміноїди в Африці в кінці олігоцену; їхніми предками були маленькі ранні антропоїди з родини пліопітеків (*Pliopithecidae*). Пліопітек був схожий на сучасного гібона, але на відміну від нього мав коротші руки і, можливо, хвіст.

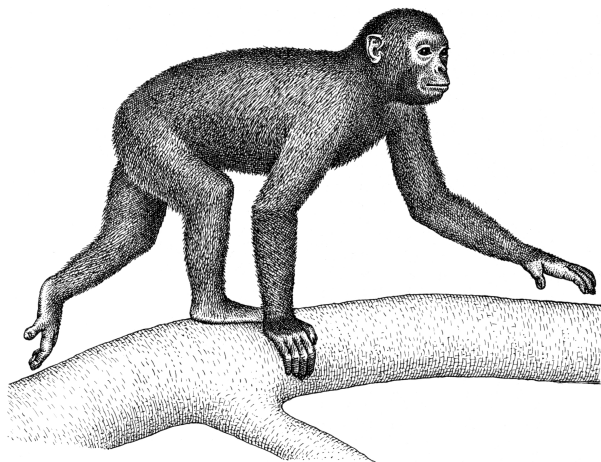


Рис. 3.9: Африканський проконсул. Африканський проконсул (*Proconsul africanus*) був завбільшки з самку павіана, з передніми і задніми кінцівками приблизно однієї довжини. Рухався досить повільно, не був пристосований до стрибків, розгойдування на руках, переміщенню з опорою на суглоби пальців або до наземного способу життя.

Перші людиноподібні сильно різнилися за розмірами тіла. Найдрібніші важили близько 3 кг, а найкрупніші, завбільшки з горилу, — близько 80 кг. Давні гоміноїди відрізнялися один від одного і раціоном: одні харчувалися листям, інші — горіхами і плодами, але більшість надавали перевагу стиглим фруктам. Головна їхня відмінність від сучасних родичів полягає в характері пересування та пов'язаному з ним комплексі анатомічних ознак. У сучасних гоміноїдів дуже багато способів пересування, тоді як міоцени людиноподібні могли тільки ходити на чотириох. Типовим і найбільш вивченим представником цієї групи приматів є проконсул (*Proconsul*) (рис. 3.9). Зараз відомо чотири види проконсула, менший з яких важив 10 кг, більший — до 80. Як і сучасні гоміноїди, він був позбавлений хвоста. Тварину вирізняла велика в порівнянні з нижчими приматами рухливість суглобів: стегнового, гомілковостопного, плечового, зап'ястного, а також кистей і стоп. Збільшення рухливості суглобів стало одним з напрямків подальшої еволюції, і завдяки їй примати змогли освоїти такий унікальний спосіб пересування під гілками дерев, як брахиация, а людина — віртуозно маніпулювати верхніми кінцівками. Але проконсул і його

родичі успадкували і ряд примітивних рис у будові хребта, тазу і передніх кінцівок, через які вони були краще пристосовані до пересування по гілках, ніж по землі. Друга важлива тенденція, помітна у проконсула — збільшення розміру мозку; у африканського проконсула (*P. africanus*) він становив близько 170 куб. см, тобто більше ніж у сучасних мавп того ж розміру. Крім того, проконсул мав ряд особливостей скелета обличчя, характерних тільки для гоминоїдів. Зокрема, у нього перенісся набагато більш пліске, ніж у примітивних приматів; ця ознака збереглася і у сучасних вищих гоминоїдів. Цікаво, що виступаюче перенісся сучасної людини є поверненням до примітивного стану.

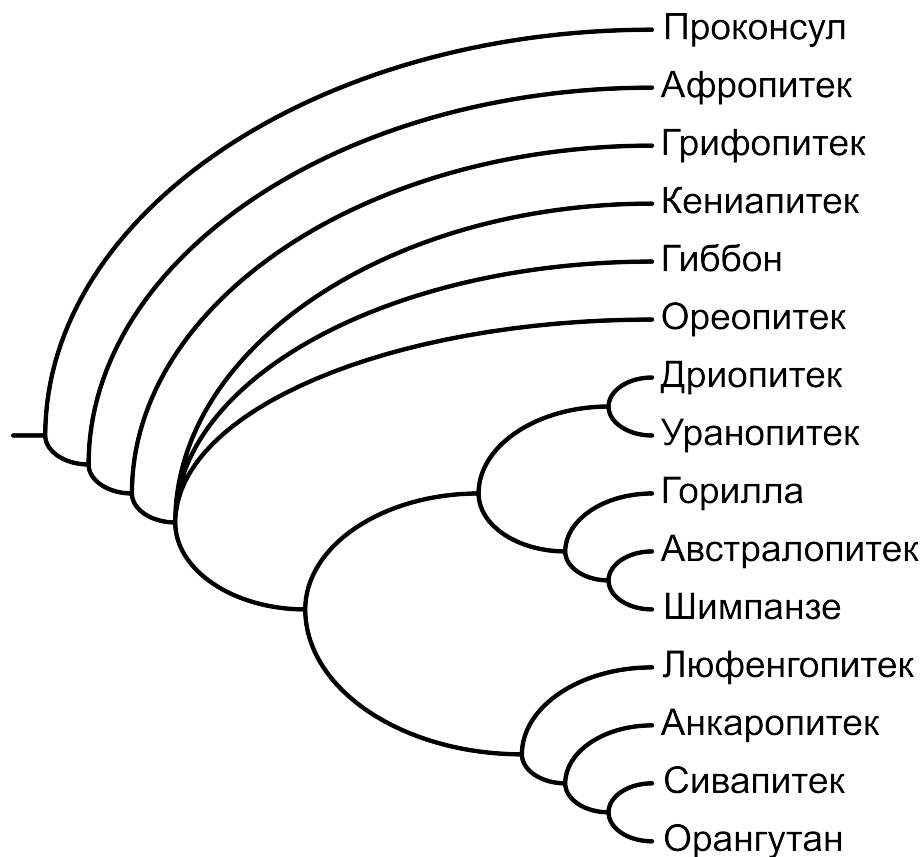


Рис. 3.10: Філогенія гоминоїдів. Філогенія деяких таксонів гоминоїдів

Більшість ранніх Африканських гоминоїдов вимерла. Частина уцілілих разом з багатьма ссавцями, такими як слони, гризуни, свині, антилопи мігрували в Євразію 16,5 млн. років тому по існуючому тоді через падіння рівня моря сухопутному мосту. Предком цих мігруючих приматів, можливо був афропитек (*Afropithecus*), споріднений, в свою чергу, проконсулу

(рис. 3.10). Слідами цієї міграції є залишки геліопітека (*Heliopithecus*) в Саудівській Аравії, що відносяться до того часу, і грифопітек (*Griphopithecus*) в Туреччині. За 1,5 млн. років в Євразії утворилося не менше 8 нових видів гоминоїдів. У них розвинулися ознаки більш сучасних людиноподібних, зокрема, стали масивнішими щелепи і збільшилися жувальні зуби. Як видно з рис. [Fig: hoids], останнім спільним предком всіх сучасних гоміноїдів був грифопітек або близький до нього вид.

Оскільки залишки великих гоминоїдів в період 14–7 млн. років тому в Африці рідкісні, а в Євразії присутні, то логічно зробити висновок, що еволюція людиноподібних в цей час протікала в Євразії. Однак така інтерпретація може виявитися надто прямолінійною: бідність Африканських копалин може бути викликана різними причинами. Дійсно, предки горили і і шимпанзе, які, напевно мешкали в Африці також не виявлені. Останнім часом в цьому напрямку з'явилися зрушення: в Кенії знайдені зуби віком 12,5 млн. років з ознаками, проміжними між горилою і шимпанзе і подібні до зубів дріопітеків. Тому лінія дріопітеків могла еволюціонувати в Африці, і тільки потім поширитися в Азію.

3.3.1. Гомініди

Зараз до *гомінід* (*Hominidae*) (Раніше гомінідами називали лише людину і її безпосередніх прямоходячих предків, а великих людиноподібних мавп відносили до понгид. Однак, молекулярні дані показали, що генетично шимпанзе ближче до людини, ніж до інших людиноподібних. Цей факт привів до нинішнього визначенням гомінідів; наскільки воно вдале —

окреме питання, відповідь на яке не очевидна.) прийнято відносити людину і великих мавп, тобто всіх представників надродина гоминоїдів, крім гібонів (табл. [Tab: hominoidea]).

В середині міоцену, 13 млн. років тому клімат був теплим, Європу покривали субтропічні ліси. Поряд з іншими приматами, в Євразії мешкали дріопітеки (*Dryopithecus*) і сивапітек (*Sivapithecus*) (Рештки, раніше при-

писувані “рамапітекові” (“*Ramapithecus*”), тепер визнані такими, що належали сивапітекові.). Сивапітек зустрічався в Південній Азії, у нього були покриті товстим шаром емалі корінні, потужні щелепи і на перший погляд схожі на бабуїнові передні кінцівки; дріопітек же мешкав в Європі, мав корінні зуби з тонкою емаллю, витончені щелепи і пристосовані для висіння передні кінцівки. У той же час, у них було багато спільного. Обидва були великими гомінідами, з великим мозком: дріопітек мав мозок розміром як у шимпанзе, сивапітек, ймовірно, теж. Аналіз зубів показує, що росли примати досить повільно, пізно досягали статевої зрілості, мали довгу тривалість життя і кожного разу народжували тільки одне дитинча. У обох виявлені адаптації, що дають можливість висіти на гілках дерев. Особливо виразно це проявляється в будові ліктьового суглоба, який міг повністю розгинатися і залишатися стабільним у всьому діапазоні руху. Всі ознаки вказують на те, що дріопітек переміщався так само, як і сучасні гомініди. Велику частину часу *Dryopithecus* ймовірно проводив в кронах дерев. І дріопітек і сивапітек близькоспоріднені сучасним гомінідам.

У пізньому міоцені клімат змінився: в Європі став помірним, у Східній Африці — сухим. В результаті більшість Євразійських гоминоидов вимерли, вижили лише дві групи: дріопітеки і сивапітеки. Зберегтися їм дозволило тільки те, що тварини своєчасно мігрували в області, розташовані на південь від тропіка Рака: сивапітек — в Південну Азію з Китаю, дріопітеки — в Африку з Європи. Сталося це приблизно 9 млн. років тому. У Південній Азії від сивапітека пішов орангутанг, а дріопітек дав початок гілці африканських приматів, до складу якої входять горила, шимпанзе і людина. На користь зв'язку сивапітека з орангутангом, а дріопітеків з африканськими гомінідами говорить, крім іншого, те, що череп діропітека відрізняється *клінорінхією*, як і у африканських мавп і ранніх людей (в профіль обличчя скошене донизу), в той час як у орангутанга, проконсула, гібона, сіаманга має місце *аерорінхія* (обличчя увігнуте, морда піднята вгору) (І все ж таки, походження орангутанга від сивапітека не є безперечним.). За молекулярними даними, лінія орангутанга відокремилася від лінії людини близько

14, горили — 10, шимпанзе — 6–8 млн. років тому.

Отже, згідно з розглянутим сценарієм, африканська гілка гомінідів розвинулася в Євразії, і лише потім мігрувала в Африку. Альтернативний, більш традиційний варіант, згідно з яким її еволюція проходила в Африці, так само можливий, але поки він слабше підтверджений викопними даними.

3.3.2. Гомініни: прямоходячі примати

Більшість палеонтологів визнає, що ключовою адаптацією гомінін є двоногий спосіб пересування, *bipedalism*. У зв'язку з цим виникає ряд питань.

Який спосіб пересування передував двуногості?

Локомоція гомінідів різноманітна, і кожен з основних способів їхнього переміщення висувався як предковий. Найбільш близькі сучасні родичі людини — шимпанзе і горила — пересуваються по землі, спираючись на середні фаланги пальців (). Оскільки останній загальний предок людини і шимпанзе існував *після* відділення гілки горили, але, зрозуміло, *до* виникнення шимпанзе, то логічно зробити висновок, що він пересувався так само, як горила і шимпанзе, спираючись на фаланги пальців. В такому випадку, у гомінін і навіть людини, повинні були зберегтися ознаки, пов'язані із зазначеним способом переміщення. І дійсно, є дві групи таких ознак: одні пов'язані зі зміцненням зап'ястя, інші — з пристосуваннями до вертикально спрямованого навантаження. Переміщення на кісточках в такому випадку є синапоморфією африканської клади. Порівняльна анатомія сучасних антропоїдів і вимерлих гомінін говорять на користь гіпотези про походження двоногих приматів від примату, що переміщався спираючись на кісточки, як сучасні шимпанзе і горила. Якщо це так, то прямоходіння розвинулося не в результаті переходу від деревного до наземного способу життя, а виникло у вже пристосованого до наземного існування примату.

У якому середовищі розвинулося прямоходіння?

7–5 млн. років тому клімат у Східній Африці став значно холоднішим і сухішим. Це, природньо, призвело до скорочення площі тропічних лісів і збільшення площі відкритих ландшафтів. Але популярна раніше ідея, що зв'язує прямоходіння з “виходом в савану”, підтвердження не отримала. Найдавніші прямоходячі Африканські примати — оррорин і ардипітек мешкали в лісах; це говорить про те, що прямоходіння розвинулося в лісистій місцевості.

Які причини переходу до прямоходіння?

Якщо прямоходіння це адаптація, то воно повинно було давати значні переваги в порівнянні з переміщенням з опорою на суглоби пальців рук. Але які саме? Розглядаються різні варіанти; багато хто згоден, що біпедальність давав переваги пов'язані з добуванням їжі і/або її транспортуванням. Наприклад, в умовах більш рідкісної лісової рослинності потрібно витратити більше зусиль на переміщення від одного джерела їжі до іншого. Необхідно також враховувати, що у неповністю біпедальної істоти енергетичні витрати у разі двуногого пересування на 20–30% вище, ніж чотириноного.

Де і коли виникли прямоходячі примати, а також якими вони були?

Відповідям на ці запитання присвячені наступні розділи глави

3.3.3. Найдавніші гомініни

Швидше за все, *ореопітек* до гомінінів не належить; але він цікавий тим, що у нього, очевидно незалежно, виробився ряд ознак, пов'язаних з прямоходінням. Ореопітек Бамбола *Oreopithecus bambolii* виявлений в Тоскані в занедбаних буровугільних шахтах Монте-Бамбола (звідки й походить його видовий епітет) а також на Сардинії в шарах віком 9–7 млн. років. Знайдений майже повний скелет і велика кількість кісток, що робить його

го найбільш добре вивченим міоценовим гоміноїдом. Він мав довгі руки, широку грудну клітку, короткий тулуб, і, подібно до дріопітеків і сучасних великих мавп, був пристосований до висіння на руках і лазання по деревах. Поряд з цими мавпячими ознаками, ореопітек, ймовірно, мав пристосування до пересування на двох ногах. Про це свідчать деталі будови поперекових хребців, таза, стегна, стопи. Можливо, прямоходіння становило значну частку його рухового репертуару. У ореопітека, таким чином, спостерігається мозаїка ознак: примітивних, які поріднюють його з імовірним предком-дріопітеком, і прогресивних, які поріднюють його з прямоходячими приматами. Однак, багато хто мають скептичне ставлення до такої інтерпретації фактів. І тим не менше, якщо б ореопітек був виявлений в Африці, а не на острові в Середземному морі і у нього зберігся товстий шар емалі на корінних зубах типовий для міоценових гоміноїдів, то його цілком могли б розглядати як давнього представника гомінін.

Менше суперечок викликає віднесення до гомінін *сахельантропа* (*Sahelanthropus tchadensis*), котрий отримав своє ім'я від назви "Сахель" — області Африки, прилеглої до півдня Сахари. Сахельантроп незвичайний за багатьма параметрами: великою давниною, місцем знахідки, що розташована на відстані 2500 км від основних східно-африканським "родовищ" гомінін, ймовірним біпедалізмом. Стверджують, що він близький до останнього спільного предка людини і шимпанзе. У Чаді (Центральна Африка) знайдено майже повний, хоча і деформований, череп і осколки нижньої щелепи віком 7–6 млн. років. Мешкав сахельантроп в дуже мозаїчному середовищі, до складу якого входили як галерейні ліси по берегах озера, так і савана. У сахельантропа багато спільних з шимпанзе примітивних ознак: маленький мозок (320–380 куб. см), виступаюче обличчя, похилий лоб, великі м'язи шиї. За деякими параметрами череп подібний до черепа горили. Поряд з цим є і прогресивні ознаки: невеликі ікла, зміщений до центру великий потиличний отвір. Останнє трактується як ознака прямоходіння, однак рішучих доказів біпедалізм немає.

Оррорін (*Orrorin tugenensis*) з Північної Кенії, віком 6–5,8 млн. років,

відомий в основному за залишками зубів і посткраніума (Посткраніум — скелет тіла). Він також, як і сахельантроп, демонструє суміш ознак людини і шимпанзе. На відміну від сахельантропа і більш сучасних гомінін ікла у орроріна великі, як і у мавп. Зате стегова кістка має ряд ознак, що інтерпретуються як свідок біпедалізму. І все ж антропологи застерігають від надто поспішних висновків про прямоходіння орроріна.

Ardipithecus (Ardipithecus), знайдений в Ефіопії, представлений двома видами: *A. kadabba*, віком 5,2–5,8 млн. років і *A. ramidus*, віком 4,4 млн. Більш давній вид, як і слід було очікувати, примітивніший. Що ж стосується ардіпітека рамідія, то його зближують з сахельантропом і людьми малий розмір іклів і зміщений наперед великий потиличний отвір, що функціонально пов'язано з прямоходінням. Спорідненість *Ardipithecus ramidus* з людиною викликає набагато менше сумнівів, у порівнянні з розглянутими вище приматами.

Австралопітеки

Під “австралопітеками” в назві розділу маються на увазі всі ті примати, які коли-небудь були віднесені до цього роду. З накопиченням даних довелося ввести ще два роди: Преантроп і Парантроп, оскільки в іншому випадку рід Австралопітек стає парафілетичним. Цієї більш сучасної класифікації я й дотримуюся.

Австралопітеки жили в Південній і Східній Африці. Найбільш примітними особливостями цієї групи були малі розміри мозку і біпедалізм. Мозок австралопітеків був цілком мавпячим, ймовірно, схожим на мозок останнього загального предка австралопітеків і великих африканських мавп. Зате скелет тіла дуже просунутий: він фундаментально реорганізований в порівнянні з мавпами і специфічний для гомінін. Попросту кажучи, австралопітеки були істотами з мавпячої головою і людським тілом. Перехід від мавпячої локомоції (Локомоція — спосіб пересування.) до людської виглядає дуже різким. Ймовірно, це приклад відсутності перехідних форм в

еволюції. Цілком можливо, що істоти, які б однаково добре бігали як на двох, так і на чотирьох кінцівках, взагалі конструктивно неможливі. І все ж, біпедальність австралопітеків не є цілком ідентичним людському; ймовірно, вони могли більш спритно лазити по деревах. Ознаками арбореалізму (Арбореалізм — деревний спосіб життя.) у них є: викривлені фаланги пальців, велика гороховидна кістка, спрямований вгору плечовий суглоб, воронкоподібна грудна клітина, порівняно короткі нижні кінцівки. Проте, лазання було для австралопітеків заняттям небезпечним. Справа в тому, що шийка стегна у них була навіть довшою, ніж у сучасної людини; з одного боку, це робило їх більш пристосованими до прямоходіння, з іншого ж кістка мала витримувати значно більше згинаюче навантаження, особливо при лазанні. Таким чином, шийка стегна австралопітеків пристосована виключно для прямоходіння; вони не просто ходили на двох ногах, але це був для них єдиний спосіб локомоції. Деякі параметри австралопітеків наведені в табл. [Tab: hominins]. Видно, що вони були дрібніші за сучасну людину, статевий ж диморфізм був виражений сильніше.

Ймовірно, суттєвою складовою раціону австралопітеків були запасуючі підземні частини рослин; дехто навіть бачать в цьому ключовий момент в виникненні і еволюції гомінін. Дійсно, зубна система австралопітеків пристосована до переробки такого роду їжі: жувальні поверхні зубів істотно більше, ніж у мавп, емаль товста, жувальні м'язи потужні. Досить давно відзначені паралелі в морфології зубів ведмедів, свиней і гомінін, пов'язані з адаптацією до поїдання значної кількості підземних запасуючих органів рослин. Далі, в той час, близько 4 млн. років тому, заледеніння привело до скорочення площі лісів і поширенню саван. У саванах бо набагато більше рослин з підземними запасуючими органами: в дощових лісах 29 видів мають бульби, в савані — 69. Але численніша не тільки кількість видів, але і біомаса бульб. У танзанійській савані біомаса бульб, що вживаються в їжу аборигенами, становить 40000 кг / кв. км, в дощових лісах — 100 кг / кв. км. Тобто, різниця є не меншою, ніж в 400 разів, або на два порядки за величиною. Природно, в таких умовах зміна раціону в бік

споживання великих кількостей бульб було вигідною. У грацильних (Від лат. — тонкий, стрункий.) австралопітеків (преантропов і власне австралопітеків) перехід на харчування бульбами відбувався в ті пори року, коли знижувалася доступність легкозасвоюваної їжі, такої як фрукти, насіння, мед, комахи, м'ясо; шимпанзе в такій ситуації починають поїдати листя. Одна з ліній австралопітеків — Парантроп, перейшла на підземні запасуючі органи рослин як основу харчування.

Зараз відомо досить багато видів “австралопітеків”, ми розглянемо лише найбільш відомі.

Преантропи

Зараз відомо два види преантропів: і (характеристики в табл. [Tab: hominins]). Слід мати на увазі, що навіть в сучасній літературі їх продовжують іменувати «австралопітеками». *Preanthropus anamensis* є найпримітивнішим з австралопітеків, на сьогодні немає даних, які б виключали можливість того, що він є предком преантропа афарського. Про посткраніума відомо небагато, проте можна стверджувати, що він був прямоходячим. Зате в 1974 р Д. Джохансоном в Хадарі (Ефіопія) був знайдений на подив повний скелет самки преантропа афарського, який отримав ім'я “Люсі”. Тому велика частина міркувань про спосіб пересування ранніх гомінін базується на рештках преантропа афарського. Всебічний аналіз підтвердив, що двоногий спосіб пересування був для нього основним. На біпедалізм вказує не тільки його скелет, але і знайдені в Летолі ланцюжки слідів віком близько 3,5 млн. років явно належать істотам, що пересувалися подібно нам.

Хоча зуби преантропа і годилися для переробки грубої рослинної їжі, це не означає, що бульби становили основу його раціону. Ретельний аналіз мікрозносу зубів показав, що дієта цього примата була подібна до такої горил, що звичайно, не виключає використання грубої їжі в короткі, але критично важливі періоди дефіциту звичайних ресурсів.

Австралопітеки

Австралопітек африканський (*Australopithecus africanus*) (табл. [Tab: hominins]) був відкритий в 1924 р Дартом в Південній Африці. Дарт знайшов череп дитини 3–4 років, так званий “Бембі з Таунга”, що напрочуд добре зберігся. Дарт абсолютно правильно інтерпретував свою знахідку, як таку, що знаходиться на магістральній лінії еволюції людини, проте його розуміння довгий час не зустрічало підтримки, адже тоді здавалося, що людина еволюціонувала в Європі чи Азії. Лоб у австралопітека африканського вище, обсяг мозку більше, обличчя коротше, надбрівні дуги виступають менше, статевий диморфізм виражений слабше, ніж у преантропа афарського. Поряд з африканським існували й інші види австралопітеків: *A. bahrelghazali*, *A. garhi*, але за них відомо набагато менше.

Парантропи

Так само як і преантропів, їх часто називають австралопітеками. Парантроп представляє лінію робустних (Від лат. — сильний, потужний, могутній.) австралопітеків. Її можна розглядати як результат пристосування до харчування грубою рослинною їжею; запасуючі підземні органи рослин могли становити головну частину їхнього раціону. Жувальні м’язи, щелепи і корінні зуби були у них розвинені значно сильніше, ніж у грацильних форм. Основні відмінності підсумовані на рис. 3.11.

Існувало не менше трьох видів парантропів: парантроп ефіопський (*P. aethiopicus*), бойса (*P. boisei*) і могутній (*P. robustus*). Характеристики їх наведені в таблиці [tab: hominins]. Видно, що робустні австралопітеки за розмірами практично не відрізнялися від грацильних; Парантроп могутній, незважаючи на свій епітет, фактично не перевищував африканського австралопітека і був менший за преантропа афарського.

Fig. Філогенетичне дерево австралопітеків. Одне з можливих філогенетичних дерев австралопітеків і ранніх представників роду *Homo*. На картах вказані ареали кожного з видів. Питаннями позначені гіпотетичні відсутні

Австралопітек африканський
(*Australopithecus africanus*)

Парантроп могутий
(*Paranthropus robustus*)

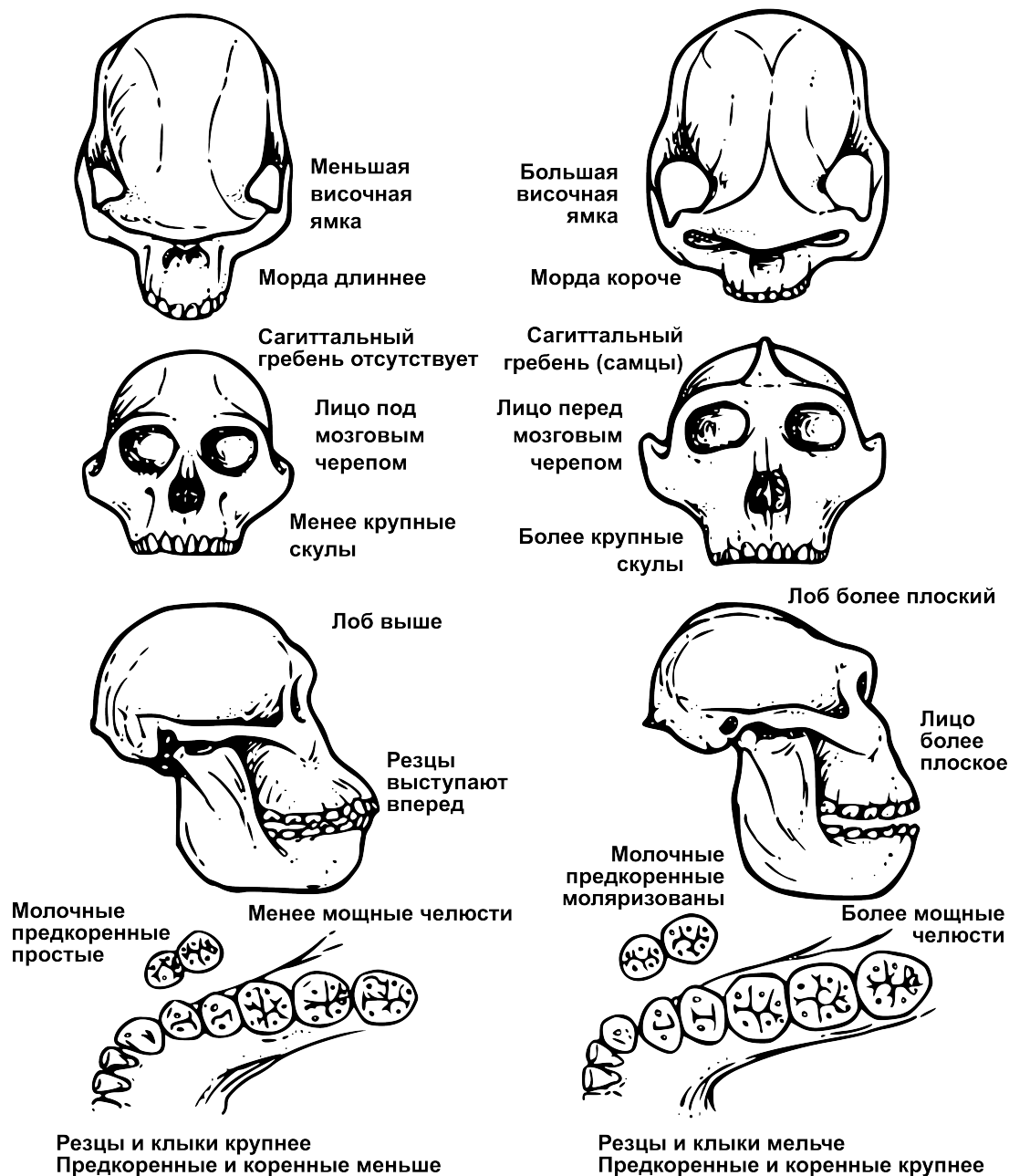


Рис. 3.11: Порівняння краніодентальних характеристик грацильних і робустних австралопітеків

ланки.

Хоча робустний напрямок традиційно вважається тупиковим, в деяких аспектах парантропи перевершували інших австралопітеків. Це стосується перш за все більшого розміру мозку; збільшення мозку у парантропів і людей можна розглядати як еволюційний паралелізм. Оскільки разом з кістками парантропа бойса знаходять оброблену гальку, не виключено, що вони вміли використовувати каміння для своїх цілей. Більш пласке обличчя і ма-

ленькі ікла також робили їх на вигляд більш людиноподібними.

3.4. Людина

Кого зараховувати до роду людей? Іншими словами, яку з викопних форм вважати ще “австралопітеком”, а яку такою, що належить вже до людей? На це питання немає загальноприйнятої відповіді. Коли мова йде про цю межу, палеоантропологи на практиці виходять з визначення Б. Франкліна, згідно з яким людина це тварина, що виготовляє знаряддя. Сучасні тварини можуть використовувати предмети, але знарядь не виготовляють; але чи достатньо цього для того, щоб вважати виробника знарядь людиною? Як зазначив Б. Ф. Поршнєв, темп зміни знарядь не перевищував темпу біологічної еволюції самих гомінін аж до появи людини сучасного типу. На зразок того, як птаці кожного виду в’ють відповідні гнізда. А раз так, то і використання для їх виготовлення людського розуму, що спирається на мову (або породжується мовою), сумнівно. Мова принципово відмінна від комунікації тварин, тому могла б служити визначенням людини, але як дізнатися по кістках, чи говорив їхній власник? Основу для здогадок дає той факт, що кістки черепа ростуть не самі, а у відповідь на церебральний тиск. Це призводить до відповідності форми і об’єму мозку і внутрішньочерепної порожнини. Таким чином, по палеонтологічних залишках можна робити висновки про анатомію мозку. Цей підхід — основа палеоневрології, яка вивчає природні або штучні ендокласти (зліпки), які відтворюють деталі зовнішньої морфології мозку. Мова передбачає розвиток певних структур мозку, про що можна судити по ендокласту. Але наскільки надійні висновки? Якщо пригадати, що навіть цілком механічно зрозуміла і відбита в кістках властивість прямоходіння викликає стільки дискусій, то що можна сказати про такий “тонку” справу як мова? До цих критеріїв ще додають абсолютний розмір мозку більший за 600 куб. см і протиставлений великий палець. Ясно, що всі ці критерії незадовільні, або з практичних, або з теоретичних причин.

Багато антропологів згодні з тим, що “олюдненню” сприяло включення до раціону м’яса великих тварин. Вважалося самоочевидним, що стародавні люди добували його полюванням. Однак, насправді, полювати посправжньому стала лише людина розумна, всі попередні форми були падальщиками. До цього несподіваного висновку прийшов спочатку радянський історик Б. Ф. Поршнєв, а потім і західні вчені. Справді, на верхньому ярусі трофічного ланцюга, що займається хижаками, панує жорстка конкуренція, оскільки кількість доступної енергії падає при переході з ярусу на ярус приблизно в 10 разів. У приматів не було ніяких біологічних можливостей потрапити в екосистему савани або рідколісся в якості хижаків. Починаючи з австралопітеків і закінчуючи, можливо, неандертальцями, гомініни вміли лише знаходити і освоювати кістяки і трупи померлих і вбитих хижаків тварин. Уже австралопітеки, очевидно, вміли добувати кістковий мозок розколюючи кістки камінням. Прямоходячі вищі примати-розбивателі одночасно повинні були бути і носильщиками, оскільки відповідне каміння є не скрізь. Західноафриканські шимпанзе також можуть переносити кам’яні знаряддя до місця знаходження їжі: камені служать їм молотом і ковадлом, щоб розколювати тверді горіхи коли (тропічне дерево з родини мальвових). Однак вони не переносять каміння на великі відстані, людина уміла ж переносила камені на відстань до 10 км. Наступний етап був пов’язаний з появою приматів, їх традиційно вже називають “людьми”, які вміли розколювати камені для отримання ріжучих поверхонь. За допомогою відщепів вони могли вже обробляти туші тварин. Знаряддя стародавньої людини в основному і годилися для оброблення туш і розбивання кісток, зброї як такого, ймовірно, не існувало. Ситуація радикально змінилася, та й то не відразу, лише з появою людини сучасного типу.

Вуд і Коллард, намагаючись окреслити межі роду, прийшли до висновку, що рід — це вид або монофілетична група видів, що займає одну адаптивну зону. Якщо пригадати сказане вище про харчування гомінінів, то виходить, що до роду «людина» потрібно віднести лише один вид -, оскільки всі попередні форми були падальщиками (Самі Вуд і Коллард такого висновку

не роблять.). Це несподіваним чином збігається з радикальними поглядами вже згадуваного Б. Ф. Поршнева, котрий давно стверджував, що людина — це лише наш вид, всі інші “люди” були просто розвиненими тваринами.

Далі ми коротко розглянемо гомініни, які зазвичай відносять до роду людина.

3.4.1. Найпримітивніші *Homo*

Людина уміла

Homo habilis — найдавніший і примітивний кандидат на приналежність до людського роду, жив у Східній та Південній Африці. За всіма основними параметрами він ближче до австралопітеків, ніж до решти *Homo* (табл. [Tab: hominins] на стор.). Не дивно, що лунають голоси за виключення його з людей і віднесення до австралопітеків. У той же час, в шарах віком 2,6–2,3 млн. років з’являються примітивні знаряддя, чоппери, що являють собою оббиту з одного боку гальку. Можливо, їх виготовляв .

Людина рудольфська

H. rudolfensis (Табл. [Tab: hominins]) відрізняється від хабилиса великим розміром мозку і більш схожими на наступні види *Homo* будовою тіла і вагою. Тому він краще підходить на роль проміжної ланки між австралопітеком і більш сучасними людьми; мешкав в Східній Африці.

3.4.2. Форми, близькі до *Homo erectus*

При несколько упрощенном подходе все рассматриваемые в этом разделе виды можно отнести к так называемому человеку прямоходящему, .

Людина працююча

H. ergaster (Табл. [Tab: hominins] на стор.) Раніше вважалася формою людини прямоходячої. З’явилася в Африці і є черговим кроком на шляху до

сучасної людини. Фізично вона була набагато більшою за австралопітеків (зріст 180 см) і мала досить великий мозок. Ще важливіше його технічні успіхи: виготовлення набагато досконаліших двосторонніх рубил і освоєння вогню. Крім того, ці люди навчилися будувати житла з гілок, укріплених колом з каміння; відбувалося це близько 2 млн. років тому.

Людина прямоходяча

H. erectus можливо походить від африканського приблизно 1,6 млн. років тому і вимер близько 200 тис. років тому. Він був таким же великим, як і людина працююча і нижче голови дуже схожий на нас. Людина прямоходяча мала низький широкий череп з надбрівними дугами і сагітальним гребенем. Стінки черепа дуже товсті, так що при обсязі мозку 800–900 мл голова була такого ж розміру, як у сучасної людини. Пізніші *erectus*'и, що жили 700–500 тис. років тому, мали головний мозок об'ємом приблизно 1100 мл. На відміну від всіх раніше існуючих гоминин, людина прямоходяча не залишилася в Африці, а мігрувала, розселившись по Європі і Східній та Південно-Східній Азії. За одними даними міграція почалася понад один мільйон років тому, але не раніше 1,4, судячи зі знахідок в Убейда (Ізраїль). За іншими, — це сталося набагато раніше, близько 1,9 млн. років тому. (Якщо останнє підтвердиться, азіатського *erectus*'а треба вважати 'ом, що зміг розселитися). Людина прямоходяча була відкрита Е. Дюбуа і описана під ім'ям "пітекантроп", *Pithecanthropus erectus*. Схожі залишки (до 300 індивідуумів) були виявлені в печері Чжоукоудянь під Пекіном. Вони були описані як "синантроп", *Sinanthropus pekinensis*. У 50-і рр. XX ст. Майр припустив, що всі ці знахідки, а також деякі інші, зроблені в Азії і Європі, відносяться до одного і того ж широко поширеного виду: людині прямоходячої. Африканські *erectus*'и вимерли близько 500 тис. років тому, Азійські проіснували ще принаймні 300 тис. років.

Людина георгійська

H. georgicus Віком 1,8 млн. років відкритий у 2000 р неподалік від м. Дманісі (Грузія). Спочатку авторами відкриття був класифікований як . Ці люди були не набагато більше людини вмілої; обсяг самого меншого з черепів —

600 куб. см також відповідає параметрам. Там же знайдено примітивні знаряддя — чоппери. Знахідка розцінена як сенсаційна так як раніше вважалося, що першим з Африки мігрував набагато більший, “головатий” і вмілий причому набагато пізніше, близько 1,4 млн. Років тому. Але є й інша точка зору, згідно з якою це просто різновид . Цей погляд підтверджується знахідкою в Кенії (Африка) черепа віком 1,55 млн. років і схожого з найменшим з черепів, знайденим в Дманісі. У такому випадку людина прямоходяча був надзвичайно мінливою. Як би там не було, таких примітивних Ното за межами Африки ще не знаходили.

Людина флореська

H. floresiensis — ще одна сенсація останніх років. На острові Флорес (Індонезія) ще у 1998 році були виявлені кам’яні знаряддя віком 800 тис. років. Тепер же знайдені останки людини віком близько 18 тис. років, зростом 1 м і об’ємом мозку 380куб. см, а також кам’яні знаряддя! Автори знахідки вважають, що “хоббіт” (так прозвали цього крихітного чоловічка), це людина прямоходяча, що стала карликом в острівних умовах. Знахідка рязюча за багатьма параметрами. По-перше, звичайно, екстремально малим розміром мозку. Розміри тіла відразу викликають думку про пігмеїв, але у пігмеїв мозок за розміром майже такий же як і у інших людей, тут же він менше, ніж у шимпанзе! І все ж це не заважало хоббіту виготовляти кам’яні знаряддя, причому такого рівня складності, який раніше вважався доступним тільки *Homo sapiens*. По-друге, вона показала, наскільки людина є підпорядкованою тим же еволюційним закономірностям, що і інші організми. Дійсно, острівна карликовість добре відома, наприклад на Мальті і

Сицилії менш ніж за 5000 років чотириметрові слони стали однометровими. Аналогічним чином, на Флоресі карликовими стали слони-стегодони. Дивно, що і люди стали ліліпутами. По-третє, вражає, що близький до людини прямоходячої вид дожив майже до наших днів, а не вимер сотні тисяч років тому.

Homo antecessor

знайдений в Іспанії; вік останків становить 800 тис. років. Це одна з найдавніших знахідок людини в Європі. Голова мала незвичайну суміш характерних рис неандертальця і сучасної людини. У них були великі надбрівні дуги, довга та низька черепна коробка, масивна нижня щелепа без підборіддя і великі зуби, як у неандертальця. Обличчя, навпаки, було відносно плоским і не видавалося вперед, тобто було схожим на обличчя сучасної людини. Обсяг мозку близько 1000 куб. см.

Гейдельберська людина

H.heidelbergensis Може вважатися пізньою формою людини прямоходячої. Жив 0,6–0,2 млн. років тому по всьому Старому Світу. Назва дана за місцем першої знахідки. За багатьма параметрами близький до неандертальцю, тому розглядається як форма, перехідна між людиною прямоходячою і неандертальцем; можливо, хоча і більш сумнівно, що він був також предком людини розумної.

3.4.3. Людина неандертальська

жив в інтервалі ≈ 200 –29 тис. років тому. Це порівняно однорідна група, яка мешкала в Європі і Західній Азії. Голова була великою, подовженою, з великим потиличним бугром, обсяг мозку більше, ніж у сучасної людини. На людину прямоходячу схожий товстими стінками черепа, потужними надочноямковими валиками, похилим чолом, відсутністю підборіддяного виступу. Обличчя з великим носом сильно виступало вперед. Неандерталь-

ці були нижчими і кремезнішими за сучасну людину, що розцінюється як пристосування до холодного клімату.

Знаряддя неандертальців називаються мустьєрськими і є кроком вперед, у порівнянні з чоперами і рубилами. Основним нововведенням було використання відщепів. Суворі льодовикові зими переживали завдяки використанню одягу і житла, що обігрівалося. Неандертальці першими почали систематично ховати мертвих. Поховання носило ритуальний характер: мертві вкладалися в позу сплячої на боці людини, забезпечувалися необхідними для загробного життя предметами. Неандертальці доглядали за своїми хворими і пораненими. Як і у їх попередників, відзначається канібалізм.

Раніше неандертальців вважали підвидом, тепер же виділяють в окремий вид. Цей висновок ґрунтується як на анатомічних, так і на молекулярних даних. При порівнянні фрагментів мтДНК, виділеної з останків неандертальця, з мтДНК сучасної людини були знайдені істотні відмінності: вони відрізнялися один від одного в середньому по 27 нуклеотидним позиціях з 370 досліджених. Якщо порівняти мітохондріальні ДНК двох сучасних людей, то середня різниця буде дорівнює лише 8 нуклеотидам. Розрахунки показують, що наш спільний з неандертальцем предок жив приблизно 500–700 тис. років тому. Аналіз ДНК дозволив зробити висновок, що обмін генами між людиною і неандертальцем не відбувається або був мізерно малий. Найімовірніше, це зовсім окремі, паралельні еволюційні гілки, що пішли від загального предка.

Fig. Філогенетичне древо роду *Homo*. Філогенетичне древо і географічне поширення роду *Homo*

3.4.4. Людина сучасного типу

Рубікон, що відокремлює анатомічно сучасну людину від архаїчного попередника було перейдено між 300 і 100 тис. років тому в Африці. Це підтверджується двома рядами даних: палеонтологічними і молекулярними.

Найдавніші, надійно датовані і добре збережені залишки людини сучасного типу, були знайдені в Ефіопії. Вони мають вік 160 тис. років і класифіковані як новий підвид людини розумної: *Homo sapiens idaltu* (рис. [Fig: idaltu]). Це разюче збігається з деякими генетичними датировками, що дають цифру 156 тис. років.

Fig. *Homo sapiens idaltu*. Портрет *Homo sapiens idaltu* з обкладинки журналу Nature (vol.423, 12 June 2003). Так міг виглядати предок усіх сучасних людей: черношкірий чоловік з Ефіопії.

Fig. Дивергенція популяцій людини. Дивергенція популяцій людини в часі. Стрілки вказують мінімальний час, що минув між відділенням еволюційних гілок (за час генерації взято 25 років).

Порівняння мітохондріальної ДНК сучасних людей вказує на африканський центр походження *Homo sapiens*. В Африці є всі основні лінії мтДНК людства, але тільки частина з них зустрічається поза Африкою. Цей факт можна пояснити, тільки прийнявши африканську модель походження людини. Більш того, всі ці мтДНК походять від однієї жінки, яка жила за оцінками ≈ 200 тис. років тому. Останнє твердження отримало назву “гіпотеза мітохондріальної Єви”.

Чисельність цієї вихідної популяції не перевищувала 10 тисяч. Таким чином, усі більш ніж 6 млрд. сучасних людей є нащадками такої малої кількості прабатьків. Використання ДНК-маркерів дозволяє встановити, коли почалося утворення локальних популяцій людини, що утворювалися з його розселенням з Африки по планеті. Приблизно 71–142 тис. років тому почалося виникнення різноманітних популяцій в межах Африки. Потім, 50–100 тис. років тому, почалася експансія за межі Африки (рис. [Fig: outofafr]).

В Європі, за археологічними даними, сучасні люди з’явилися близько 40 тис. років тому. Свідченням цього є предмети мистецтва і знаряддя того часу, більш витончені, ніж ті, що виготовлялися неандертальцями. Найдавніші викопні рештки сучасної людини в Європі — нижня щелепа з підборідним виступом, віком 35 тис. років, знайдена в Румунії. Викопних людей сучасного типу в Європі називають кроманьонцями.

На закінчення, необхідно підкреслити, що антропогенез не був схожий на пряму лінію, точки якої утворені видами. Навпаки в будь-який час (крім сучасності) ми бачимо пучок близьких форм. Причому еволюціонуючі лінії незалежно набували подібні ознаки. Тому об'єктивні труднощі знаходження прямих предків не повинні затуляти того факту, що їх причина частково в тому, що підходящих кандидатів занадто багато.

Частина II

Деякі узагальнення

Розділ 4

Швидкості еволюції

Швидкість еволюції — кількість еволюційних зміни за одиницю часу. Виміру піддаються різні аспекти еволюційних змін; відповідно виділяють *генетичні*, *морфологічні* та *таксономические* швидкості еволюції. Кожна з них може бути виміряна по-різному. Наприклад, генетична швидкість може бути оцінена по швидкості заміщень нуклеотидів в ДНК або за швидкістю генних перебудов. Природно, що швидкості ці дуже різні, так як різними є процеси, що лежать в їх основі. Ми не будемо розглядати тут генетичні швидкості, так як вони можуть бути виміряні безпосередньо лише на досить маленьких часових відрізках, навіть з огляду на виділення ДНК з деяких вимерлих організмів. Навпаки, вимір морфологічних і таксономічних швидкостей можливий на величезних інтервалах часу, хоча і пов'язаних із значними труднощами.

4.1. Морфологічні швидкості

Перш за все, потрібно ввести кількісні мірки для морфологічних швидкостей еволюції.

4.1.1. Одиниці вимірювання

1 дарвін.

Одна з одиниць вимірювання морфологічної швидкості була запропонована Холдейном і названа на честь Чарльза Дарвіна (d). Якщо розміри x певної структури змінюються за час t , то миттєва швидкість зміни записується як dx/dt . Для порівнянності потрібно використовувати не абсолютні, а відносні зміни розмірів, що може бути виражено як dx/xdt . Взевши до уваги той факт, що похідна $\ln x$ дорівнює $1/x$ отримуємо:

$$\frac{1}{x} \frac{dx}{dt} = \frac{d(\ln x)}{dx} \frac{dx}{dt} = \frac{d(\ln x)}{dt} \approx \frac{\ln x_2 - \ln x_1}{t}, \quad (4.1)$$

де x_1 — початковий, x_2 — кінцевий розмір структури в довільних одиницях, а t інтервал часу в мільйонах років. Так як різниця логарифмів дорівнює логарифму частки, то значення розмірів знову таки виходять відносними, що, звичайно, добре. Морфологічні параметри можуть бути виражені в будь-яких одиницях, наприклад лінійних, квадратних, кубічних. Але порівнювати при цьому швидкості в Дарвінах можна лише для параметрів однакової розмірності, що вже не так добре. Підставивши відповідні значення в формулу (4.1), отримаємо значення швидкості в Дарвінах. 1 дарвін відповідає зміні розмірів в e (підстава натурального логарифма, $\approx 2,718$) разів за 1 млн років. На практиці 1 дарвін відповідає збільшенню або зменшенню розмірів на $1/1000$ за 1000 років. Обидва параметра в визначенні дарвіна — і e , і мільйон років неінтуїтивні і цілком довільні. Особливо довільним виглядає вимір часу в мільйонах років: яке це має біологічне значення? Більш того, така мірка часу мимоволі наводить на думку, що еволюція здійснюється вкрай повільно, інакше навіщо її міряти в мільйонах років? Одиниця швидкості “дарвін” не знайшла широкого застосування.

1 Холдейн.

Холдейн висловлював і інші ідеї щодо вимірювання швидкостей еволюції. Вони були розвинені Гингерічем ([6]), який ввів одиницю швидкості, названу їм Холдейном. 1 Холдейн — зміна розмірів на одне стандартне відхилення за покоління. Для вимірювання швидкостей еволюції в Холдейнах одиничних знахідок недостатньо: потрібні дві групи зразків, що відносяться до двох різних моментів часу. Вимірявши ці зразки потрібно обчислити:

1. логарифм кожного результату вимірювання, знайти середнє цих логарифмів в кожній з двох груп (\bar{y}_1, \bar{y}_2), а потім різницю між середніми $d = \bar{y}_2 - \bar{y}_1$;
2. об'єднане стандартне відхилення, s_p , рівне $\sqrt{s_p^2}$, де $s_p^2 = ((n_1 - 1)s_1^2 + (n_2 - 1)s_2^2)/(n_1 + n_2 - 2)$, де s_1 і s_2 суть стандартні відхилення для логарифмів результатів вимірювань в обох групах;
3. інтервал часу між зразками, $I = t_2 - t_1$ виражений в поколіннях.

Тоді швидкість еволюції в Холдейнах дорівнює:

$$N_{\lg I} = D/I, \quad \text{де} \quad D = d/s_p. \quad (4.2)$$

Холдейн, як одиниця вимірювання швидкості, має ряд переваг перед Дарвіном. По-перше, стандартне відхилення — природна міра мінливості, а покоління — найбільш природна одиниця для еволюційного часу. По-друге, можна безпосередньо порівнювати між собою швидкості для лінійних розмірів, площ і об'ємів структур. По-третє, за допомогою нижнього індексу, $\lg I$ при швидкості еволюції вказується, на скільки поколінь відстоять між собою вимірювані зразки. Важливість цієї інформації пов'язана з фактом, зазначеним вже у 1959 Куртеном. Так, він виявив, що швидкість еволюції ссавців в голоцені (після льодовикового періоду) становила 12,6 d, в плейстоцені — 0,5 d, а в третинний період — всього лише 0,02 d.

Куртен запропонував два можливих пояснення: 1) відмінності в швидкостях пов'язані з кліматичним чинником; 2) низькі третинні швидкості можуть бути артефактом, помилкою усереднення — виміряні зразки поділяють мільйони років, протягом яких швидкість могла як завгодно коливатися. Правильним виявилось друге пояснення. Виходить, що швидкість морфологічної еволюції, в чому б ми її не вимірювали, залежить від величини часового інтервалу, на якому її вимірюють! Тому значення швидкостей, виміряні на різних інтервалах, безпосередньо порівнювати не можна. Нижній індекс при швидкості якраз і інформує про значення інтервалу вимірювань. Наприклад, якщо між зразками відстань 5 тисяч поколінь, і ми отримали значення швидкості в 0,01 Холдейна, то це слід записати $H_{3,7} = 0,01$ холдейнів (так як $\lg 5000 \approx 3,7$). Оскільки еволюція йде виключно шляхом накопичення генетичних відмінностей між поколіннями, то найбільший інтерес представляє величина H_0 — швидкість, виміряна на інтервалі в одне покоління ($\lg 1 = 0$). Це шлях, який еволюція може пройти за одне покоління, так звана *внутрішня швидкість еволюції*, до обговорення якої ми повернемося трохи пізніше.

4.1.2. Парадокс Холдейна

Дані Куртена, про які йшлося, — одна з ілюстрацій парадокса Холдейна. Задовго до Куртена Холдейн також отримав дуже низькі значення швидкостей еволюції в разі третинних коней. Так, у теоретичних коней висота паракона (паракон — основний горбок на коронці верхніх корінних зубів) збільшилася з 4,67 мм у *Hyracotherium* до 8,36 мм у *Mesohippus* за 16 млн років. Застосовуючи формулу (4.1) отримуємо: $(\ln 8,36 - \ln 4,67)/16 = 0,036$ d. Але в експериментальних умовах зміни такого масштабу відбуваються за кілька десятків поколінь, що дає значення швидкостей в кілька тисяч дарвінів! Цей контраст і становить сутність парадоксу Холдейна: чому швидкість еволюції у палеонтологічному літописі є так неймовірно низькою? Для забезпечення такого черепащачого темпу змін ніякого від-

бору не потрібно. Припустимо, що особини з великим паракондом мають більше шансів вижити, а з меншим — загинути. Розрахунки показують, що для підтримки такої швидкості змін було б достатньо, щоб в кожному поколінні вибірково гинула лише одна особина на мільйон! Зрозуміло, що така смертність не відрізняється від випадкової.

4.1.3. Внутрішня швидкість

Гингеріч на величезному фактичному матеріалі, зібраному різними дослідниками, довів припущення Куртена: значення швидкості залежать від тривалості часового інтервалу, на якому ця швидкість вимірюється. Причому, чим більший часовий інтервал береться, тим меншою виходить швидкість еволюції, і навпаки. Ця зворотна залежність швидкості від часу ясно видно на рис. 4.1. У палеонтологічному масштабі часу швидкість еволюції вкрай мала: близько 10^{-7} – 10^{-3} холдейна або стандартних відхилень за покоління. У мікроеволюційному масштабі часу швидкості є набагато вищими і становлять 10^{-1} – 10^{-2} стандартних відхилень за покоління.

Але найцікавіше, що якщо продовжити прямі на рис. 4.1 до перетину з віссю ординат, щоб дізнатися швидкість еволюції за одне покоління, то всі вони дають значення, що лежать в діапазоні 1–0,1 холдейна. Таким чином, дані на всіх графіках показують, що за одне покоління популяція може змінитися на 1–0,1 стандартне відхилення, в середньому — на 0,2 стандартних відхилень. В основі еволюції лежать відмінності між двома послідовними поколіннями, тому справжня швидкість еволюції в еволюційному масштабі часу і є H_0 , зміна за одне покоління. Вона може бути названа *внутрішньою швидкістю еволюції* і визначає верхню межу для темпу еволюційних перетворень.

Внутрішня швидкість еволюції, про яку свідчать і сучасні і палеонтологічні дані, є дуже високою. Аби краще показати, наскільки вона є високою, розгляньмо приклад. Найменший з ссавців, бурозубка, важить 3 г ($e^{1.1}$ г), найбільший, синій кит, — близько 100 тонн ($e^{18.4}$ г), стандартне відхилен-

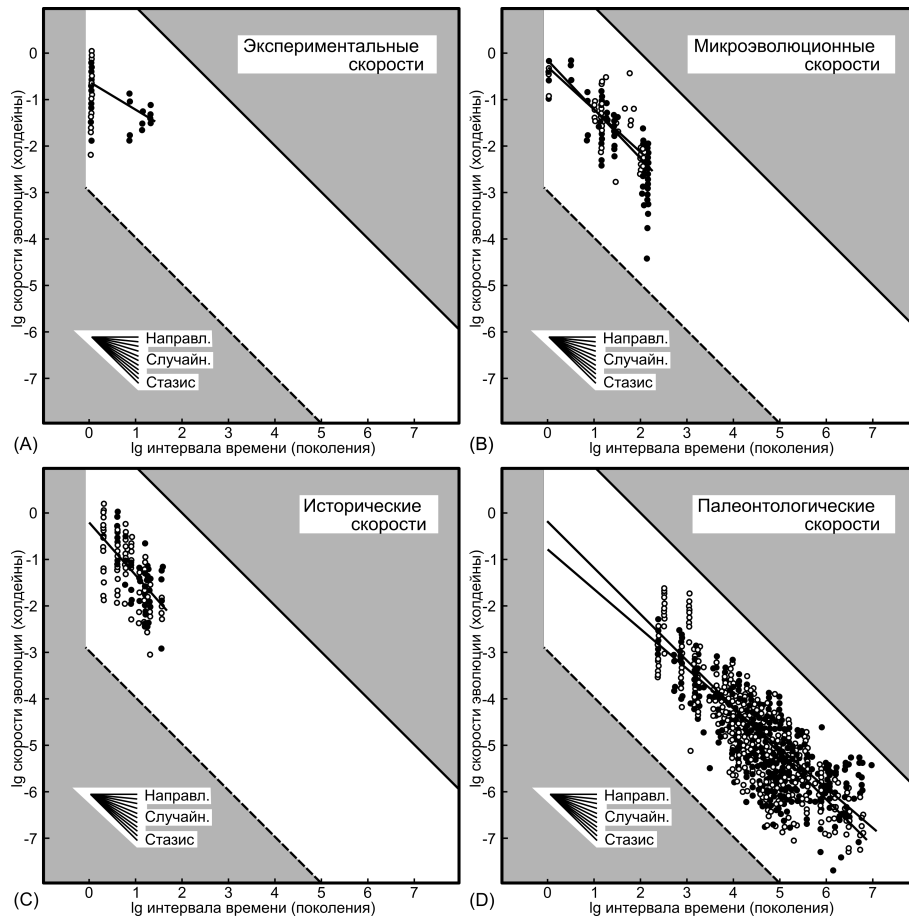


Рис. 4.1: Зворотна залежність швидкості еволюції від інтервалу часу, на якому вона була виміряна. Позитивні швидкості представлені чорними, негативні — білими кружечками. Прямі — апроксимації для цих швидкостей. На графіках А, В, С — швидкості, виміряні на проміжках часу 1–100 поколінь, на D — від 100 до 10 млн поколінь

ння для ссавців в середньому становить 0,15 логарифмічних одиниць. Таким чином, найменший та найбільший ссавець відрізняються приблизно на 100 стандартних відхилень. Отже, при темпі еволюції 0,1 Холдейн (т.з. 0,1 стандартне відхилення за покоління) відстань між землерийкою і китом може бути подолано за лише за 1000 поколінь!

4.1.4. Стазис і парадокс Холдейна

Чому ж при такому високому швидкісному потенціалі палеонтологічні швидкості еволюції є настільки низькими (парадокс Холдейна)? Для відповіді потрібно поєднати два факти: 1) у “житті” виду зазвичай переважає стазис і 2) внутрішня швидкість еволюції є дуже високою. Швидкість еволюції є настільки високою, що зміни в будь-якому напрямку дуже швидко досягають структурної межі, і починається стазис. Тому, чим більший інтервал часу ми візьмемо для обчислення швидкості, тим менше значення отримаємо. Це як якщо, скажімо, на літаку за годину дістатися до пункту призначення і залишитися там на рік. Підраховуючи швидкості за різний час отримуємо, наприклад, за годину 600 км/год, за добу — $600/24 = 25$ км/год, за рік — $25/365 = 0,068$ км/год. Остання швидкість у 8760 разів нижче швидкості перельоту. Кут нахилу апроксимуючих прямих на графіках залежності швидкості еволюції від часу (рис. 4.1) служить вказівкою на те, які процеси переважають: спрямовані зміни, випадкове блукання або стазис. При спрямованих змінах швидкість еволюції залишається постійною і не залежить від часу, її графік —

горизонтальна пряма, що має кутовий коефіцієнт 0. При стазисі швидкість змін дорівнює нулю, графік — пряма, що йде вниз під кутом 45 (кутовий коефіцієнт дорівнює -1). При випадковому блуканні напрямок змін постійно змінюється, а апроксимуюча пряма має кутовий коефіцієнт $-0,5$. Кутовий коефіцієнт для палеонтологічних швидкостей дорівнює $-1,019$, що чудово збігається з очікуваним для стазису. Мені це видається найбільш переконливим доказом переважання в житті виду стазису.

4.2. Таксономічні швидкості

Таксономічну швидкість еволюції можна оцінити підраховавши число нових таксонів — зазвичай видів або родин — що з'явилися за певний час. Спочатку ми розглянемо піонерські роботи видатного палеонтолога Сімпсона, одного із засновників синтетичної теорії еволюції, присвячені проблемі таксономічних швидкостей, а потім — більш сучасні дані з цього питання.

4.2.1. Ідеї Дж. Г. Сімпсона

Джордж Гейлорд Сімпсон в своїй класичній книзі “Tempo and mode in evolution” висловив багато цікавих і плідних ідей про швидкостях еволюції. Деякі з них зараз визнані помилковими або бездоказовими, проте, запроваджені ним поняття і досі використовуються. При вивченні таксономічних швидкостей еволюції Сімпсон виходив з припущення, що вони пропорційні швидкостям вимирання. Іншими словами, підвищення темпів видоутворення означає одночасне підвищення темпів вимирання: чим швидше еволюціонують організми, тим меншим буде час життя видів у даній групі. Це припущення можна вважати цілком виправданим і підтвердженим емпіричними фактами. Стенлі навіть назвав його першим правилом макроеволюції.

Маючи в своєму розпорядженні палеонтологічними дані Сімпсон побудував криві виживання для двостулкових молюсків і наземних хижих ссавців. Виявилося, що середній час життя родів молюсків 78, а ссавців — 6,5 млн років. Виходить, що ссавці еволюціонували в 12 разів швидше, ніж молюски ($78 : 6.5$). Незважаючи на цю різницю в темпі Сімпсон вважає, що обидві ці швидкості еволюції відносяться до одного класу — класу “нормальних” швидкостей еволюції.

Аналіз кривих виживання дозволив Сімпсону дійти до висновку про існування також і надзвичайно низьких швидкостей еволюції. Так, порівнюючи криві виживання для цілком вимерлих родів з такими ж криви-

ми для родів, що зустрічаються і у викопному стані і продовжують існувати сьогодні, Сімпсон дійшов до висновку, що сучасна фауна збагачена видами-довгожителами. По ідеї, зазначені криві повинні бути близькі одна до одної. У разі ссавців так воно, в основному, і є. Інша річ — молюски, їх сучасна фауна, на думку Сімпсона, значно збагачена древніми видами, “живими викопні”. Ці види часто вважаються древніми, так як вони дуже схожі з формами, що з’явилися сотні мільйонів років тому. Загальновідомими прикладами живих викопних є плеченоге *Lingula* (вкрай схоже на форми з ордовіка/силуру), мечохвіст (*Limulus*) (мало відрізняється від триасового), крокодили і опосум (схожі з пізньокрейдовими). З рослин живими викопними прийнято вважати хвощі (перм), араукарію (тріас), гінкго (юра), секвойю (крейда). Еволюція може йти і з дуже великою швидкістю: в палеонтологічному літописі звичайні випадки “раптової” появи нових форм.

Сімпсон інтерпретував цю інформацію так. Кожному досить великому таксону притаманний свій діапазон нормальних швидкостей еволюції. Одні групи цього таксона еволюціонують швидше, інші трохи повільніше, в сукупності ці швидкості складають один розподіл швидкостей, названий Сімпсоном *горотелічним* і має, на його думку, характерну асиметричну форму (рис. 4.2). Різні групи еволюціонують з істотно різними середніми швидкостями, але форма розподілу горотелічних швидкостей у них схожа. Деякі лінії в межах групи еволюціонують зі швидкостями, що виходять за межі горотелічного розподілу даної групи. Ці швидкості можуть бути як значно більш високими, так і більш низькими, ніж “нормальні”; таким чином, крім горотелічного є ще два розподіли швидкостей. Розподіл надзвичайно низьких для даної групи швидкостей називається *брадітелічним*, надзвичайно високих — *тахітелічним*. Як вказує Гулд, ці ідеї Сімпсона часто розуміють неправильно. А саме, помилково вважають, ніби у нього мова йде про один спектр швидкостей: ліву частину займають дуже низькі, потім середні і, далі, зправа, дуже високі швидкості еволюції. Сімпсон же стверджував наявність не одного *спектра*, а цілих трьох — трьох розподі-

лів швидкостей: брадітелічного, горотелічного і тахітелічного.

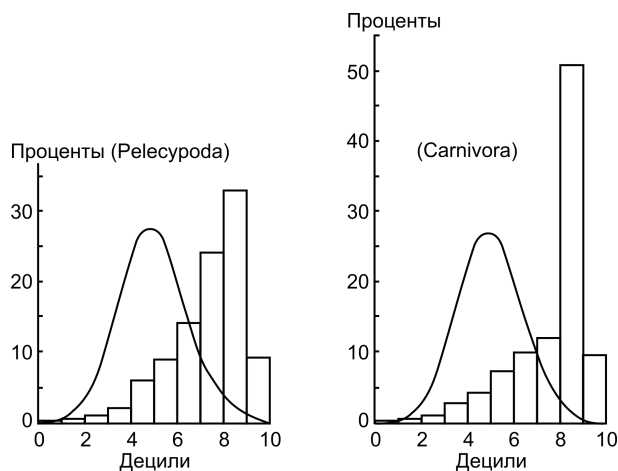


Рис. 4.2: Розподіл горотелічних швидкостей еволюції за Сімпсоном для двостулкових молюсків (*Pelecypoda* — стара назва, сьогодні в ходу слово *Bivalvia*) і наземних хижих ссавців (*Carnivora*). Гістограми побудовані за даними про виживання вимерлих родів. Приймається, що виживання і швидкість еволюції корелюють ($R = -1.00$). Діапазон швидкостей поділений на децилі щоб полегшити порівняння форми гістограм. Криві нормально розподілу, площа під якими дорівнює площі гістограм, дані для наочності: чітко видний ексцес і асиметрія горотелічного розподілу швидкостей

Для пояснення відмінностей в темпах еволюції Сімпсон ввів поняття адаптивної зони. *Адаптивна зона* — більш-менш визначена група екологічних ніш, що створюється і займається лінією організмів, що еволюціонує. В рамках однієї адаптивної зони буває доцільно виділяти субзони. На думку Сімпсона, горотелічна еволюція пов'язана з виробленням пристосувань в рамках однієї адаптивної зони. Її результатом може бути або філетична еволюція, що не призводить до збільшення числа видів, або кладогенез, що супроводжується заняттям новими видами окремих субзон.

Поряд з еволюцією в межах однієї адаптивної зони можливо також освоєння нових. Адаптивні зони, згідно Сімпсону, розділені проміжками, областями, адаптація до яких неможлива. Наприклад, у кіневих відомо два типи харчування: обскубування листя і поїдання трави. Зараз зайнята лише адаптивна субзона пов'язана з поїданням трави, в еоцені ж існували лише коні, що харчувалися листям. Проміжні типи харчування в цієї родині не збереглися. Значить, стався еволюційний перехід від одного типу харчування до іншого, з однієї адаптивної субзони до іншої. Перехід був дуже швидким, як би стрибкоподібним, тому Сімпсон назвав таку еволюцію квантовою. Квантовість, раптовість еволюції при зміні адаптивних зон впливає з неможливості пристосування до області, що розділяє дві зони (образно: не можна всидіти на двох стільцях, тим більше, між ними). Вископних сві-

доцтв тахітелічної, квантової, еволюції дуже мало, що природно, оскільки малою є ймовірність знайти залишки, які сформувалися на дуже короткому відрізку часу. Тахітелічна еволюція — багато в чому логічний висновок із відсутності в палеонтологічному літописі справжніх проміжних, перехідних форм.

Найважче Симпсону було пояснити брадітелію. В рамках моделі адаптивної зони логічно припускати, що це види, що пристосувалися — але при цьому не впали в крайності вузької спеціалізації — для існування в дуже стабільній адаптивній зоні. Сімпсон запропонував ще досить багато можливих причин брадітелії, на кшталт впливу розмірів і структури популяції, положення в харчовому ланцюжку, рівня мінливості, часу генерації, але жодну з них не сам вважав за досить переконливу. Напевно, в цьому він був правий: сьогодні сама концепція живих викопних — результатів брадітелії — не здається такою вже переконливою. Більш сучасні дослідження показали, наприклад, що такі класичні живі викопні, як саговники — зовсім не крейдяні релікти: всі сучасні види цієї групи мають вік в межах 12 млн років. Те ж саме виявилось і з латимерією: немає ніяких підтверджень її молекулярного або морфологічного “суперконсерватизму” [[2]]. У щойно цитованій праці концепція живих копалин справедливо пов’язується з нерозумінням деревовидного паттерна еволюції і віджилими ідеями драбини істот.

Зараз ніхто не наважиться захищати основні твердження Сімпсона: існування трьох різних розподілів швидкостей, наявність ексцесу і асиметрії у горотелічного розподілу швидкостей. Проте, ідеї Сімпсона зайняли гідне місце в історії наукової думки, вони і сьогодні продовжують стимулювати наукову думку. Як дуже добре зазначив видатний палеонтолог і теоретик еволюції Гулд: теорія горотелії, тахітелії і брадітелії є захоплюючою і прекрасною, незважаючи на свою помилковість.

4.2.2. Патерн таксономічних швидкостей

Швидкість видоутворення — показник того, скільки нових видів з'явилося за певний час в межах даного таксона. Досить просто оцінити середню швидкість видоутворення в глобальному масштабі. Припустимо, що такі твердження коректні: (1) зараз існує не менше ніж 10^7 видів, (2) більше 99% видів, що виникли вимерли і (3) середній час існування виду (принаймні, у морських тварин) становить приблизно 4 млн років. Тоді, як підрахував Рауп, щорічно повинно зникати в середньому 2,5 і виникати близько трьох видів. Отриманий результат особливого біологічного сенсу не має; більш цікава не середня швидкість а, скоріше, зміни темпу видоутворення в часі.

Хоча більшість біологів цікавить перш за все швидкість видоутворення, палеонтологічні дані зазвичай недостатні для її прямого вимірювання. Тому для оцінки швидкості видоутворення використовують непрямі методи, засновані на підрахунку числа родів і родин. Це робиться на тій підставі, що існує кореляція між числом родів і родин і числом видів. Дані ж щодо родів і родин є набагато надійнішими; як показує моделювання якісні дані по родах дозволяють краще оцінити реальне число видів, ніж фрагментарні дані безпосередньо по видах. Крім того, це дає можливість уникнути проблем, пов'язаних з різницям у трактуванні виду в палеонтології (“морфологічний” вид) і синтетичної теорії (“біологічний” вид).

Зміни таксономічних швидкостей в фанерозое

Історія біосфери підрозділяється на дві нерівні частини: криптозой і фанерозой. Фанерозой почався 543 млн років тому і є часом багатоклітинного життя; криптозой, що передував фанерозою був часом панування одноклітинних. Кріптозойські викопні надто фрагментарні для надійних висновків про швидкості еволюції, фанерозойська життя набагато краще представлена в викопному літописі. Джон Сепкоскі на підставі аналізу величезного фактичного матеріалу прийшов до таких висновків про швидкості еволюції морської біоти в фанерозої. З малюнка 4.3 видно, що було два інтерва-

ли високих швидкостей в фанерозойських океанах. *Перший* включає в себе початковий спалах різноманітності багатоклітинних тварин протягом кембрію. Таксономічні швидкості в цей час були як мінімум в два рази вищими більшості швидкостей в подальшому; ймовірно це пов'язано з швидким видоутворенням при освоєнні нових екологічних ролей. *Другий* — інтенсивне відновлення різноманітності на початку тріасу. Після кожного спалаху швидкості в середньому знижуються. Це наочно видно, якщо побудувати апроксимуючі криві. На рис. 4.3 плавні криві якраз і є експоненціальним наближенням представлених даних.

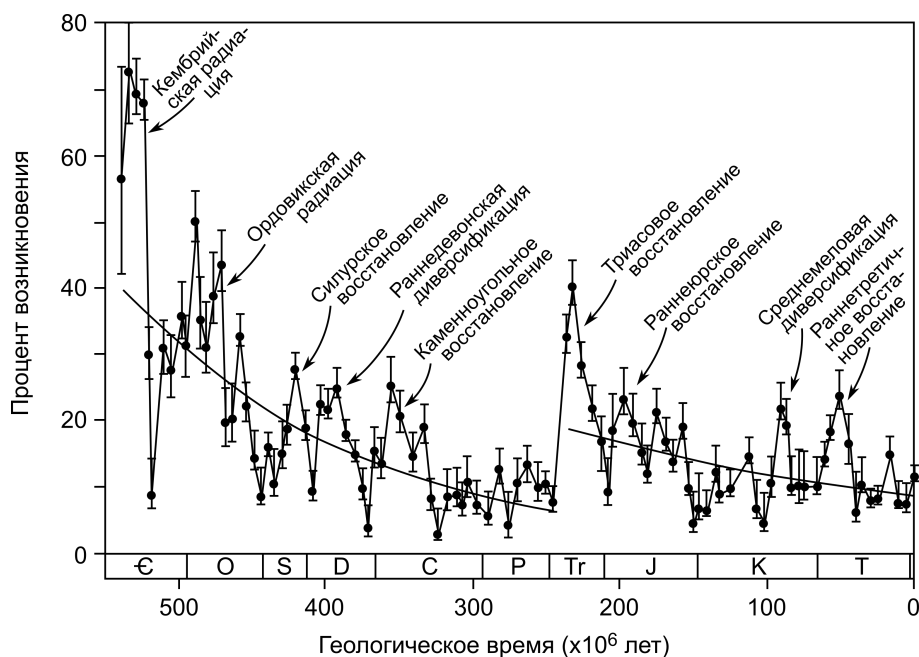


Рис. 4.3: Відсоток виникнення нових родів ($100 \times$ число родів, що виникли / наявне число родів) морських тварин на 100 часових інтервалах. Було використано 19291 рода, що існували два і більше таких інтервалів. Криві — експоненти підігнані за методом найменших квадратів

Тим не менше, немає підстав вважати, що швидкості виникнення дійсно зменшуються експоненціально. Навпаки, в дійсності було не плавне зниження швидкостей, а серія піків, що зменшуються. Спад швидкостей зазвичай змінювався їх зростанням після подій вимирання. Це особливо наочно проявилось після найбільшого з вимирань — пермського. В кінці Пермі вимерла половина морських сімейств, було знищено 80% родів і 96% видів, що залишило екологічний простір вільним. Вимирання кінця Перму перервало тривалу тенденцію зниження швидкостей виникнення на

рівні роду: в тріасі рівень виникнення нових родів можна порівняти з таким у ордовіку. Виняткова сила тріасового спалаху, — ймовірно, відповідь на екстремальну силу пермського вимирання. Несподіваною особливістю відновлення різноманітності після вимирань є досить значна пауза, лаг-період: швидкість видоутворення зростає не відразу, а через кілька мільйонів років.

Таким чином, швидкості виникнення нових таксонів в морських хабітатах протягом фанерозою в цілому знижуються. Що стосується сухопутних організмів, то для них загальна тенденція до зниження швидкостей виникнення відсутня. Історія наземних організмів виглядає як ряд гострих піків, які відзначають спалахи утворення нових таксонів при освоєнні нових екологічних ролей (рис. 4.4). З графіка можна зробити висновок, що максимальні швидкості виникнення відзначалися в пізньому еоцені. Однак, це швидше за все артефакт, викликаний ефектом лагерштатту (лагерштатт (з німецької, родовище) — екстраординарне захоронення організмів, які зазвичай не зберігаються в викопному стані): видимість спалаху виникнення пов'язана з єдиним винятковим родовищем комах в Балтійському бурштині. У результаті складається враження, що сучасні сімейства комах утворилися саме тоді, що зовсім не обов'язково відповідає дійсності.

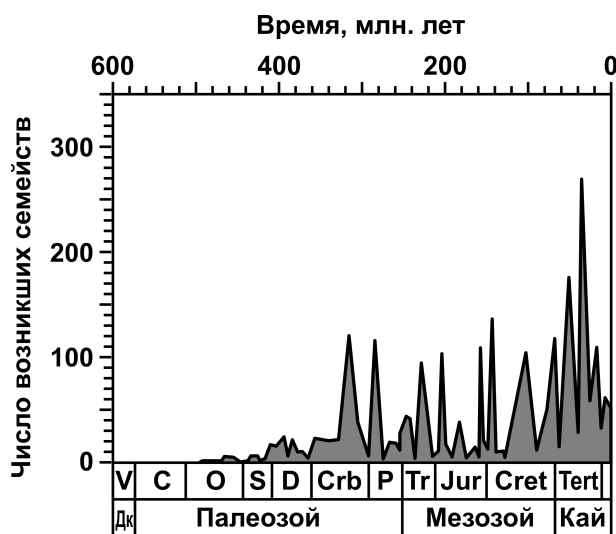


Рис. 4.4: Патерн виникнення родин наземних організмів за максимальними оцінками. Для простоти, наявна на оригінальному малюнку крива мінімальних оцінок не приведена: вона в основному повторює з меншою амплітудою максимальну криву

Розділ 5

Різноманітність в часі

Яким патерн зміни таксономічного різноманіття в історії біосфери і як його інтерпретувати?

Термін “різноманітність” (diversity) використовується в двох різних сенсах. У палеонтології він просто позначає число таксонів. В екології ж різноманітність — функція як числа видів, так і числа особин. У цьому сенсі угруповання, що складається з трьох однаково звичайних видів, буде розцінено як більш різноманітне, ніж угруповання з трьох видів, в якому один вид набагато перевершує за кількістю особин два інших. Більшість робіт з історії різноманітності трактує різноманітність в першому сенсі, тобто як синонім кількості наявних таксонів. Саме про це розмаїття і піде далі мова.

5.1. Труднощі в оцінці різноманітності

Картина зміни різноманітності в історії життя спотворюється дією багатьох факторів. Перш за все, вона прямо залежить від кількості осадових порід, що відносяться до досліджуваного інтервалу часу. Тому фауна і флора в періоди з малим опадонакопиченням здається бідніше, ніж вона є насправді.

Далі, зазвичай вважається, що наземне середовище та організми в літописі представлені погано в порівнянні з морськими. Пояснюється це тим, що ймовірність захоронення в опадах набагато вище для морських організмів. Крім того, чим давнішими є відклади, тим гіршої вони якості. Бетнон

ж думає, що обидва ці твердження сильно згущують фарби, якщо розглядати різноманітність на рівні родин в глобальному масштабі.

На ймовірність збереження, безсумнівно, впливають і особливості організмів. З цілком зрозумілих причин тварини зі скелетом мають набагато більші шанси залишити свій слід в літописі. Це вносить сильні спотворення: якщо для морських скелетних форм відомо приблизно 10% від числа існуючих видів, то м'якотілих — незрівнянно менше.

Підрахунок числа видів в минулому ускладнений низкою цілком очевидних технічних причин. Однак, як мені здається, ще важливішим є той факт, що видів з високою численністю особин — вкрай мало, тоді як переважна більшість видів вкрай нечисленна (рис. 5.1). Треба думати, що ймовірність фосилізації і подальшого виявлення особин нечисленних видів набагато нижча. Отже, прямий підрахунок вимерлих видів не дає об'єктивної інформації про їх дійсне число.

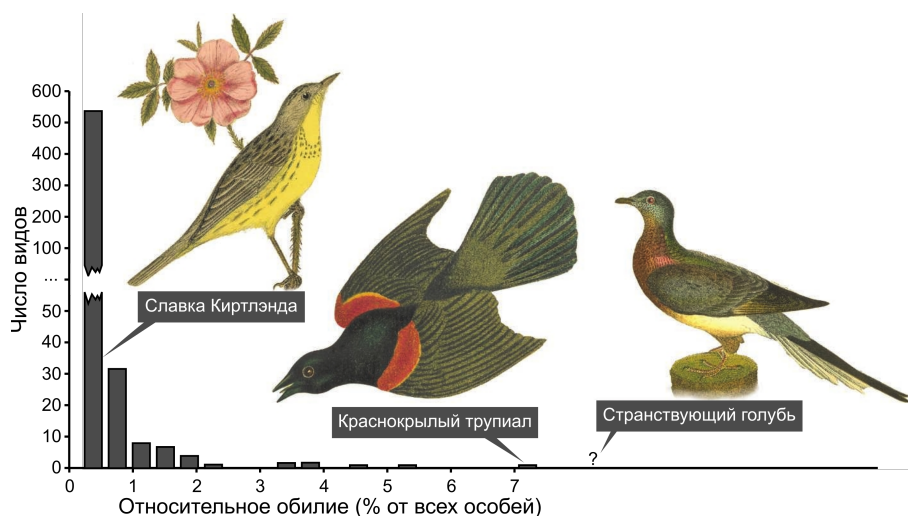


Рис. 5.1: Розподіл видів птахів по класах відносної численності. До вибірки потрапило понад 500 видів птахів, яких враховували більш ніж в 1400 пунктах Північної Америки. По горизонтальній осі — класи відносної численності (у % від загальної чисельності всіх видів), по вертикальній — кількість видів, що потрапляють в дану категорію численності (зверніть увагу на розрив шкали!). Видно, як багато існує рідкісних видів (ліва частина графіка), і як мало — масових (права частина графіка). Як приклад вкрай рідкісного виду зображена славка Киртленда, як наймасовішого — мандрівний голуб, винищений людиною в кінці XIX століття. У центрі — найпоширеніший зараз в Північній Америці вид — червонокрилий трупіал

Безсумнівно, що як згадані, так і інші причини істотно спотворюють патерн зміни різноманітності. Тому не доводиться дивуватися, що для мі-

німізації помилок вибірки при оцінці палеобіорізноманіття зазвичай проводять підрахунок числа класів, рядів або родин, а не видів. Проте, фахівці оптимістично стверджують, що об'єктивна картина все ж таки проглядається.

5.2. Різноманітність типів, класів і рядів

Картина зміни різноманітності вирішальним чином залежить від того, на якому таксономическом рівні вона розглядається. Емпіричні дані свідчать, що /таксони вищих рангів з'являються рано в історії групи, потім їх кількість зазвичай знижується, тоді як таксони нижчих рангів з'являються поступово, і їх число зростає в міру старіння групи/. Особливо ясно ця тенденція помітна на прикладі виникнення типів багатоклітинних тварин: переважна більшість їх з'являється в кембрії (“кембрійський вибух”), і з тих пір не відзначено виникнення жодного нового типу. Цілком можливо, що тоді їх виникло набагато більше, можливо близько ста, після чого приблизно дві третини з них вимерло. Подібним чином змінювалося і різноманітність рядів морських багатоклітинних (рис. 5.2). Видно, що число рядів швидко зростало до пізнього ордовика, після чого залишалось постійним протягом усього фанерозою.

5.3. Еволюційні фауни і флори

Починаючи з рівня родини і нижче, графіки різноманітності починають істотно відрізнятися від графіків різноманітності вищих таксонів. Значний внесок в розуміння глобального паттерна різноманітності на рівні родин і родів вніс Джек Сепкоскі. Його графік різноманітності морської фауни фанерозою (рис. 5.3), ймовірно, найбільш часто репродукована палеонтологічна ілюстрація сучасності, конкуруюча за популярністю з зображенням Берлінського примірного археоптерикса.

Для опису патерну різноманітності в часі Сепкоскі ввів поняття “ево-

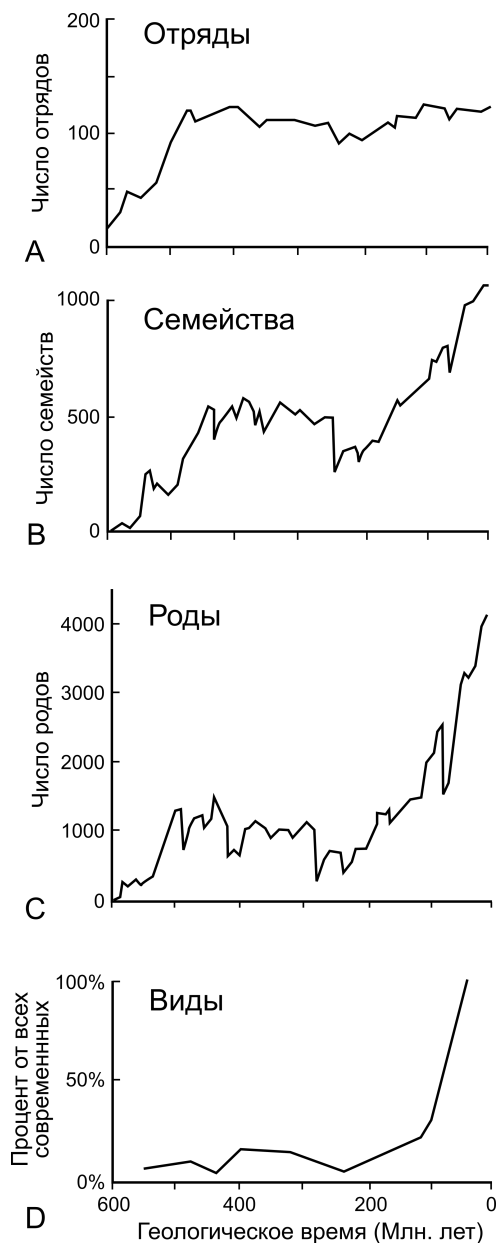


Рис. 5.2: Патерн таксономічного різноманіття морських тварин зі скелетом. На графіках представлено число рядів, родин, родів і видів в різні моменти геологічного часу. Підрахунок числа рядів, родин і родів ґрунтувався на емпіричних даних, видів — як на емпіричних, так і на результатах моделювання

люційної фауни”. *Еволюційні фауни* — це групи вищих таксонів (головним чином класів) які мають подібні історії диверсифікації і в сукупності домінують в біоті протягом тривалих періодів геологічного часу. Фауни були визначені статистичними методами. Факторний аналіз різноманітності родин в межах таксономічних класів дозволив виділити групи класів, які досягали свого максимуму різноманітності приблизно в один час. Аналіз дає можливість також простежити історію цих фауністичних агрегатів від періоду початкової диверсифікації через домінування до занепаду.

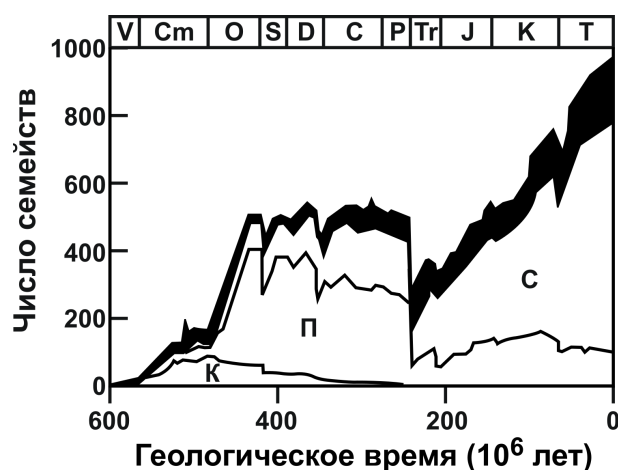


Рис. 5.3: Різноманітність родин морської фауни фанерозою. Чорна область відповідає числу сімейств організмів, позбавлених мінералізованих скелетів, і, як правило, вони рідко зберігаються у літописі. К — кембрійська, П — палеозойська, С — сучасна еволюційна фауна

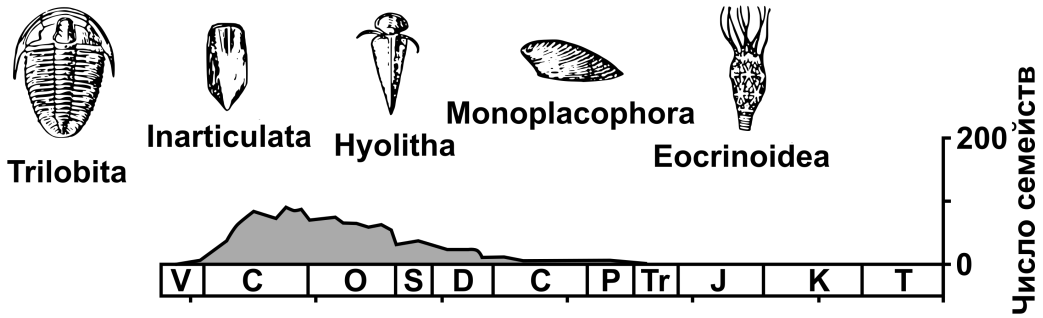
5.3.1. Морські еволюційні фауни

Сепкоскі (1981) ідентифікував три “великі еволюційні фауни” в морському літописі фанерозою (рис. 5.3). Це кембрійська, палеозойська — домінувала з ордовіка до пермі — і сучасна, або мезозойсько–кайнозойська, домінуюча в пост-палеозої. Великомасштабні зміни глобального таксономічного різноманіття в викопному літописі можуть бути описані як підйом і занепад цих еволюційних фаун.

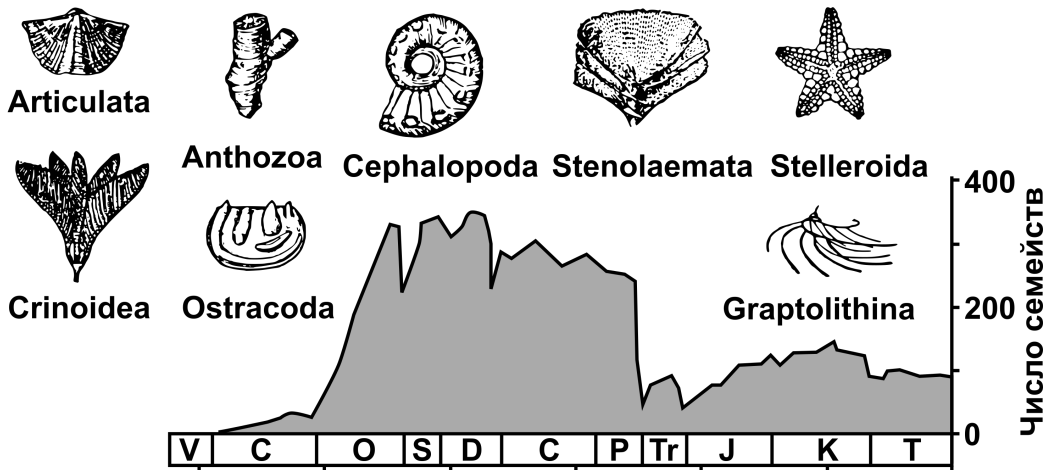
Характерними представниками кембрійської еволюційної фауни (рис. 5.4) є трилобіти (*Trilobita*), безстулкові плечоногі (*Inarticulata*), моноплакофори (*Monoplacophora*, клас молюски), хиоліти (*Hyolitha*, двоічносиметричні вапняні раковини, умовно відносяться до молюсків) і еокриноїди (*Eocrinoidea*, голкошкірі). Кембрійська фауна диверсифікувала дуже швидко, починаючи з пізнього венда до раннього кембрію, і є головною складовою “еволюційного вибуху” на кордоні докембрію і кембрію. Максимум різноманітності її доводиться на кінець середнього і початок пізнього кембрію. З кінця ж кембрію почався довгий поступовий занепад, посилений ашгільльським і фраснійським масовими вимираннями.

Палеозойська еволюційна фауна почала свою експансію в міру занепаду кембрійської. Це дало в результаті майже стабільне глобальне різноманіття протягом пізнього кембрію. У палеозойської еволюційної фауни домінують (рис. 5.4) замкові плечоногі (*Articulata*), присутня безліч крінозоїв (*Crinzoa*): кріноїдей, морських лілій і інших голкошкірих, корали

КЕМБРИЙСКАЯ ФАУНА



ПАЛЕОЗОЙСКАЯ ФАУНА



СОВРЕМЕННАЯ ФАУНА

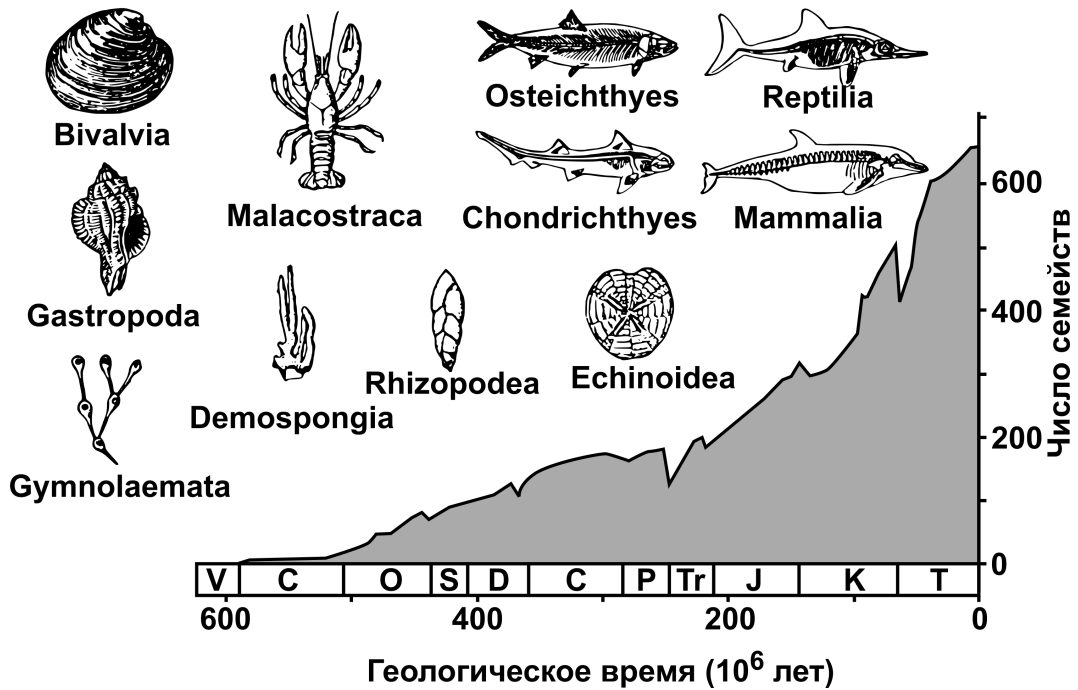


Рис. 5.4: Історія трьох еволюційних фаун в морському викопному літописі. Відображено число родин в кожній з фаун протягом фанерозою, над кривими різноманітності — представники найважливіших класів

(Anthozoa), ракушкові рачки (Ostracoda), головоногі молюски (Cephalopoda) і вузькоглоткові мшанки (Stenolaemata). Ці групи були основною складовою ордовікської радіації, яка потроїла глобальне таксономічне різноманіття за 50 млн років. Палеозойська фауна досягла максимальної різноманітності в пізньому ордовіку–девоні, після чого почався тривалий спад. Протягом карбону і пермі цей спад збігся з повільною експансією Сучасній фауни, так що, знову-таки, різноманітність залишилося майже без змін. Палеозойська фауна зазнала жорстокого скорочення в ході масового вимирання кінця пермі, але в мезозої зазнала дві радіації: одну в тріасі, і другу — в юрі.

В Сучасній морській еволюційній фауні домінують (рис. 5.4) червононогі (Gastropoda) і двостулкові молюски (Bivalvia), кісткові (Osteichthyes) і хрящові риби (Chondrichthyes), голороті мшанки (Gymnolaemata), ракоподібні (Malacostraca) і морські їжаки (Echinoidea). Більшість цих класів з'явилася в кембрії і ордовіку, але вони слабо диверсифікували протягом палеозою. У порівнянні з палеозойською фауною вони менше постраждали при пермському вимиранні і стали домінувати в тріасі. Протягом мезозою і кайнозою сучасна фауна продовжувала диверсифікувати порівняно повільно і постійно, що дало тривалие пост-палеозойське збільшення таксономічного різноманіття.

Класи в кожній фауні мають багато спільних характеристик, які свідчать, що фауни — не просто випадкові угруповання таксонів. Це і ряд загальних екологічних характеристик, і подібні швидкості таксономічного обороту. Найбільш же вражає наступне: (1) класи в фаунах мають тенденцію диверсифікувати спільно, (2) кожна наступна фауна має меншу швидкість диверсифікації, але при цьому (3) досягає більш високого рівня максимальної різноманітності, ніж попередня. Ці якості зумовили послідовну експансію еволюційних фаун і ступінчастий патерн зростання глобальної різноманітності в морі. Цей патерн може бути описаний системою логістичних рівнянь виду:

$$dD_i/dt = r_i D_i (1 - \Sigma D_j / \hat{D}_i),$$

де D_i різноманітність i -тої еволюційної фауни в час t , r_i — її початкова швидкість диверсифікації, \hat{D}_i — максимальна, або рівноважна різноманітність, ΣD_j — суммарна різноманітність усіх фаун в час t .

З цих рівнянь випливає, що еволюційна фауна буде диверсифікувати і замінити попередню фауну тільки в тому випадку, якщо її початкова швидкість диверсифікації (r_i) буде нижче, а рівноважний різноманітність (\hat{D}_i) більше. Дійсно, якщо r_i вище, еволюційна фауна пошириться настільки швидко, що диверсифікація попередньої ніколи не зможе проявитися, якщо \hat{D}_i нижче, еволюційна фауна не буде здатна до експансії і заміщенню попередньої.

Розглянутий патерн спостерігається, незважаючи на те, що загальне число класів залишилося практично незмінним з початку фанерозою. Експансія кожної з фаун пов'язана із занепадом фауни, яка домінувала раніше. Цей занепад набагато повільніший, ніж початкова диверсифікація, що робить графік асиметричним. Такий патерн навряд-чи можна вважати випадковим.

5.3.2. Наземні флори і фауни

На суші панують судинні рослини, комахи і хребетні. Тому ми коротко розглянемо патерни диверсифікації цих груп.

Судинні рослини

Карл Ніклас ідентифікував чотири головні групи рослин, які можна назвати еволюційними флорами. На рис. 5.5 показана різноманітність судинних на рівні виду. (1) Початкова сілурсько-девонська флора ранніх судинних рослин, що радіювали, а потім зникли в девоні. (2) Флора з домінуванням птеридофітов включаючи папороті, плауни, хвощі і ранні голонасінні, диверсифікували в пізньому девоні і ранньому карбоні і домінували в

рослинних угрупованнях до кінця палеозою. (3) Флора насінних з домінуванням голонасінних, що з'явилися в пізньому девоні і почали панувати в мезозої. (4) Флора покритонасінних, що виникла в ранній крейді, після чого швидко радіровала і почала домінувати. Так само, як і в морських системах, кожна з цих флор (крім покритонасінних) виникла рано в історії судинних рослин і вони послідовно радіровали, даючи ступеневе зростання глобального різноманіття судинних.

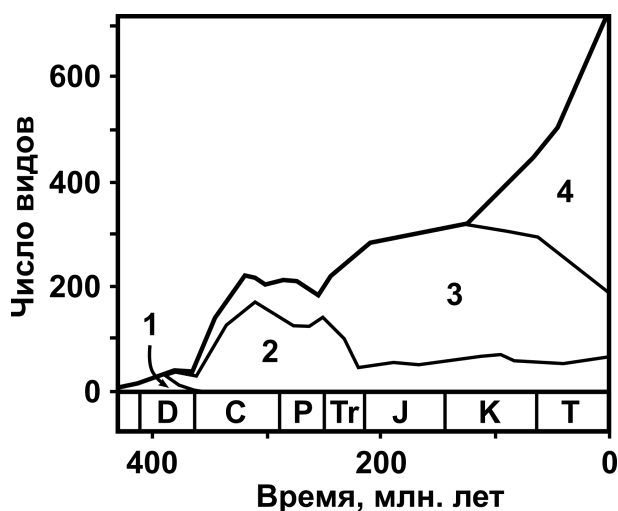


Рис. 5.5: Еволюційні флори. Пояснення цифр в тексті

Комахи

За даними В. Ю. Дмитрієва та А. Г. Пономаренка, які врахували 1049 родин комах, патерн їх диверсифікації був наступним (рис. 5.6). Видно, що загальне число родин комах в часі зростало за досить простою схемою (рис. 5.6, А). Спочатку, в карбоні-триасі, протягом більше ста мільйонів років, число родин комах росло дуже повільно (майже горизонтальна ділянка кривої). Потім, починаючи з юри до середини еоцену, число родин росло більш інтенсивно і майже лінійно. Близько 40 млн років тому лінійна ділянка кривої переривається високою сходинкою, після якої темп збільшення різноманітності знижується. Ця сходинка викликана вже згадуваним ефектом лагерштатта, а саме неймовірно повними копалинами балтійського бурштину. Залишки в балтійському бурштині екстраординарно багаті і можуть витримати порівняння з багатьма сучасними регіональними фаунами. Якщо подумки відкинути сходинку, викликану балтійським буршти-

ном, то патерн диверсифікації комах може бути описаний як лінійне зростання від тріасу до теперішнього часу. Швидкість виникнення була майже постійною протягом 200–300 млн років! За цей час відбулося восьмикратне збільшення різноманітності (36 сімейств на початку тріасу, 306 — в пізньому еоцені).

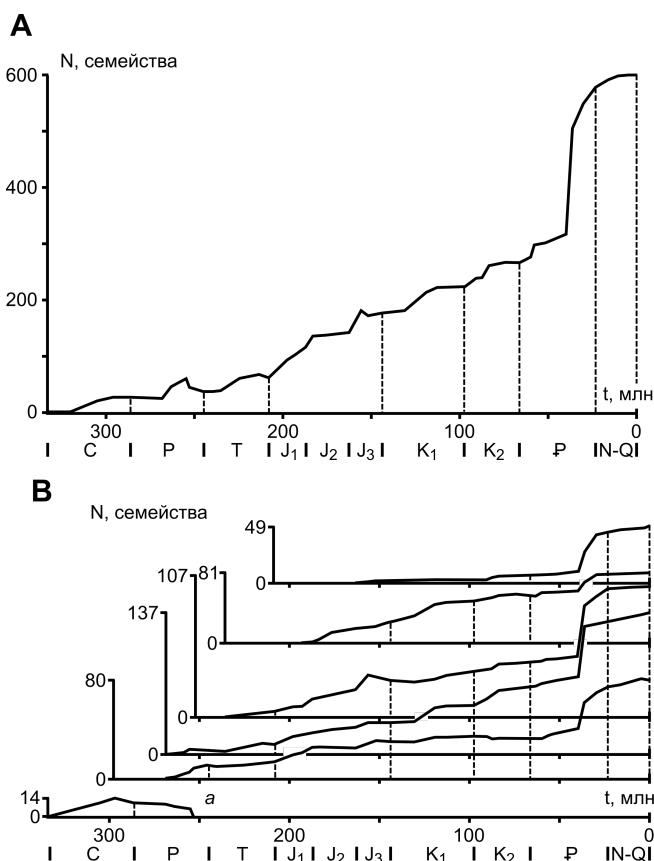


Рис. 5.6: Диверсифікація комах. А — Загальна кількість родин. В — Динаміка різноманітності на рівні родин великих таксонів комах: (а) діктионевриди (*Dictyonera*), (b) равнокрилі (*Cicadina* + *Aphidina* + *Psyllina*), (c) жуки (*Coleoptera*), (d) двокрилі (*Diptera*), (e) перетинчастокрилі (*Hymenoptera*), (f) моли і метелики (*Lepidoptera*)

Якщо зіставити темпи виникнення і вимирання, стає очевидним, що наростання числа родин обумовлено не прискоренням темпів виникнення, а зниженням швидкості їх вимирання. Про те, що швидкості вимирання дійсно стали низькими каже, наприклад, той факт, що лише незначна кількість родин, знайдених в Балтійському бурштині відсутні в сучасній фауні, хоча з того моменту пройшло вже 40 млн років. Ймовірною причиною такого зниження швидкостей вимирання може бути те, що родини комах в кайнозої містять велику кількість родів, а тим більше видів; в таких умовах зникнення цілої родини мало ймовірно. Існує твердження, що інтенсивна диверсифікація комах викликана їх зв'язками з покритонасінними рослинами, які посіли домінуюче становище.

Розгляньмо тепер зміни різноманітності основних груп комах (рис. 5.6, В). Жуки (с) — найбільш екологічно різнобічна група комах; ймовірно тому крива їх різноманітності найбільш близька до такої для всіх комах. Подібний характер має і динаміка різноманітності перетинчастокрилих (е). До юри перетинчастокрилі були представлені однією родиною, так що їх різноманітність почала змінюватися лише з цього періоду. Більше відрізняється від середнього патерн різноманітності равнокрилих і молів. Молі що з'явилися в ранній юрі, довго залишаються рідкісними викопними. Трохи більш різноманітними вони стають в пізньому крейдяному періоді, коли покритонасінні почали свій стрімкий наступ; з цього часу листові міни стають досить звичайними. Але дійсно швидке зростання різноманітності молів і метеликів почалося тільки з кінця палеогену, який співпав з глобальним температурним мінімумом і появою відкритих ландшафтів. Швидкість диверсифікації молів і метеликів до сих пір залишається високою, вищою, ніж у більшості інших комах. Равнокрилі (b) з'явилися в середині ранньої пермі, так само рано, як і жуки, але вони спочатку диверсифікували більш інтенсивно. Найбільш своєрідний патерн диверсифікації двокрилих (d). Так само, як і перетинчастокрилі, вони вперше з'являються в тріасі. З тих пір їх різноманітність зростає постійно, особливо інтенсивно в пізній юрі. Час існування діктіоневрид (а), раніше званих палеодіктіоптерами, обмежена частиною пізнього палеозою, тому їх важко порівнювати з іншими. Попередньо можна зробити висновок, що диверсифікація екологічно різноманітних груп ближче до загальної для комах, тоді як різноманітність екологічно порівняно однорідних таксонів змінювалася більш специфічно.

Розгляньмо тепер тенденції диверсифікації в трьох екологічно різних групах фітофагів. Це (1) діктіоневриди (див. рис. 5.7), висмоктують рідкий вміст насінних зачатків голонасінних, (2) рівнокрилі (*Cicadina* + *Aphidina* + *Psyllina*), що висмоктують соки з судин, і (3) таксономічно різноманітна група споживачів фітомаси з гризучим (а не сисним) ротовим апаратом. У палеозої і мезозої переважали комахи, які смокчуть соки рослин: споча-

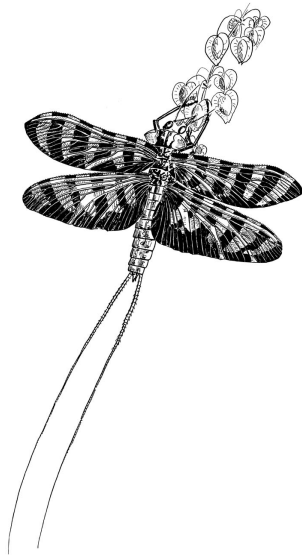


Рис. 5.7: Ранньопермський вид *Dunbaria sp.* (ряд Dictyoneurida) — представник однієї з найбільш відомих груп палеозойських комах, примітних своїми гігантськими розмірами (розмах крил 50 см і більше), великими, широкими, часто візерунчастими крилами і довгими церками

тку діктіоневриди, а потім, з початку тріасу — рівнокрилі. Потім, протягом кайнозою відбувалася інтенсивна диверсифікація комах-споживачів зеленої маси, і розрив між цими групами скоротився. Ця картина узгоджується з думкою Жеріхіна, про те, що зелена маса слабо споживалася комахами протягом більшої частини історії рослин. Цікаво порівняти диверсифікацію цих груп комах з диверсифікацією рослин. Бентон стверджує, що різноманітність квіткових стала рости дуже швидко в крейді, починаючи з 110 млн років тому. На противагу цьому, комахи-фітофаги нарощували різноманітність повільно. Можливо, це пов'язано з тим, що квіткові рослини спочатку стали різноманітними (вже в крейді), і лише через тривалий час стали панівною групою рослин.

Хребетні

Бентон ідентифікував три асамблеї хребетних у палеонтологічному літописі (рис. 5.8). Перша (1) представлена лабіринтодонтами, анапсидами і синапсидами, що з'явилися в середньому палеозої і повністю домінували до кінця палеозою. Друга (2) — ранні діапсиди, динозаври і птерозаври, що виникли в тріасі і досягли максимального різноманіття в пізній юрі і крейді; вони були знищені масовим вимиранням кінця крейди. Третя (3) — безпанцирні амфібії, черепахи, крокодили, ящірки, птахи та ссавці, які виникли в тріасі і юрі, поширилися в крейді і стали дуже різноманітними

в кайнозої. Хоча ці асамблеї дещо схожі з морськими еволюційними фаунами, є і деякі важливі відмінності: в повному обсязі асамблеї з'явилися рано в історії тетрапод і їх послідовна диверсифікація не завжди пов'язана із ступінчастим зростанням глобальної різноманітності.

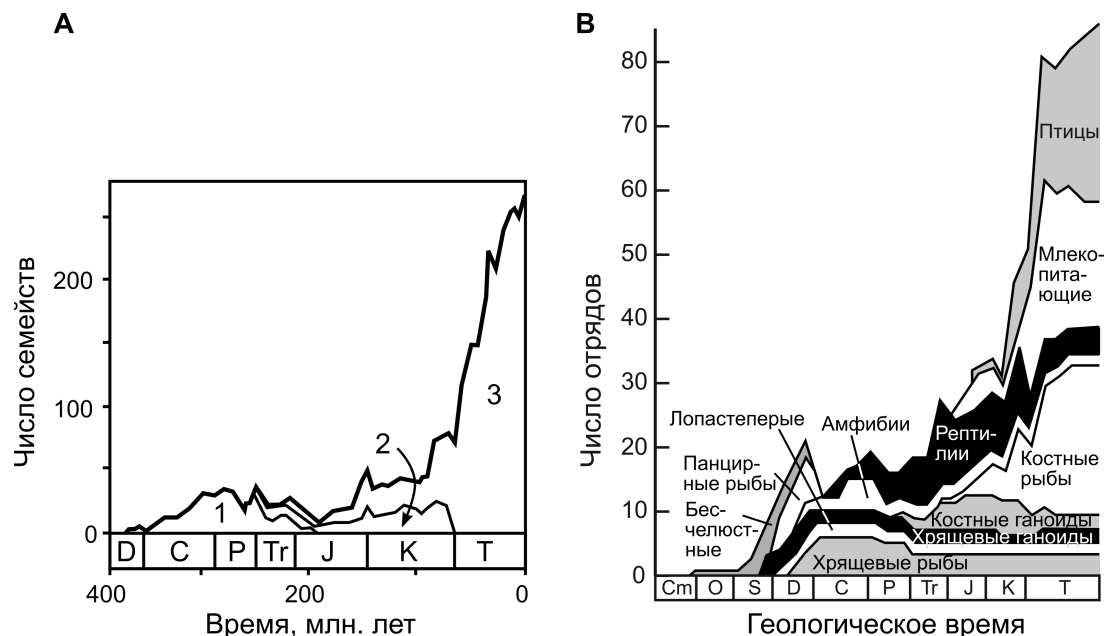


Рис. 5.8: А — Число родин наземних тетрапод. Области відповідають різноманітності еволюційних фаун. Пояснення цифр в тексті. В — Число рядів морських і наземних хребтних

5.3.3. Моделі глобальної диверсифікації

Побудова моделі змін різноманітності має сенс для перевірки гіпотез про причини і механізми цих змін.

Як ми вже знаємо, картина змін різноманітності найістотнішим чином залежить від того, який таксономічний рівень розглядається. Зусилля в основному спрямовані на моделювання зміни числа видів у часі. По видах, проте, немає надійних емпіричних даних, тому замість видів, як “сурогат” використовують число родів або навіть родин.

У літературі найчастіше згадують лінійну, логістичну та експонентну моделі. Всі вони експлуатують аналогію між розмноженням організмів і зростанням числа видів при видоутворенні. Це відразу дозволяє застосувати моделі росту популяції для опису динаміки різноманітності. При лі-

нійному зростанні (рис. 5.9) за одиницю часу (dt) додається постійне число таксонів (dN): $dN/dt = k$. При експоненційному зростанні швидкість зростання різноманітності пропорційна наявній різноманітності: $dN/dt = kN$. Логістичне зростання, $dN/dt = kN(N_{max} - N)$, виглядає як S-подібна крива: спочатку темп збільшення різноманітності близький до експонентного, потім, у міру наближення до максимальної можливої чисельності (N_{max}), він все більше сповільнюється. Якщо швидкість росту пропорційна квадрату досягнутої на даний момент різноманітності ($dN/dt = kN^2$), то число таксонів зростає гіперболічно. Всі ці моделі стають більш реалістичними, якщо включити в них інформацію про вимирання.

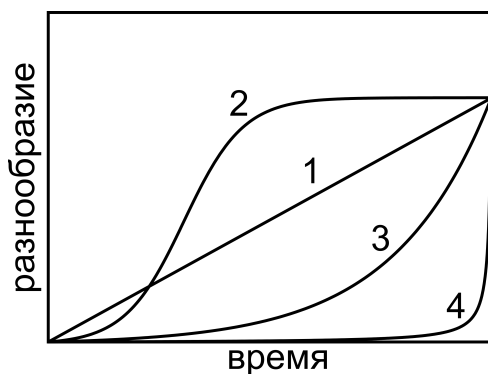


Рис. 5.9: Найпростіші моделі диверсифікації: 1 — лінійна; 2 — логістична; 3 — експоненціальна; 4 — гіперболічна

Модель лінійного росту зазвичай згадується для проформи: вона настільки погано поєднується з фактичними даними, що ніким всерйоз не розглядається. Проте, хоча глобальне зростання різноманітності ніяк не назвеш лінійним, окремі таксони можуть збільшувати свою різноманітність лінійно. Так різноманітність комах протягом величезного інтервалу часу росла лінійно.

Набагато більш реалістична і, відповідно, популярна модель логістичного зростання. Різноманітність морської біоти в фанерозої найкраще описується трьома послідовними логістичними кривими. По-суті вони відповідають трьом еволюційним фаунам Сепкоскі.

Чи не обійдена увагою і експонентна модель. Видатний палеонтолог Бентон навіть якось стверджував, що глобальне зростання різноманітності якраз і описується експонентною моделлю. Однак, хоча математично ця модель цілком прийнятна, фактично, вона добре “лягає” на емпіричні дані

тільки для кайнозойської диверсифікації морської фауни і кайнозойської диверсифікації наземних хребетних. Не дивно, що Бентон пом'якшив своє початкове твердження і обмежив дію експонентної моделі сухопутною біотою. Причина, по якій Бентону так подобається експоненціальна модель наступна. Він вважає, що якщо патерн глобальної диверсифікації логістичний, то це говорить про те, що екологічне простір обмежений, і після його заповнення настає зупинка зростання. Якщо ж диверсифікація йде по експоненті, то число ніш потенційно необмежено, чим більше різноманітність видів, тим більше відкривається нових можливостей для адаптації. Як ці ідеї, так і їх фактичне підтвердження не здаються бездоганними.

А. В. Марков і А. В. Коротаєв висунули ідею, що патерн диверсифікації гіперболічний. Ці автори застосували модель С. П. Капіци для зростання чисельності людства. На думку останнього, ця модель не тільки відмінно відповідає емпіричним даним, але також має ясний сенс. С. П. Капіца вважає, що гіперболічне зростання — відмітна ознака людини, пов'язана з наявністю у нього розуму. Завдяки розуму, при збільшенні числа людей також зростає число винахідників, відкриття яких створюють нові можливості для зростання і. т. д. Таким чином, прийняття цієї моделі також і для всіх інших видів вимагає досить буквального прочитання словосполучення “еволюційна творчість”. Далі, як видно з графіків в роботі Маркова і Коротаєва, гіперболічна крива досить пагано відповідає даним про диверсифікацію в кайнозойський час.

Розгляд запропонованих моделей викликає ряд питань:

1. Чи дійсно біосфера настільки інтегрована, що є сенс говорити про глобальні зміни різноманітності?
2. Якщо так, то чи був патерн диверсифікації незмінним протягом фанерозою (тобто, чи можна його описати однією моделлю)?
3. Наскільки застосовні популяційні моделі в разі диверсифікації біоти, де одиницями є не організми, а таксони?

Думаю, що є гарні підстави відповісти на всі ці питання негативно.

Розділ 6

Вимирання

Зазвичай виділяють два різних види вимирань: фонові і масові. Фонові вимирання можна порівняти зі звичайною смертністю, масові — зі смертністю в періоди воєн або інших катастроф.

6.1. Фонові вимирання

Види смертні. Оцінити точно тривалість життя виду досить складно. Рауп, використовуючи палеонтологічні дані по 17500 пологах морських тварин, підрахував, що середня тривалість життя виду становить лише близько 4 млн років. Швидше за все, ця цифра сильно завищена через переважання в зразках поширених видів з довгою тривалістю життя. Зрозуміло, в одних групах тривалість життя виду істотно більше середньої (наприклад, у динофлагеллят — 13 млн років), в інших — істотно менше (1 млн — у ссавців). Оскільки час існування видів порівняно недовгий, а число видів, навпаки, досить велике, загибель видів — явище цілком звичайне. Процес цей іде постійно і називається фоновим вимиранням. Під час цих фонових вимирань 5–10% видів зникає за кожен мільйон років.

6.1.1. Закон сталості вимирання

Рано чи пізно, кожен з видів, що виник, вимре, в будь-який момент часу існує певна ймовірність даної події. Що відомо про цю ймовірність? На-

приклад, чи змінюється ймовірність вимирання видів всередині одного таксона, або, скажімо, сімейства, ряду або класу? Питання це можна розуміти у трьох різних сенсах.

1. Чи змінюється ймовірність вимирання окремо взятого виду в міру його старіння? Припустімо, пристосованість виду зростає, вірогідність вимирання, відповідно, знижується.
2. Чи змінюється середня ймовірність вимирання виду в когорті видів (когорта видів — сукупність видів, що виникли одночасно)? Наприклад, спочатку в когорті переважають види з короткою, а потім з довгою тривалістю життя; середня ймовірність вимирання при цьому зменшиться.
3. Чи змінюється ймовірність вимирання в когортах видів, що змінюють один одного? Тобто, скажімо, чи є сучасні види ссавців більш довгоживучими за їхніх віддалених мезозойських предків?

Відповіді на ці запитання можна спробувати отримати, порівнюючи криві виживання сучасних і вимерлих видів (насправді, як більш надійні, беруться дані про пологи і екстраполюються на види). Це і було зроблено Леєм Ван Вален. Для розуміння отриманих результатів необхідно мати чітке уявлення про криві виживання. Криві виживання часто використовуються в популяційній біології. Для одержання кривої виживання потрібно взяти кілька особин популяції на максимально ранній стадії розвитку а потім простежити, яке число особин доживе до певного віку. Природньо, найбільше наймолодших, найменше — найстаріших особин. Крива виживання має різну форму у різних видів і навіть у одного і того ж виду в різних умовах.

Нехай смертність не залежить від віку і становить 90% за рік, іншими словами, ймовірність загибелі протягом року постійна і дорівнює 0,9, а ймовірність вижити дорівнює 0,1. Тоді з 1000 особин до кінця року виживе 100, до кінця другого року з цих 100 — 10, до кінця третього — 1

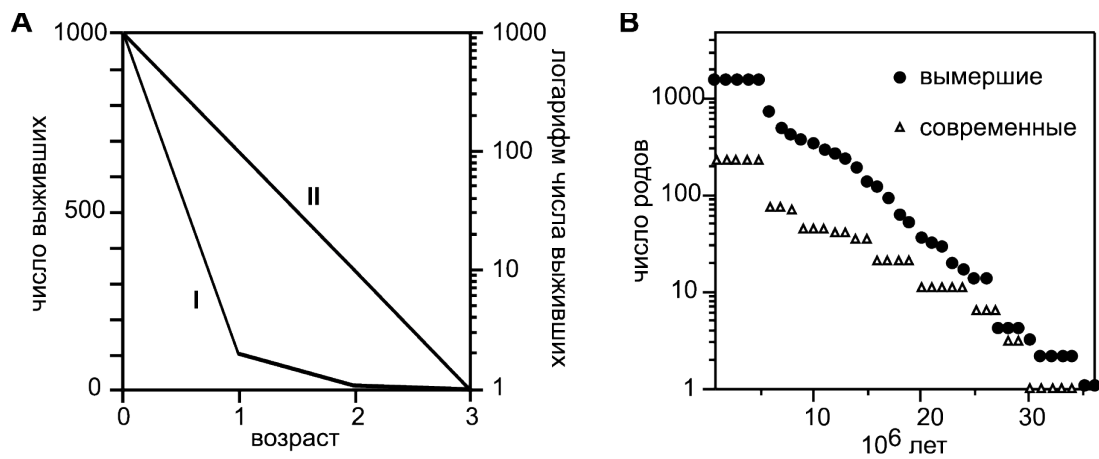


Рис. 6.1: Криві виживання: А — розрахункова крива виживання при 90-відсотковій смертності в звичайному (I) і напівлогарифмічному масштабах (II); В — криві виживання для вимерлих і сучасних рядів ссавців в напівлогарифмічному масштабі (по Ван Валену)

особина (рис. 6.1 А, I). Якщо на осі ординат відкладати логарифм чисельності, а на осі абсцис, як і раніше, вік (напівлогарифмічному масштабі), то при постійній смертності виходить пряма лінія (рис. [Fig: survcurv] А, II). Таким чином, якщо графіком виживання в напівлогарифмічному масштабі є пряма, то ймовірність загибелі не залежить від віку.

Якщо замість особин взяти ряди, то отримуємо криву виживання для рядів. Як встановив Ван Вален, 1) крива виживання рядів у напівлогарифмічному масштабі близька до прямої і 2) криві виживання вимерлих і сучасних родів близькі одна до одної (рис. [Fig: survcurv] В). З цього він зробив висновок, що ймовірність вимирання виду є постійною величиною, властивою для даної групи організмів і не залежить ні від тривалості існування виду, ні від його давнини. Іншими словами, він дав негативну відповідь на перший і третій з перерахованих вище запитань. Це і є “закон сталості вимирання” Ван Валена. Так, період напіввиведення (аналог “напіврозпаду”) для рядів ссавців дорівнює 6×10^6 років, а для рядів молюсків — 70×10^6 років, середня тривалість існування роду становить 3×10^6 і 35×10^6 відповідно. Це означає, що у ссавців швидкість виникнення і вимирання рядів приблизно є в 10 разів вища, ніж у двостулкових молюсків.

Чи вірним є закон сталості вимирання? Що стосується ймовірності вимирання окремого виду, то схоже, що вона дійсно постійна. З іншого боку,

цілком може виявитися, що середня імовірність вимирання в когорті видів і в “поколіннях” видів змінюється. Так, А. В. Марков, на підставі аналізу даних Дж. Сепкоскі про роди морських безхребетних, дійшов висновку, що обидві ці ймовірності знижуються. На його думку, зниження першої пов’язано з тим, що роди в когорті неоднорідні за своєю стійкістю, тому з часом в ній накопичуються роди, менш схильні до вимирання. Він також стверджує, що в послідовних поколіннях родів неухильно зростає стійкість до вимирання. Все ж, ці висновки потребують подальшого підтвердження. Справа в тому, що закон сталості вимирання стверджує, що ймовірність вимирання постійна в групі споріднених таксонів, але величина її різна для різних таких груп. А. В. Марков же не виділяв родинні групи, а аналізував усю сукупність родів, тому не очевидно, що його результати не можуть бути артефактом усереднення.

6.2. Масові вимирання

Концепцію масових вимирань висунув Жорж Кюв’є, щоб пояснити різкі зміни в геологічному літописі. Лайель же і Дарвін списували ці зміни на неповноту палеонтологічного літопису. Зараз факт масових вимирань загально визнаний. Термін “масові вимирання” зазвичай застосовують до так званої “Великої п’ятірки”¹: коротких інтервалах часу, в які вимирало 75–95% існуючих видів (табл. 6.1).

6.2.1. Велика п’ятірка масових вимирань

Можливо, масштаб вимирань нами дещо перебільшений. Справа в тому, що рештки організмів зберігаються лише в осадових породах, а вони утворювалися з різною швидкістю в різний час. Пітерс показав, що періодам масових вимирань відповідають мінімуми в темпах накопичення осадів (рис. 6.2). Крім того, виявилось, що середній час існування роду сумірний

¹Дехто говорить про «Велику шістку» або навіть «Сімку» катастрофічних вимирань.

з тривалістю секції осадових порід. Але, все ж, пояснити спостережувані зміни кількості і складу організмів цим артефактом неможливо.

Табл. 6.1: Велика п'ятірка масових вимирань

Епізод вимирання	Час, млн років до нашого часу	Відсоток вимерлих видів
Крейдяне	65	76
Триасове	208	76
Пермське	251	96
Девонське	367	82
Ордовікське	439	85

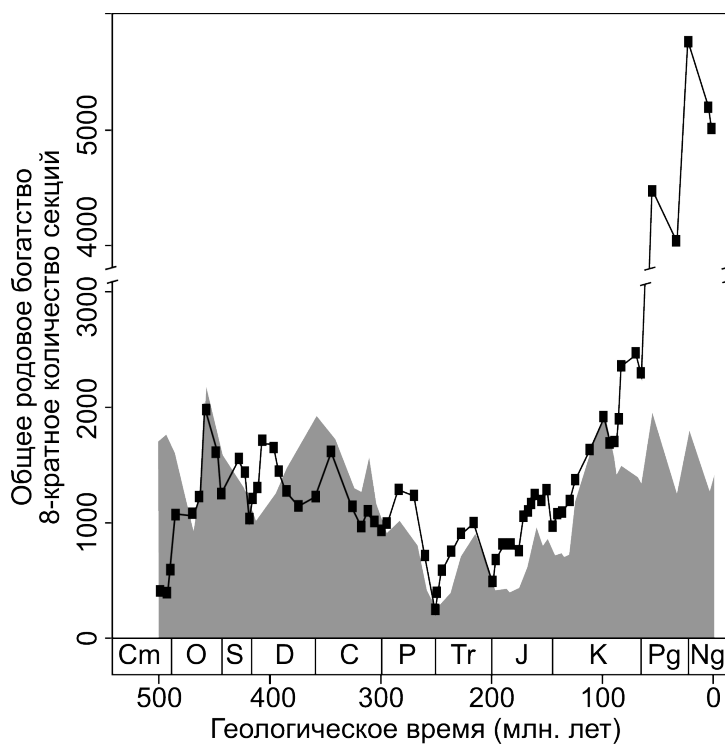


Рис. 6.2: Кореляція між кількістю відомих родів (чорна лінія) і кількістю осадових порід (затінена область) в геологічному часі. Кількість осадових порід вимірювалося як загальне число секцій. Ордината відповідає восьмикратному числу секцій. Розрив осі ординат необхідний для включення родового багатства кайнозою.

6.2.2. Особливості масових вимирань

Масові вимирання якісно відрізняються від фонових. Розглянемо коротко ці відмінності.

Парадоксальна вибірковість вимирання

Що визначає долю таксона під час масового вимирання? Відповісти на це питання нелегко. Справа в тому, що такі ознаки як чисельність, спосіб роз-

множення, розмір тіла, час генерації, спосіб харчування, розмір видового ареалу — істотні для виживання в звичайні часи — мало що значать в епоху масового вимирання. Неважко наштотхнутися на висловлювання, що справу вирішує випадок і жертви масових вимирань нічим не відрізняються від уцілілих: просто одним пощастило більше, ніж іншим. І все ж, про повну випадковість вимирань мова ніколи не йшла. Той же Рауп, кажучи про “неконструктивне” () або “необґрунтоване” () вимирання, насправді не стверджує його напевну випадковість. Йдеться лише про те, що адаптації, які допомагали видам вижити в звичайні часи, не спрацьовують в умовах масового вимирання. Статистичні дані також вказують на невідповідність вимирання. Так, наприклад, було встановлено, що з незрозумілих причин види з тих родів, котрі багаті видами, менш стійкі до великих вимирань, ніж види з родів з небагатьма видами. Виявлено і інші закономірності, які досить важко інтерпретуються. Одна з них особливо інтригує. Як висловився Давид Яблонски: “Я не сильно помилюся, якщо скажу, що найбільш разючий результат масових вимирань може бути підсумовано всього в чотирма словами: вони усувають успішних функціонерів ()”. Тобто найбільш ймовірними жертвами вимирання є найбільш адаптовані, успішні, поширені, домінуючі в даний момент групи. Де ж тут випадковість вимирання? Це цілком очевидна добре документована закономірність великих вимирань: вони призводять до радикальної зміни біоти, усуваючи домінуючі групи!

Вимирання клад

Дивною рисою масових вимирань є загибель цілих клад (монофілетичних еволюційних ліній). Легко зрозуміти, що якщо чинники вимирання оперують тільки на рівні виду, а його належність до більшої групи ні на що не впливає, то вимирання цілих клад є практично неймовірним. Але копаліни містять переконливі приклади вимирання великих успішних клад —

поступового, як у випадку трилобітів, або раптового, наприклад, амонітів. Як відомо, динозаври обох головних рядів, котрі займали різні екологі-

чні ніші, вимерли. Можливо, все їх види мали спільні ознаки, що зумовили це ... але які саме?

Складність процесів у період вимирання

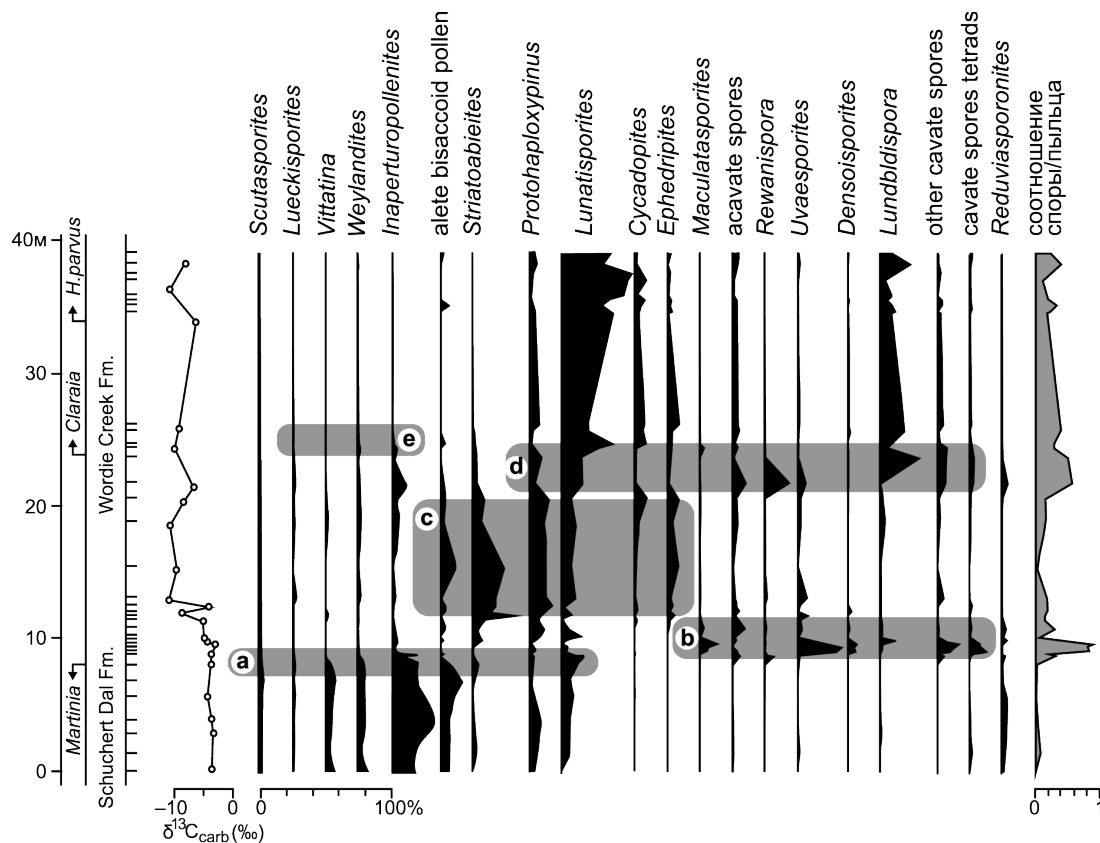


Рис. 6.3: Кількісний розподіл спорових і насінневих рослин на межі перм-тріас. Остання поява плечоногих і перша поява двостулкових — кордони “мертвої зони” для морських безхребетних. Пояснення в тексті

Сучасні дані говорять про складність, багатовимірність процесу вимирання. Так, екологічна криза в кінці пермі спочатку призвела до зростання, а не зниження різноманітності рослин. У той же час в океані відзначається “мертва зона”, що характеризується нечисленністю морських безхребетних. Вивчення рослинності того часу показує кілька стадій вимирання:

1. На ранніх стадіях вимирання в ландшафтах продовжували домінувати густі ліси голонасінних (кордаїтів). Співвідношення спор і пилку підтверджує, що плавуни і папороті грали обмежену роль (рис. 6.3). Спостерігалася велика кількість грибів, що інфікували дерева, і інтенсивна деструкція деревини.

2. Далі, паралельно зі зникненням морських безхребетних домінування деревних форм слабшає (рис. 6.3, фаза а). Перехід до трав'янистої рослинності підтверджується підвищенням частки спор у порівнянні з пилком (рис. 6.3, фаза b). Починають переважати різноспорові плавуни, такі як *Selagiellales* і *Isoetales*.
3. На наступній стадії (рис. 6.3, фаза с) види дерев, що вижили, особливо папороті, знову починають домінувати. Судячи з пилку, з'являються відсутні раніше саговникові і ефедрові.
4. Подальше швидке зростання частки спор (рис. 6.3, фаза d) свідчить про повторний занепад деревної флори. Тоді в останній раз відзначаються пізньопермські кордаїти, папороті і хвойні (рис. 6.3, фаза е). Їхня загибель відповідає кінцю мертвої зони морських безхребетних.

Увесь цей цикл зайняв близько 200 тис. років. Очевидно, великі вимирання були досить складними за структурою і далеко не миттєвими процесами.

Лаг-фаза після вимирання

Масові вимирання примітні своїм наслідком. Протягом 5–10 млн років після вимирання фауна і флора залишаються спустошеними, часто домінують один або два види. Така “лаг-фаза” спостерігається після всіх великих вимирань, а не тільки після «Великої п'ятірки». Зазначений лаг-період після вимирання досить незвичайний. Чому після катастрофи не відбувається швидкого відновлення? Дійсно, спостереження говорять про те, що зазвичай екосистеми стрімко відновлюються. Наприклад, тропічний ліс на Пуерто-Ріко, абсолютно знищений зсувом, вже зеленів через 60 років. Палеонтологія знає і більш вражаючі приклади. У пізньому карбоні океан затопив Північноамериканський континент від Техасу до центральної Пенсільванії, а потім знову відступив. Так повторювалося десять разів протягом 25 млн років. Можна було б очікувати великих змін флори, що раз по

раз стирається, або, скоріше, змивається, з лиця землі. Насправді ж ліси відроджувалися знову і знову, з таким самим видовим складом рослинності.

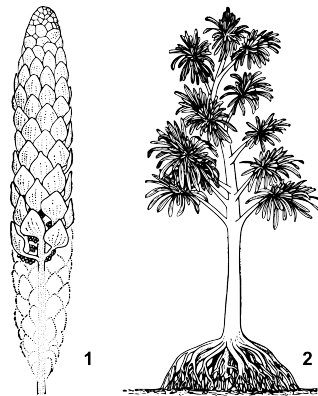


Рис. 6.4: Кордаїтові: 1 — стробіл кладостробуса; 2 — рослина

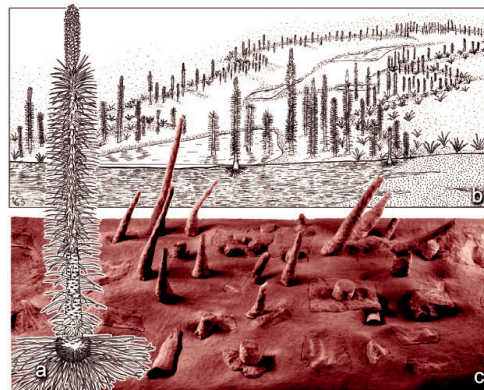


Рис. 6.5: Реконструкція одного з більш крупних плавунів, плевромеї (*Pleuromeia*), що сягала 1,5–2 м у висоту; (b) ландшафт з цією рослиною і папоротями, (c) рештки стебел цих видів у червоному пісковнику раннього триасу, Німеччина

Розглянемо цей лаг-період трохи докладніше на прикладі рослинності часів пермського вимирання. У пізній пермі домінували густі хвойні ліси, утворені в основному кордаїтами, що досягали більше 30 м у висоту (рис. 6.4). Потім, пермські ліси голонасінних зникли і були замінені трав'янистими плавунами 1,5–2 м у висоту, часто одного роду — плейромейя (*Pleuromeia*) (рис. 6.5). Протягом 4–5 млн років у ландшафтах панували невеликі плавуні. Іншими компонентами флори були папороті, саговники і навіть трав'янисті голонасінневі. Витіснення плавунів новими групами хвойних зайняло ще 0,5 млн років. Подібна ситуація спостерігалася і після тріасового вимирання з тією відмінністю, що в цьому випадку після загибелі лісів настав час папоротей. Таким чином, за певних умов спорові судинні рослини перевершують насінневі.

Після лаг-фази різноманітність відновлюється, але в якісно іншому складі. Класичний приклад — коралові рифи. Рифові спільноти винищувалися чотири рази під час Великих п'яти вимирань. Кожен раз рифи відновлювалися, але набір основних організмів змінювався: один одного змінювали

вапняні водорості, губки, мшанки, рудисти і власне коралові поліпи. Сучасні коралові рифи лише останній варіант заповнення цієї адаптивної зони.

Вимирання після вимирання

Серед клад, які пережили вимирання, одні дають спалах різноманітності, тоді як інші стають маргінальними або незабаром геть вимирають. Таке виживання без відновлення Яблонски назвав “йде мертва клада” (“dead clade walking”, мабуть, під враженням від фільму “Мрець іде”). Показано, що в період, безпосередньо наступний за масовим вимиранням, темп вимирання залишається підвищеним. В цей час зникає більше таксонів — рангом від роду до ряду — чим можна було б очікувати, виходячи з темпів загибелі до вимирання. Таким чином, мало пережити вимирання: ймовірність загибелі після нього також висока.

6.2.3. Причини масових вимирань

Причини масових вимирань продовжують гаряче обговорюватися. Задамо наївне запитання: а що взагалі ми погодимося назвати причиною цих катастроф? Розглянемо найпростіший приклад: людина падає і ламає руку. Що тут причина? Але ж і так — “все ясно”, або, якщо замислитися — чи не зовсім? Бути може причина “зовнішня”: лід, той, хто його не почистив, мороз, слизьке взуття ... Або все ж “внутрішня”: увага, що була чимось відвернута, невміння групуватися, крихкі кістки ... Так само і з вимиранням. Біологи шукають “внутрішні”, біотичні причини, фізики —

“зовнішні”, імпактні. На користь біотичних причин, здавалося б, говорить складність явища, на перший погляд, несумірна з такими простими подіями як падіння метеорита, виверження вулканів і т. п. Однак, не слід забувати, що живе якраз і відрізняється вкрай складними реакціями на найпростіші стимули. Відкриємо підручник екології, знайдемо розділ, що розповідає про пристосування організмів до абіотичних факторів. Ми побачимо, наскільки різноманітними є адаптації до температури, кисню, сонячної

радіації і інших елементарних компонентів довкілля. А якщо врахувати, що один фактор може викликати ланцюгову реакцію наслідків і відповідних реакцій організмів на них, то результуюча картина може вийти надзвичайно складною. Незрозумілим видається те, що в адекватному масштабі часу всі фактори, причетні до вимирання, є досить звичайними, і, як правило, вимирання не викликають. У період же вимирання ланцюжки причин і наслідків не обриваються, а переростають у ланцюгову реакцію з катастрофічними результатами. Розглянемо це на прикладі наймасштабнішого з усіх вимирань — пермського.

Природний відбір і вимирання

Відбір традиційно вважають головним чинником еволюції, тому почнемо з нього. Якщо говорити звичайною мовою, то вимирання є безумовно відбором, тобто результатом вибору одних та відбраковування інших видів. Якщо перейти на науковий жаргон, то все стає набагато заплутанішим. Справа в тому, що сьогодні базовим явищем відбору вважається різна ефективність розмноження алелей гена в генофонді популяції. В результаті складається парадоксальна ситуація, коли навіть у вимираючої популяції є алелі і генотипи зі стовідсотковою пристосованістю ($w = 1$) і нульовим коефіцієнтом відбору. Ясно, що таке поняття відбору, що цілком влаштовує популяційного генетика, не стане в нагоді при обговоренні вимирання таксонів. Коли Дарвін говорить, що один вид програє іншому в конкуренції за спільні ресурси, ми з легкістю розуміємо, про що йде мова. Дарвін це називає відбором, сучасний дарвінізм — ні. Хто правий, сказати складно. Справа в тому, що в сучасній біології є стійка тенденція вважати відбір не негативним, а позитивним процесом. Позитивним в тому сенсі, що головним у відборі вважається не усунення “гірших”, а успіх в розмноженні, збереження “кращих”. Швидше за все, таке зрушення акцентів було реакцією на критику. Противники Дарвіна часто дорікали йому і послідовникам в тому, що відбір, вибракування, загибель — явища суто негативні і не

можуть бути відповідальними за появу чогось нового в еволюції. Якщо з двох алелей в популяції зберігається одна, більш корисна, то в цьому можна углядіти позитивне. Якщо ж з двох видів виживає один, то тут знайти позитивне важче. Але саме це і є вимирання. І якраз тут сучасна теорія відбору непридатна. Непридатна тому, що сьогодні відбір явище 1) внутрішньопуляційне і 2) “позитивне”, а вимирання — надпопуляційне і “негативне”. Сучасна теорія еволюції говорить мовою популяційної генетики, а вона мало підходить для обговорення масових вимирань таксонів. Існують, щоправда, поняття видового відбору і навіть відбору клад. Здавалося б, — якраз те, що треба для розмови на тему вимирання. Але на сьогодні концепція видового відбору досить суперечлива, а відбору клад виглядає і зовсім помилковою², так що на допомогу з цього боку надії мало.

Вулканізм

Цілком можливо, механізм пермського вимирання був запущений траповим магматизмом в Сибіру³. За період менше мільйона років (основні події зайняли приблизно 200 тис. років) вилилося 2 млн км³ лави і вкрило площу 1,6 млн км² шаром кілометрової товщини (400–3000 м). Вулканічні гази викликають утворення кислотних дощів, а пил, що потрапляє в стратосферу, екранує сонячне світло і може призвести до “ядерної зими”. Однак, могло обійтися і без глобальних наслідків через особливості атмосферної циркуляції у високих широтах. Ще важливіше те, що зазначені ефекти короткочасні, і ні в якому разі не могли бути причиною катастрофічного вимирання. Набагато більш небезпечним виявився банальний вуглекислий газ, що виділявся у величезних кількостях.

²Чіткий розгляд проблеми видового відбору і відбору клад див. у книжці [8].

³Траповий магматизм — особливий тип континентального магматизму, для якого характерний величезний обсяг вилуви базальту за геологічно короткий час (перші мільйони років) на великих територіях.

Вуглекислота

Вуглекислота, як добре відомо, — парниковий газ. Так що, приплив її в атмосферу, викликаний вулканізмом, ініціював глобальне потепління. Чи є свідчення підвищення концентрації вуглекислоти і температури? Про концентрації можна судити по продиховому індексу: більше вуглекислоти — менше продихів в епідермісі листя і навпаки. Так ось, судячи з продихового індексу, концентрація вуглекислоти в ранній пермі була в межах норми (280–320 ppm), а до часу пермського вимирання досягла майже 8000 ppm! Так, вуглекислого газу в атмосфері було дійсно багато, навіть занадто багато: за розрахунками, велика його частина не могла бути результатом вулканізму. Цей висновок підтверджується також даними про ізотопний склад вуглецю того часу. Співвідношення ізотопів вуглецю $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ зазвичай представляється як $\delta^{13}\text{C}$, відхилення (в тисячних частинах) від стандартного значення. В кінці пермі сталося падіння $\delta^{13}\text{C}$ на 5–6 ‰ (рис. 6.6). Майже напевно, зниження $\delta^{13}\text{C}$ було викликано надходженням в атмосферу метану. Справа в тому, що метан як раз має дуже низькі близько -60‰ в порівнянні з вуглецем кори і атмосфери значення зазначеного показника.

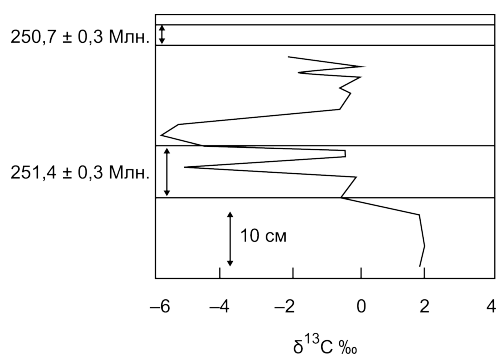


Рис. 6.6: Падіння $\delta^{13}\text{C}$ в карбонатах на межі перм-тріас

Метан

Звідки взявся метан? Вказують на два джерела, кожен з яких мав достатню потужність. По-перше, це клатрати метану: при досить високому тиску і низькій температурі (наприклад, на глибині 250 м при) утворюється своєрідний просочений метаном лід. У цій формі величезні кількості метану можуть накопичуватися в умовах шельфу і в пермафрості. Показано, що

в кінці пермі відбувалося інтенсивне утворення клатратів метану в океані. Вихід метану з клатратів, швидше за все, був стимульований потеплінням, викликаним вулканічним. Але не виключено, що були і механічні причини: величезні підводні зсуви, тектоніка плит, метеорит. У будь-якому випадку, рівновагу, в якій метан знаходиться в клатратах, може бути легко порушено, що, очевидно, і сталося. По-друге, великі кількості метану утворювалися тоді при інтрузіях магми в пласти вугілля в Сибіру, Китаї, Новій Зеландії та інших місцях.

Надходження в атмосферу значних обсягів метану може мати ряд серйозних наслідків. По-перше, метан дає істотно більший парниковий ефект, так що вихід метану призвів до наступного витка потепління, який викликав додаткове утворення метану з клатратів, і так далі. При такому сценарії буде спостерігатися катастрофічний парниковий ефект. По-друге, метан окислюється до вуглекислоти. При цьому утворюється вуглекислий газ, який підливає масло у вже і так палаючий вогонь глобального потепління. По-третє, на окислення метану витрачається кисень, що призводить до зниження його концентрації в атмосфері з вельми неприємними для біоти наслідками. Розглянемо ці, викликані метаном, ефекти: глобальне потепління і зниження рівня атмосферного кисню.

Глобальне потепління

Як уже зрозуміло, для настання глобального потепління тоді були досить вагомі причини. Про палеотемператури можна судити по співвідношенню / в морських карбонатах: при підвищенні температури зростає частка легкого ізотопу в раковинах організмів. Якраз це і спостерігалось під час пермської кризи, що свідчить про зростання середньорічної температури на планеті на. Підвищена температура призвела до стресу екосистем, проте, сама по собі не була причиною вимирання. Ймовірно, найбільш згубним ефектом глобального потепління було зниження концентрації кисню в океанській воді.

Збільшення продуктивності океану

До останнього часу було поширене переконання в зворотному: вважалося, що первинна продукція в океанах в кінці пермі впала майже до нуля, привівши до загибелі морських екосистем. Нові дані говорять скоріше про зростання продукції у відповідь на приплив фосфатів через посилення ерозії і стоку в умовах глобального потепління. Не виключено, що погіршення ситуації було спровоковано саме збільшенням первинної продукції: побічним результатом міг бути розвиток аноксії і евксінії.

Аноксія і евксінія в океані

Морські опади часів пермського вимирання мають характерний чорний колір, багаті органікою і піритом, риючі організми відсутні. Це безперечні докази аноксії — найсильнішого дефіциту кисню у воді. Жертвами стали перш за все організми з високим споживанням кисню. Поширена думка, що аноксія була викликана зміною глобальної системи циркуляції в океані через потепління. Швидше за все, це не так, основну роль зіграла комбінація інших факторів. З одного боку — це підвищення продукції органічної речовини, на окислення якої потрібні були додаткові об'єми кисню. З іншого ж боку — зниження притоку кисню у товщу води, через гіршу розчинність газів в теплій воді. Коли в воді зникає кисень, у хід йде сульфат: включаються організми, що дихають сульфатом, сульфатредукуючі бактерії. У товщі води з'являється продукт дихання сульфатредукторів — сірководень — розвивається евксінія (Евксінія — стан водойми, що характеризується наявністю сірководню в товщі води. Походить від грецького назви Чорного моря.). У відновлювальних умовах з опадів вилучаються додаткові кількості фосфату, які стимулюють продукцію, що ще більше погіршує ситуацію. Глобальний підйом і порушення хемокліни, яка відділяє насичені сірководнем води від аерованих — фактор, яким можна пояснити катастрофічне вимирання в морі.

Трансгресія

Пермське вимирання проходило на тлі трансгресії — підвищення рівня моря. Неважко зрозуміти її причини: зникнення льодовиків в результаті потепління. Трансгресія сама по собі — не тільки не є причиною вимирання, але, навпаки, сприяє розвитку морського життя, так як збільшує площу шельфу. Ситуація змінюється, якщо на сушу наступає вода, отруєна сірководнем.

Сірководень в атмосфері

Прорив анаеробної, насиченою сірководнем води до поверхні призводить до викидів в атмосферу. Легко собі уявити, що при евксинії планетного масштабу таке траплялося нерідко. З огляду на те, що сірководень —

нервово-паралітичний газ, напрошується сценарій з отруєнням сірководнем, утвореним в океані, більшості живого на суші. Більш ретельний розгляд показав, що, швидше за все, ці газові атаки не переросли в отруєння сірководнем всієї атмосфери, а носили більш локальний і епізодичний характер.

Токсини ціанобактерій

Високі температури і приплив біогенів створюють оптимальні умови для розвитку ціанобактерій. І дійсно, зафіксовано спалах чисельності цих прокариот в період пермського вимирання і відразу після нього. Цвітіння води, викликане ціанобактеріями, і розкладання біомаси, що утворюється, сприяють встановленню аноксії, про яку вже йшлося. Ціанобактерії мало змінилися за мільярди років свого існування, що дозволяє екстраполювати дані про рецентні види на викопні. 22 викопних роди ціанобактерій мають сучасні аналоги і всі вони утворюють токсини! Ціанобактеріальні токсини є смертельними для широкого кола безхребетних і хребетних тварин. Ці токсини отруюють воду, як солону, так і прісну, передаються по харчових ланцюгах, потрапляють в повітря з аерозолями. З огляду на сказане, припу-

щення, що ціанобактерії зіграли вирішальну роль в пермському вимиранні не здається абсолютно неймовірним.

Зниження концентрації кисню в атмосфері

Кисню в атмосфері стало істотно менше. Це пояснюють його витратою на окислення метану і зниженням інтенсивності окисленого фотосинтезу на суші. Якщо в середині пермського періоду в повітрі було 35%, то під час вимирання концентрація цього газу становила 12–15, а то і всього лише 10%. Це означає, що якщо в середині пермі кисню було так багато, що на висоті 5 км його концентрація була такою ж як сьогодні на рівні моря, то на межі пермі і тріасу тиск кисню на рівні моря було настільки ж низьким, як сьогодні на висоті 5, 3 км! До того ж, в умовах тодішнього теплого клімату прискорений обмін речовин призводив до зростання потреби в кисні. Все це суттєво зменшило населену зону для тварин, до того ж розбещених надлишком кисню перед кризою. Так що мешканці суші страждали від гіпоксії. Ці висотні і температурні обмеження можуть пояснити характерний для того часу ендемізм, досить незвичайний в умовах єдиного суперконтиненту, Пангеї. Дефіцит кисню міг негативно позначитися і на рослинах, травмуючи кореневу систему: в перезволоженому ґрунті і так майже немає кисню, тим більше, коли його мало і в атмосфері.

Галогенвуглеводні

У пізній пермі існувало гіперсолоне море Цехштайн, розташоване приблизно на широті сучасної Сахари, площею 600 тисяч км². Археї, що жили в ньому, так само як і сьогодні в гіперсолених водоймах як побічні продукти обміну утворювали галогенвуглеводні, такі як хлороформ, три- і тетрахлоретілен, метилхлороформ. За розрахунками, за рік тільки Цехштайн викидав в атмосферу приблизно в 10 разів більше галогенвуглеводнів, ніж вся сучасна промисловість. У той час діяло ще одне потужне джерело галогенорганічних сполук. Ним був, знов-таки вулканізм в Сибіру. Магма,

піднімаючись до поверхні, проходила крізь 2,5-кілометрову товщу кембрійських евапоритів, багатих сіллю і включеннями нафти. Пластові інтрузії магми (силли) в ці соленосні горизонти призводили до утворення газів, зокрема хлоро-і бромоформу, які, прориваючись на поверхню, утворювали вибухові трубки з діаметром кратера близько півтора кілометра. Причому, якщо кількість газів, що утворювалися за рік в гіперсолених водоймах того часу, вимірювалися в мегатонах, то та, що генерувалася вулканізмом — в гігатонах! Всі ці сполуки є фітотоксинами, а продукти їхньої деградації в рослинних клітинах ще більш токсичні.

Руйнування озонового екрану

Галогенорганічні сполуки, про які йшла мова в попередньому параграфі, відомі тим, що руйнують озоновий екран. За підрахунками, в Сибіру за 10 тис. років могло утворитися до 13 тисяч гігатонн хлороформу, тоді як для руйнування озонового шару вистачило б і тисячі. А якщо врахувати, що тоді кисню було вдвічі менше, ніж зараз і озоновий шар, відповідно, був значно слабшим, то ... Якщо все це правда, то засмагати тоді категорично не рекомендувалося. Оскільки ультрафіолет — мутаген, то частота мутацій повинна була сильно зрости. І тому є експериментальне підтвердження: масова зустрічальність мікроспор плаунов в тетрадах (рис. 6.7). Утворення тетрад — результат мутацій. Генетика цієї ознаки у сучасних плаунів відома, ідентифіковані два гена, відповідальних за поділ мікроспор. Дані мутації шкідливі, оскільки перешкоджають виходу зі спор антерозоїдів (сперматозоїдів).

Загибель наземної рослинності

Причиною масової загибелі наземної рослинності під час пермського вимирання могли бути викиди галогенвуглеводнів, про які вже згадувалося. Токсичні самі по собі, вони, руйнуючи озоновий екран, ставали і зовсім смертоносними. Моделювання показує, що падіння первинної продукції

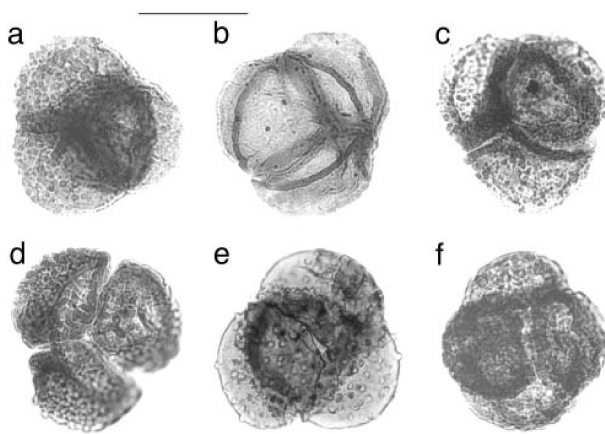


Рис. 6.7: Мікроспори найбільш пізніх приміських різноспорових плаунів в тетрадах зі Східної Гренландії. Зразки відносяться до різних видів роду (а, с, е, і f), (b) і (d). (Відрізок шкали = 50µm)

на суші на 69–87% було б достатньо для вимирання такого масштабу, який тоді спостерігався. А з огляду на діючі тоді інші згубні фактори, могло вистачити і меншого. Катастрофічне зменшення рослинної біомаси підтверджується зупинкою на кілька мільйонів років вуглеутворення в глобальному масштабі. Зникнення прируслових лісів викликало примітні зміни морфології річок. Якщо, при наявності рослинності, річка зазвичай меандрує, то за відсутності такої вона стає багаторукавною. Справа в тому, що коріння рослин на порядок знижують ерозію, якщо ж їх немає, перевантаження русла наносами призводить до багаторукавності. Вважається, що такими були первісні річки до появи наземної рослинності.

Метеоритний удар

Не виключено, що до пермського вимирання причетний і метеорит: знайдений ударний кратер біля узбережжя П-3 Австралії, що з'явився, можливо, в кінці пермі. Однак, сьогодні мало хто стверджує, що в обговорюваній події винен метеорит.

6.2.4. Так що ж викликало пермський вимирання?

Можлива відповідь така. Сибірський трап викликав каскад реакцій, що призвели до вимирання. Морське життя була отруєне сірководнем і ціанобактеріальними токсинами. Життя на суші страждало від дефіциту кисню, отруйних галогенвуглеводнів, хмар сірководню, що піднімалися з океану,

який наступав на сушу, ультрафіолетової радіації, отруєної ціанобактеріями води, голоду через загибель рослин.

6.2.5. Причини інших вимирань

Глобальне потепління, аноксія і евксія в океанах, підйом рівня океану, розквіт ціанобактерій – комплекс, що спостерігається за часів усіх масових вимирань. Невипадковість цього комплексу очевидна: потепління запускає всі інші процеси. Що в свою чергу викликає потепління? У разі трьох останніх з Великої п'ятірки вимирань поштовхом, ймовірно, послужив масштабний вулканізм, що спровокував вивільнення метану з газових гідратів. У двох випадках з п'яти — пермському і тріасовому вимиранні — спостерігаються інтрузії магми в соленосні пласти евапоритів, що могло призводити до викидів галогенмістких вуглеводнів і руйнування озонного екрану.

Поширена думка, що причиною крейдяного вимирання був метеорит діаметром близько 10 км, що впав в Мексиці 65 млн років тому. Метеорит дійсно був, наслідки його падіння вражають уяву. Але є одна проблема: він впав на 300 тисяч років раніше (датування підтверджується п'ятьма незалежними джерелами даних: седиментологією, біостратиграфією, магнітостратиграфією, вмістом стабільних ізотопів і іридію), ніж відбулося вимирання. Як би там не було, метеорит не був єдиним приводом для вимирання. Біота, очевидно, була ослаблена багатьма факторами, наприклад, траповий магматизм в Декані міг запустити каскад процесів, аналогічних тим, що викликали Пермське вимирання.

Напрошується питання: можливо, ми переживаємо початок шостого великого вимирання? Справді, потепління вже почалося, число видів знижується ... Для об'єктивної відповіді наявних даних мало. Сучасне вимирання видів досить масштабне і сумне, але поки його не можна порівняти з відомими з палеонтології п'ятьма великими вимираннями. Але, радіти рано: якщо види, які сьогодні знаходяться під серйозною загрозою зникнення

() і справді зникнуть, то біосфера виявиться в стані масового вимирання, такого, яке на Землі спостерігалось лише п'ять разів за останні полмілірада років.

6.3. Значення вимирань

Масові вимирання не схожі на чесну гру в якій перемагає найсильніший. Зовсім навпаки, найсильніший якраз і програє: згадаємо про парадоксальну вибірковість вимирань, що розглядалася вже нами. Парадоксальність полягає в тому, що вимирання б'є насамперед по домінуючим (а, значить, найбільш пристосованим?) групам, що визначають вигляд біосфери. Чому це так і чому ці групи так і не оговтуються після вимирань? Чіткої відповіді немає. Після лаг-фази естафета еволюції підхоплюється іншими групами. Сьогодні, знаючи “правильну” відповідь, ми можемо сказати, в чому ці нові господарі біосфери краще за старих, досконаліше конструктивно, пристосованіше. Однак, іронія полягає в тому, що носії цих досконалостей десятки мільйонів років скромно існують в тіні своїх, на нашу думку менш досконалих, — але набагато більш удачливих —

конкурентів. Школярам (і не тільки) втлумачують, що ссавці досконаліше рептилій. Хай так. Але ссавці не витіснили своїх менш досконалих ворогів, ссавці, що з'явилися 220 млн років тому в тріасі скромно чекали 170 млн років, перш ніж заявили претензії на домінування. Коли ж це нарешті сталося, динозаврів вже давним давно не було, їх знищили не ссавці, а крейдяне вимирання. Таким чином, масові вимирання призводять до революційної зміни біоти. Усуваючи панівні групи вони відкривають можливість для розквіту інших форм.

6.4. Незворотність еволюції

Вимирають як окремі види, так і цілі кладки. Можна задатися питанням, зворотні ці явища, і якщо так, то в якому сенсі? Добре відомою є теза про

те, що еволюція незворотна. Про незворотність еволюції писав уже Дарвін, не оминули її увагою і інші біологи. І все таки, що саме розуміється під незворотністю еволюції? Дарвін вважав, що зниклий вид не може з'явитися знову, навіть при повторенні цілком тотожних умов. З цією тезою ніхто не сперечався. Однак, насправді її істинність залежить від концепції виду. Пануюче в сучасному еволюціонізмі визначення виду засноване на неможливості схрещування особин нового і предкового виду між собою (БКВ, с.). Якщо його прийняти, то твердження Дарвіна невірне. Дійсно, відомі випадки видоутворення, викликані просто зараженням бактеріями, які зумовлюють стерильність при межвидовому зхрещуванні. В експерименті проста обробка тетрацикліном призводить до лікуванню від бактерій і відновлення зхрещування. Кілька крапель антибіотика і еволюція вилікувала-ся від незворотності?

На тему незворотності еволюції існує добре відомий закон Долло. Ідеї Долло часто піддавалися сумнівам. Не дивно, так як він висунув два досить різних твердження 1) організм не може повернутися (хоча б частково) до попереднього стану, яке було здійснено в ряду його предків; 2) організм ніколи не повертається точно до попереднього стану, навіть якщо опиняється в умовах існування, тотожних тим, через які він пройшов. Ймовірно, ці формулювання краще модифікувати, замінивши слово “організм” словом “вид”, інакше вони виявляються очевидно невірними, і відразу ж спростовуються наявністю атавізмів. Якщо розглядати закони Долло як емпіричні, тобто такі, що піддаються дослідній перевірці, виникає питання, що має-ться на увазі під “точним” поверненням до попереднього стану? Тобто, з якою точністю повинна бути відтвореною ознака, щоб можна було говорити про оборотність? З огляду на те, що немає двох абсолютно однакових фенотипів — вони різні навіть у однойцевих близнюків — відповідь неочевидна. Точніше, очевидно, що дати відповідь по суті неможливо.

Так що ж, твердження про незворотність еволюції беззмістовне або невірне? Не обов'язково, просто, воно виявляється більш філософським, ніж спочатку здавалося. Якщо еволюція — це історія (а саме так безтурботно

визначає її словник), то історія в принципі неповторна і позбавлена законів, як було переконливо продемонстровано Г. Ріккертом. У застосуванні до біології, це означає, що внаслідок незруйновного минулого вид завжди зберігає слід проміжних етапів, які були ним пройдені. Іншими словами, еволюція — це історія живого, а будь-яка історія є незворотною і неповторною. Загалом, незворотність еволюції не належить до таких “законів”, якими можна і потрібно користуватися в практичній роботі.

Бібліографія

1. *Benner S. A.* Defining Life // *Astrobiology*. — 2010. — Dec. — Vol. 10, no. 10. — P. 1021–1030.
2. *Casane D., Laurenti P.* Why Coelacanths Are Not ‘Living Fossils’ // *Bioessays*. — 2013. — Vol. 35. — P. 332–338.
3. Design and Synthesis of a Minimal Bacterial Genome / C. A. Hutchison [et al.] // *Science*. — 2016. — Mar. — Vol. 351, no. 6280. — aad6253–aad6253.
4. *El Karoui M., Hoyos-Flight M., Fletcher L.* Future Trends in Synthetic Biology-A Report // *Frontiers in Bioengineering and Biotechnology*. — 2019. — Aug. — Vol. 7.
5. *Forterre P.* Three RNA Cells for Ribosomal Lineages and Three DNA Viruses To Replicate Their Genomes: a Hypothesis for the Origin of Cellular Domain // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2006. — Feb. — Vol. 103, no. 10. — P. 3669–3674.
6. *Gingerich P. D.* Rates of Evolution on the Time Scale of the Evolutionary Process // *Genetica*. — 2001. — Vol. 112/113. — P. 127–144.
7. Isolation of an Archaeon At the Prokaryote–eukaryote Interface / H. Imachi [et al.] // *Nature*. — 2020. — Jan. — Vol. 577, no. 7791. — P. 519–525.
8. *Okasha S.* Evolution and the Levels of Selection. — Oxford University Press (OUP), 11/2006.
9. *Sleator R. D.* The Story of Mycoplasma Mycoides Jcvi-Syn1.0 // *Bioengineered Bugs*. — 2010. — July. — Vol. 1, no. 4. — P. 231–232.
10. Structural Studies of Planctomycete Gemmata Obscuriglobus Support Cell Compartmentalisation in a Bacterium / E. Sagulenko [et al.] // *PLoS ONE* / ed. by D. Chakravorty. — 2014. — Mar. — Vol. 9, no. 3. — e91344.
11. *Takemura M.* Medusavirus Ancestor in a Proto-Eukaryotic Cell: Updating the Hypothesis for the Viral Origin of the Nucleus // *Frontiers in Microbiology*. — 2020. — Sept. — Vol. 11.
12. The Plastid Ancestor Originated Among One of the Major Cyanobacterial Lineages / J. A. G. Ochoa de Alda [et al.] // *Nature Communications*. — 2014. — Sept. — Vol. 5, no. 1. — P. 4937.

13. Virus Factories: Associations of Cell Organelles for Viral Replication and Morphogenesis / R. R. Novoa [et al.] // *Biology of the Cell*. — 2005. — Vol. 97, no. 2. — P. 147–172.
14. *Woese C.* The Universal Ancestor // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 1998. — June. — Vol. 95, no. 12. — P. 6854–6859.
15. *Woese C. R.* Interpreting the Universal Phylogenetic Tree // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2000. — July. — Vol. 97, no. 15. — P. 8392–8396.
16. *Woese C. R.* On the Evolution of Cells // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2002. — June. — Vol. 99, no. 13. — P. 8742–8747.